



PEDECIBA

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas
Universidad de la República - Ministerio de Educación y Cultura - PNUD



**UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY**

**BIOMASA Y PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA
SUBTERRÁNEAS DE PASTIZALES NATURALES DE
URUGUAY**

Luis López Mársico

29 de diciembre de 2011

Biomasa y productividad primaria neta subterránea de pastizales naturales de Uruguay

Luis López Mársico (luislopez@fcien.edu.uy)

Orientador: Dr. José Paruelo (paruelo@agro.uba.ar)

Coorientadores: Dra. Alice Altesor (aaltesor@fcien.edu.uy)

Dr. Mariano Oyarzabal (oyarzaba@agro.uba.ar)

Tribunal:

Dr. Alejandro Brazeiro (Presidente)

Dra. Claudia Rodríguez (Vocal)

Dr. Martin Oesterheld (Vocal)

Resumen

En los pastizales naturales el suelo constituye el principal reservorio de carbono orgánico. La asignación de recursos entre los órganos aéreos y subterráneos así como la exploración vertical por la biomasa subterránea, son los determinantes principales de la distribución de carbono en el perfil del suelo. La herbivoría por el ganado doméstico impacta directamente sobre la biomasa aérea de las plantas e indirectamente sobre la porción subterránea. Hasta el momento son escasos los estudios que han evaluado la distribución vertical, la dinámica en el tiempo y el efecto de recursos y reguladores sobre la biomasa subterránea. El objetivo de esta tesis fue analizar distintos aspectos de la estructura y el funcionamiento del componente vegetal subterráneo en tres sitios de un pastizal natural de la región centro-sur de Uruguay. Se cuantificó la distribución vertical de la biomasa subterránea en la parte del año con mayor producción de forraje y la productividad primaria neta subterránea por medio de dos metodologías distintas durante dos años. Además se procesaron muestras de un ensayo de invernáculo para evaluar el efecto de la defoliación, la disponibilidad de agua y de radiación sobre ciertos descriptores del crecimiento radical. Tanto la biomasa como la productividad primaria neta subterráneas fueron mayores en áreas pastoreadas que en zonas clausuradas al ganado. Las plantas sometidas a un pastoreo continuo podrían adelantar el pico de generación de biomasa subterránea para obtener más recursos del suelo y poder generar mayor forraje en la estación siguiente. A su vez, la defoliación y la disponibilidad de agua y de radiación, presentan efectos distintos sobre ciertos descriptores del crecimiento radical de dos gramíneas con respuesta contrastante a la herbivoría. En conclusión, el componente subterráneo aporta en gran medida a la productividad primaria neta de los pastizales y, debido a la escasez de estudios, debería ser evaluado y considerado en la caracterización de las ganancias de C y su dinámica.

Agradecimientos

A mis orientadores: José, Alice y Mariano, por orientarme no solo a en esta tesis sino también por ayudarme a formarme como profesional y como persona, y por enseñarme a valorar lo más profundo de los pastizales.

A los miembros del tribunal: Claudia, Alejandro y Martín por aceptar amablemente leer esta tesis, así también por los comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar la versión final escrita.

A mis compañeros del Grupo Ecología de Pastizales: Anaclara, Ana Laura, Beatriz, Elsa, Fabiana, Federico, Felipe, Gastón, Gerardo, Santiago, Valerie. Sin la ayuda de todos ellos hubiera sido imposible haber llegado a este momento. Por acompañarme en la toma de los datos y por compartir todos este tiempo en el 11.

A Camilo por su ayuda en el campo.

A la familia Macció y a los empleados de “El Relincho” por su hospitalidad y buena disposición.

A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) por otorgarme un beca para realizar esta tesis y al Instituto Nacional de Investigaciones Agronómicas (INIA) por financiar parte de las tareas realizadas en el campo.

Al PEDECIBA por ofrecerme la posibilidad de hacer un posgrado de calidad en mi país.

A mis padres y hermanos por su apoyo constante desde que empecé la carrera.

A Andrea, con quien empezamos juntos a transitar este camino que hoy alcanza otro mojón, por su compañía diaria y a Emilio, que ha escuchado con entusiasmo hablar de la porción subterránea de la vegetación de los pastizales.

ÍNDICE

Resumen.....	3
Agradecimientos.....	4
Índice.....	5
Prólogo.....	7

Capítulo 1

Introducción general.....	8
Marco teórico y antecedentes.....	9
Objetivos.....	12
Objetivo general.....	12
Objetivos específicos.....	12

Capítulo 2

Distribución vertical y dinámica estacional de la biomasa vegetal subterránea.....	14
Introducción.....	15
Materiales y métodos.....	17
Sitio de estudio.....	17
Obtención de las muestras.....	18
Procesamiento de las muestras.....	19
Análisis de los datos.....	19
Resultados.....	20
Discusión.....	25

Capítulo 3

Productividad primaria neta subterránea: Efecto del pastoreo sobre su dinámica temporal y espacial.....	30
Introducción.....	31
Materiales y métodos.....	33
Sitio de estudio y obtención de las muestras.....	33
Procesamiento de las muestras.....	34
Análisis de los datos.....	34

Resultados.....	34
Discusión.....	38

Capítulo 4

Efecto de la defoliación, la disponibilidad de agua y de radiación sobre el crecimiento radical de dos gramíneas nativas.....	41
Introducción.....	42
Materiales y métodos.....	43
Experimento.....	43
Obtención y procesamiento de las muestras.....	45
Análisis de los datos.....	45
Resultados.....	45
Discusión.....	51

Capítulo 5

Síntesis y discusión general.....	55
Efecto del pastoreo sobre el crecimiento radical.....	56
Aspectos metodológicos.....	57
Variabilidad temporal de la biomasa subterránea.....	58
Condiciones de campo vs condiciones de laboratorio.....	59
 Bibliografía.....	 61

PRÓLOGO

Esta tesis está dividida en cinco capítulos. El primero enmarca el tema con una revisión general de los datos que existen a nivel global y de la región de los Pastizales del Río de la Plata. También se presentan los objetivos de esta tesis.

El segundo capítulo aporta datos en situaciones contrastantes de pastoreo, obtenidos mediante la metodología que ha sido más utilizada; que en este caso consistió en tomar muestras de suelo hasta 100 cm de profundidad y dividir las en fracciones para evaluar la distribución vertical de la biomasa subterránea. Para entender la dinámica estacional y estimar la productividad primaria neta subterránea (PPNS) fueron tomadas muestras estacionalmente durante 246 días.

El tercer capítulo presenta datos obtenidos por otra metodología muy empleada para la estimación de la PPNS, la cual consiste en colocar mallas cilíndricas en pozos previamente realizados en el suelo. Las mallas de 25 cm de largo fueron colocadas verticalmente, rellenas con tierra libre de raíces y fueron empleadas para obtener la tasa de crecimiento radical al cabo de tres meses. Este procedimiento se repitió a lo largo de 390 días en condiciones de pastoreo y de clausura. A su vez, las muestras fueron empleadas para la estimación de dos descriptores de la longitud radical en los primeros 10 cm de profundidad.

El cuarto capítulo presenta datos de un experimento realizado en invernáculo por el grupo Ecología de Pastizales de la Facultad de Ciencias. El experimento evaluó el efecto que ejerce la defoliación, la disponibilidad de agua y de radiación solar sobre el crecimiento de raíces de dos gramíneas nativas. Si bien ambas especies presentan un metabolismo C_4 , una es creciente y la otra es decreciente bajo condiciones de pastoreo. En este capítulo el crecimiento radical fue evaluado por la tasa de crecimiento relativo en un período de 30 días. Asimismo, al final del experimento se midieron la biomasa de raíces, la relación entre la biomasa de raíces y de la planta total y dos descriptores de la longitud radical.

En el quinto y último capítulo se sintetizan los resultados obtenidos, se contrastan con datos, tanto regionales como globales y se presenta la conclusión final.

CAPÍTULO 1

Introducción general

Marco teórico y antecedentes

En los pastizales naturales el suelo constituye el principal reservorio de carbono orgánico, debido a que la acumulación es mayor que en la parte aérea de la vegetación y en la atmósfera (Schlesinger 1997). Los pastizales naturales contribuyen a mantener la composición atmosférica, secuestrando carbono y fijándolo en su biomasa subterránea (Burke *et al.* 1989; Sala & Paruelo 1997). La asignación de recursos entre los órganos aéreos y subterráneos así como la exploración vertical de la biomasa subterránea, son los determinantes principales de la distribución de carbono en el perfil del suelo (Jobbagy & Jackson 2000). Hasta el momento, son escasos los estudios que han evaluado la distribución vertical de la biomasa subterránea en pastizales, quizás debido a que “lo que no está a la vista no está en la mente” (Hunter 2001). Algunas investigaciones muestran que la acumulación de carbono en los pastizales pastoreados es mayor que en situaciones sin pastoreo, pero generalmente las diferencias son significativas solo en los primeros centímetros de suelo (Schuman *et al.* 1999; Conant *et al.* 2001; Piñeiro *et al.* 2009). Basándose en esto, proponen al pastoreo como un eventual proceso para secuestrar carbono, principalmente en zonas con precipitaciones mayores a 800 mm.año⁻¹.

El efecto del pastoreo por grandes herbívoros sobre la biomasa y la productividad primaria neta ha sido ampliamente estudiado y debatido en la literatura, principalmente sobre la porción aérea de la vegetación (McNaughton 1979, McNaughton *et al.* 1996; Sala & Austin 2000). La herbivoría por el ganado doméstico en los pastizales impacta directamente sobre la biomasa aérea de las plantas e indirectamente sobre la porción subterránea. La productividad primaria neta (PPN), definida como la generación de biomasa por unidad de área y de tiempo, es un atributo funcional clave en los ecosistemas ya que determina la cantidad de energía disponible para los niveles tróficos superiores (McNaughton *et al.* 1989). A pesar de la importancia de la PPN como reguladora del flujo de energía en los ecosistemas, la mayoría de los estudios han considerado el efecto del pastoreo sobre la porción aérea de la vegetación (McNaughton 1979; McNaughton *et al.* 1996; Sala & Austin 2000). El menor número de trabajos que tratan sobre la porción subterránea se debe principalmente a las dificultades en la extracción de las muestras en el campo y a su procesamiento en el laboratorio (Lauenroth 2000; Paruelo *et al.* 2010). La productividad primaria neta aérea (PPNA) ha mostrado distintas respuestas al pastoreo, que incluye cambios no significativos (Milchunas & Lauenroth 1993; Beaulieu *et al.* 1996), aumento (McNaughton 1979, 1985; Altesor *et al.* 2005; Semmartin *et al.* 2007) o reducción (Rusch & Oesterheld 1997; Biondini *et al.* 1998; Pucheta *et al.* 1998). Sin

embargo, para entender cómo funciona un sistema terrestre es necesario obtener los aportes de carbono a la porción aérea así como también a la porción subterránea (Bardgett & Wardle 2003). Algunos trabajos han demostrado que la productividad primaria neta subterránea (PPNS) representa la mitad o más de la PPN (Sims & Singh 1978b; Milchunas & Lauenroth 2001; Hui & Jackson 2006; Paruelo *et al.* 2010), y en términos de captura de carbono es probable que la PPNS sea más importante que la PPNA (McCulley *et al.* 2005). A pesar de esto, la PPNS tampoco ha presentado un patrón claro de respuesta al pastoreo (Sims & Singh 1978b; Doll 1991; Soriano *et al.* 1991; Biondini *et al.* 1998; Ferraro & Oesterheld 2002; Pucheta *et al.* 2004; Gao *et al.* 2008).

Para estudiar el crecimiento de la porción subterránea de la vegetación se han desarrollado distintas metodologías de campo (Lauenroth 2000; Milchunas 2009). Todas estas presentan problemas que atentan contra su precisión. La más utilizada consiste en la extracción de un volumen de suelo a distintas profundidades para estimar la distribución vertical de la biomasa subterránea (Bartos & Sims 1974; Böhm 1979). Esta metodología será descrita en el capítulo 2 de esta tesis. Por otro lado, también han sido utilizadas mallas cilíndricas cribadas (ruleros) que son colocadas en el suelo y rellenas con tierra libre de raíces (Lund *et al.* 1970; Soriano *et al.* 1987). Esta metodología permite obtener la tasa de crecimiento subterráneo y será detallada en el capítulo 3. Por otro parte, se han utilizado ventanas de vidrio sobre las paredes de calicatas, en contacto con el suelo, que permiten la observación de las raíces y a partir de observaciones periódicas hacer estimaciones de crecimientos de raíces (Lopushinsky 1957; Ares 1976). La observación *in situ* se ha realizado también usando micro-cámaras de filmación que recorren un tubo de material transparente colocado previamente en el suelo (Upchurch & Ritchie 1983). Esta última tiene la ventaja de ser la menos destructiva de todas las antes comentadas, pero a su vez es más costosa. Estas últimas dos metodologías no fueron utilizadas en esta tesis.

Los Pastizales del Río de la Plata, una de las regiones de pastizales más importantes del mundo, se extienden entre los 28° y 38° de latitud sur y abarcan cerca de 700.000 km² entre el este de Argentina, Uruguay y Río Grande del Sur en Brasil (Soriano *et al.* 1991; Paruelo *et al.* 2007). En esta región, las evidencias del comportamiento de la vegetación a nivel subterráneo en situaciones de pastoreo y clausura son escasas, y en general están restringidas a los primeros 20 cm de suelo. En pastizales de la Pampa Inundable (Pcia de Buenos Aires, Argentina), para

20 cm de profundidad, se registraron valores de biomasa subterránea de 1629 g.m⁻² en pastizales continuamente pastoreadas y de 1592 y 1418 g.m⁻² en pastizales clausurados por dos y cinco años respectivamente (Doll & Deregibus 1986). Según el método de cálculo, estos autores estimaron valores distintos de PPNS: 498 y 585 g.m⁻².año⁻¹ en pastizales pastoreados, 407 y 564 g.m⁻².año⁻¹ en pastizales clausurados por dos años y 696 y 815 g.m⁻².año⁻¹ en pastizales clausurados por cinco años (Doll & Deregibus 1986; Doll 1991). Otro estudio en la pampa inundable registró que la biomasa subterránea fue de 1688 y de 1964 g.m⁻² y la PPNS de 623 y 496 g.m⁻².año⁻¹ en pastizales pastoreados y clausurados respectivamente (Soriano *et al.* 1991). Este último fue el único que presentó datos hasta 70 cm de profundidad y reveló que el 85 % de la biomasa subterránea se encuentra en los primeros 30 cm. Otro estudio se llevó a cabo en Sierra de la Ventana (Pcia de Buenos Aires, Argentina), en dos sitios de pastizales pastoreados ubicados a distinta altura sobre el nivel del mar. Estos sitios presentaron valores de PPNS de 560 y 565 g.m⁻².año⁻¹ para 20 cm de profundidad (de Wysiecki & Perez 1994).

Los pastizales de Uruguay han sido divididos en campos del norte, junto con los pastizales de la porción sur de Brasil, y en campos del sur (Soriano *et al.* 1991). Actualmente una división más fina ha evaluado diferencias entre las regiones geomorfológicas predominantemente ganaderas de Uruguay. En este sentido, a partir de imágenes satelitales y de estudios fitosociológicos, se han determinado distintas unidades de pastizales dentro de cada una de las regiones geomorfológicas (Lezama *et al.* 2011; Baeza *et al.* 2011). El sitio de estudio en el que se llevaron a cabo los muestreos de campo de esta tesis se encuentra en la región centro-sur. Esta región ocupa aproximadamente el 13 % del territorio uruguayo y se caracteriza por la presencia de un relieve ondulado y suelos superficiales y profundos sobre basamento cristalino y sedimentos cuaternarios (Panario, 1988, Millot *et al.* 1987). Los registros que existen de biomasa subterránea en esta región han sido obtenidos en un muestreo puntual y hasta una profundidad de 30 cm (Altesor *et al.* 2006; Piñeiro *et al.* 2009). Estos trabajos muestran que las áreas pastoreadas presentan mayor biomasa subterránea que las zonas clausuradas, particularmente por diferencias en los primeros 5 cm de suelo. Sin embargo, no existe un conocimiento de la dinámica estacional de esa distribución, ni de la PPNS en estos pastizales.

Además de la herbivoría, la generación de biomasa subterránea puede estar limitada por otros factores, tales como la disponibilidad de agua y de radiación solar incidente (Caldwell &

Virginia 1991; Chapin III *et al.* 2002; Semmartin *et al.* 2007). La productividad de las plantas responde fuertemente a la radiación incidente y a la disponibilidad de agua (Lauenroth & Sala 1992; Semmartin & Oesterheld 1996). En pastizales de la región centro-sur de Uruguay, la radiación solar incidente varía a lo largo del año, mientras que la precipitación, en promedio, no presenta esta dinámica (INIA La Estanzuela 2010). A nivel subterráneo, estudios de campo y de invernáculo han mostrado que una disminución en la radiación incidente puede no tener efecto o provocar una reducción en la biomasa de raíces (Wong & Stür 1994; Mikola *et al.* 2000; Semmartin *et al.* 2007). En cuanto a la disponibilidad de agua, se ha propuesto que el estrés hídrico reduce hasta en un 40 % la biomasa subterránea (McNaughton 1983). La instalación de clausuras en pastizales de la región centro-sur de Uruguay ha provocado cambios en la estructura de la vegetación (Altesor *et al.* 2005). La supresión de la herbivoría provocó cambios estructurales y funcionales, dados por una modificación en la composición, la riqueza y la estratificación de la vegetación herbácea así como por un aumento de la cobertura de arbustos (Altesor *et al.* 2005, 2006). De forma conjunta, la exclusión al ganado ha provocado cambios en ciertas variables ambientales, como la disponibilidad de radiación y de agua, debido al auto sombreado y a la acumulación de restos secos. Sin embargo, hasta el momento no se han realizado estudios que resuman el efecto de todos estos factores sobre el crecimiento radical en condiciones contrastantes de pastoreo.

Objetivos

Objetivo general

El objetivo general de esta tesis fue analizar algunos aspectos de la estructura y el funcionamiento del componente vegetal subterráneo en tres sitios de un pastizal natural de Uruguay.

Objetivos específicos

- 1) Describir la distribución vertical de la biomasa subterránea y estimar la productividad primaria neta subterránea en situaciones contrastantes de pastoreo. Para esto se realizaron cosechas estacionales de volúmenes de suelo en el campo, desde julio de 2008 hasta marzo de 2009.
- 2) Estimar la tasa de crecimiento de raíces y la productividad primaria neta subterránea en situaciones contrastantes de pastoreo. Para esto se obtuvieron muestras estacionales de mallas cilíndricas, desde abril de 2009 hasta mayo de 2010.

3) Evaluar el efecto de la defoliación, la disponibilidad de agua y de radiación solar sobre ciertos atributos del crecimiento radical. Para esto se utilizaron datos de un experimento en invernáculo con dos especies de gramíneas, una creciente y otra decreciente bajo condiciones de pastoreo.

CAPÍTULO 2

Distribución vertical y dinámica estacional de la biomasa vegetal subterránea

Introducción

La distribución vertical de la biomasa vegetal subterránea disminuye con la profundidad y, al igual que la porción aérea, presenta una dinámica temporal en pastizales templados (Sims & Singh 1978a,b). Una síntesis de 250 trabajos en distintos tipos de biomas encontró que en los pastizales templados la biomasa subterránea alcanza un promedio de 1400 g.m^{-2} y que el 83 % de esa biomasa se encuentra en los primeros 30 cm de profundidad (Jackson *et al.* 1996). A su vez, la relación entre la porción subterránea y la porción aérea alcanza un valor de 3,7 (Jackson *et al.* 1996). En cuanto a la dinámica temporal, las estimaciones de la productividad primaria neta subterránea (PPNS) cubren un amplio rango de valores, desde 60 hasta $1500 \text{ g.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$ y el momento de máxima productividad subterránea ocurre en primavera y verano (Strugnell & Pigott 1978; Soriano *et al.* 1991; McNaughton *et al.* 1998). Asimismo, la PPNS representa la mitad o más de la PPN total (Sims & Singh 1978b; Milchunas & Lauenroth 2001; Hui & Jackson 2005; Paruelo *et al.* 2010).

El pastoreo puede afectar la acumulación de carbono en el suelo alterando la asignación de carbono a la porción aérea y subterránea de las plantas (Holland *et al.* 1996; Piñeiro *et al.* 2009). La comparación entre pares pastoreo-clausura ha sido utilizada para estimar el efecto que ejerce la herbivoría sobre cierto atributo del funcionamiento ecosistémico, como es la PPNS. Uno de los trabajos pioneros y más completos desarrollado en pastizales fue publicado en cuatro artículos, y consistió en muestrear 10 sitios representativos de los pastizales de Norteamérica hasta 60 cm de profundidad (Sims *et al.* 1978; Sims & Singh 1978a,b,c). Estos autores encontraron que en los primeros 20 cm se concentra el 76 % de la biomasa subterránea en pastoreo y el 73% en clausura (Sims & Singh 1978a). Luego de estos trabajos se han realizado estudios que relacionan la biomasa subterránea, la vida media de las raíces y la PPNS entre áreas clausuradas con sus respectivas áreas adyacentes con pastoreo continuo. La mayoría de los trabajos de campo proponen que la biomasa subterránea es igual o mayor en sitios con pastoreo que en situaciones de clausura (Sims & Singh 1978a; Strugnell & Pigott 1978; Doll & Deregibus 1986; Milchunas & Lauenroth 1993; Hofstede & Rossenaar 1995; Pucheta *et al.* 2004; Altesor *et al.* 2006; Derner *et al.* 2006; García Pausas *et al.* 2011). En unos pocos se observó una disminución de la biomasa subterránea con el pastoreo (Soriano *et al.* 1991; Biondini *et al.* 1998; Gao *et al.* 2008). La PPNS, sin embargo, no presenta un patrón claro de respuesta al pastoreo, se observaron aumentos, disminuciones y ausencia de cambios (Sims &

Singh 1978b; Doll 1991; Soriano *et al.* 1991; Biondini *et al.* 1998; Pucheta *et al.* 2004; Gao *et al.* 2008).

La metodología clásica para la obtención de datos de biomasa subterránea consiste en la extracción de un volumen conocido de suelo por medio de un taladro (Bartos & Sims 1974; Böhm 1979). En general se han cosechado muestras de suelo hasta una profundidad de 30 cm, con taladros de un diámetro interno igual o mayor a 5 cm. En el laboratorio se separa el material vegetal subterráneo, el cual es secado y pesado para obtener la biomasa subterránea. Asimismo, la obtención de muestras a lo largo del tiempo permiten estimar la PPNS, uno de los atributos menos estudiados de los ecosistemas terrestres (Milchunas & Lauenroth 1992). Una de las ventajas que presenta la metodología de extracción de suelo refiere a la posibilidad de ser replicada en el espacio y en el tiempo, con un grado bajo de alteración del sistema, mientras que presenta como dificultad el gran esfuerzo y los altos costos del muestreo y procesamiento (Lauenroth 2000).

Por medio de esta técnica de muestreo se han obtenido datos de la biomasa subterránea, de la vida media de las raíces y de la PPNS, en diversas áreas de pastizales, así como en la región de los pastizales del Río de la Plata. A nivel global, existe un amplio rango de biomasa subterránea que va desde 115 hasta 2700 g.m⁻² en pastizales clausurados (Pucheta *et al.* 2004; Garcia Pausas *et al.* 2011) y desde 115 hasta 2880 g.m⁻² en pastizales pastoreados (Sims & Singh 1978a; Garcia Pausas *et al.* 2011), en ambos casos para una profundidad de 30 cm. En los pastizales del Río de la Plata el rango de biomasa subterránea es más estrecho y va entre 600 y 1700 g.m⁻² en las zonas de clausura (Soriano *et al.* 1991; Altesor *et al.* 2006) y desde 410 hasta casi 2000 g.m⁻² en pastizales bajo pastoreo continuo (Soriano *et al.* 1991; Pérez & Frangi 2000). Los valores mínimos en clausura corresponden a los registros obtenidos en Uruguay. Los datos fueron obtenidos en la misma región donde se realizó esta tesis, donde el pastoreo favorece a las especies que presentan un crecimiento postrado y que generan gran densidad de biomasa subterránea. En este sentido, se observó que hasta 30 cm de profundidad las áreas pastoreadas presentaron un 55% más de biomasa subterránea que las clausuradas (Altesor *et al.* 2006). La vida media de las raíces ha mostrado datos contradictorios entre pastoreo y clausura (Doll & Deregibus 1986; Pucheta *et al.* 2004; García Pausas *et al.* 2011). En tanto la PPNS en una síntesis global varía desde 90 hasta 1500 g.m⁻².año⁻¹ en pastizales clausurados (Sims & Singh 1978b; Strugnell & Pigott 1978) y desde 60 hasta 1020 g.m⁻².año⁻¹ en pastizales

pastoreados (Sims & Singh 1978b), mientras que en los Pastizales del Río de la Plata se registraron valores desde 405 hasta 815 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ en pastizales clausurados (Doll 1991) y desde 500 hasta 780 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ en pastizales pastoreados (Doll 1991; Soriano *et al.* 1991; Pérez & Frangi 2000). En los pastizales de Uruguay no existen datos publicados de la PPNS.

En pastizales templados, la cantidad de trabajos que hacen referencia a la porción subterránea de la biomasa vegetal es muy inferior a los que refieren a la porción aérea, más aún al considerar la comparación entre situaciones de pastoreo y de clausura. En pastizales del Río de la Plata se han encontrado diferencias entre estas situaciones en la productividad primaria neta aérea (Rusch & Oesterheld 1997; Altesor *et al.* 2005). Sin embargo, en la región centro-sur de Uruguay son escasos los antecedentes de la distribución vertical de la biomasa subterránea y en particular no existen registros de su dinámica a lo largo del tiempo. Las preguntas que pretende responder este capítulo son: ¿Cómo se distribuye la biomasa subterránea en aéreas pastoreadas y clausuradas? y ¿cómo varía a lo largo del año? El objetivo fue caracterizar la distribución vertical de la biomasa vegetal subterránea y estimar la PPNS en áreas clausuradas y continuamente pastoreadas, en tres pastizales naturales de la región centro-sur de Uruguay. Específicamente en este capítulo se evaluará la siguiente hipótesis.

H1- El pastoreo promueve la dominancia de hierbas y gramíneas con crecimiento postrado (Altesor *et al.* 2006) lo que determinaría una concentración de raíces y rizomas en la parte más superficial del suelo.

Particularmente se analizarán las siguientes predicciones:

P1- Mayor biomasa subterránea en pastoreo que en clausura en la porción más superficial del suelo.

P2- Mayor PPNS en pastoreo que en clausura en la porción más superficial del suelo.

Materiales y métodos

Sitio de estudio

El muestreo se llevó a cabo en un pastizal natural, dentro del establecimiento *El Relincho* (34°20'17.55"S, 56°58'49.69"O), en el departamento de San José. Los promedios anuales de precipitación y temperatura registrados en los últimos 40 años son de 1123 mm y 16,5 °C respectivamente (INIA La Estanzuela). En esta región, el pastoreo por ganado doméstico 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 con crecimiento postrado y

metabolismo C₄, y uno más alto, con gramíneas erectas no palatables y pequeños arbustos (Soriano *et al.* 1991; Altesor *et al.* 2005; 2006). En el sitio de estudio existen antecedentes agrícolas, aunque hace más de 25 años que se practica exclusivamente la ganadería extensiva por ganado vacuno y ovino y se cuenta con tres áreas clausuradas al ganado por un período de 3 a 17 años. Estudios previos en estas áreas han mostrado diferencias estructurales y funcionales con respecto a las áreas pastoreadas adyacentes (Altesor *et al.* 2005, 2006; Piñeiro *et al.* 2009). Las clausuras están determinadas por una dominancia de gramíneas con crecimiento erecto y metabolismo C₃. Además, con respecto a las áreas pastoreadas, presentan menor riqueza de especies, hay un aumento de la cobertura de arbustos, de acumulación de restos secos en pie y de suelo desnudo (Altesor *et al.* 2005). Desde el punto de vista del funcionamiento, se genera una disminución de la productividad primaria neta aérea (Altesor *et al.* 2005). Estas áreas clausuradas, junto con sus respectivas áreas pastoreadas adyacentes, se encuentran en una porción alta del paisaje, presentan una profundidad de suelo mayor a 1 m y fueron utilizadas como réplicas verdaderas en este estudio.

Obtención de las muestras

El muestreo se llevó a cabo en cuatro momentos del año, durante un período de 246 días. Las muestras fueron obtenidas: a principios de julio de 2008, corresponde al crecimiento de otoño; a fines de setiembre de 2008, corresponde al crecimiento de invierno; a mediados de enero de 2009, corresponde al crecimiento de primavera y a fines de marzo de 2009, corresponde al crecimiento de verano. Las precipitaciones para este período alcanzaron los 700 mm, lo cual representa un año con escasez de precipitaciones de acuerdo al promedio anual. Datos de la región han revelado que la biomasa del estrato herbáceo es más de tres veces mayor en clausura que en pastoreo y que este período representa casi la totalidad de la productividad primaria neta aérea anual (90 % en pastoreo y 70 % en clausura)(Altesor *et al.* 2005). La metodología empleada para la obtención de datos de biomasa subterránea ha sido la más utilizada, tanto en pastizales como en otros biomas (Bartos & Sims 1974; Böhm 1979; Milchunas & Lauenroth 1992; Nadelhoffer & Raich 1992). Consistió en la extracción de volúmenes de suelo hasta 100 cm de profundidad a través de un taladro en forma de T, con punta helicoidal de 6,5 cm de diámetro interno. En cada uno de los pares clausura-pastoreo se realizaron diez pozos, cinco en pastoreo y cinco en clausura, al menos 2 m retirados del alambrado, lo que totalizó treinta pozos dadas las tres réplicas de los dos tratamientos. Se obtuvieron un total de 744 muestras de la siguiente manera: cada cilindro de suelo cosechado

fue dividido en cinco fracciones (0-20, 20-30, 30-50, 50-70 y 70-100 cm de profundidad). A su vez, se extrajeron dos volúmenes de 20 cm de profundidad y 6,5 cm de diámetro, con un taladro de tipo sacabocado, en cada una de las 6 áreas. Los volúmenes fueron divididos en tres fracciones (0-5, 5-10 y 10-20 cm). Esta metodología evita la homogeneización de las fracciones de suelo, que inevitablemente genera el taladro con punta helicoidal y permite obtener una estimación del fraccionamiento interno del segmento 0-20 cm. Las muestras, con su correspondiente etiqueta de identificación, fueron mantenidas en freezer a -12 °C hasta su procesamiento. Las muestras correspondientes al crecimiento de invierno de las dos fracciones más profundas permanecieron entre dos y tres semanas en un lugar fresco y dentro de bolsas de nylon oscuras, debido a falta de espacio en el freezer. Luego fueron congeladas a -12 °C hasta su procesamiento.

Procesamiento de las muestras

Para el procesamiento de las muestras se empleó una técnica modificada de Lauenroth & Whitman (1971). Las muestras pasaron por un proceso sucesivo de flotación, esto permite que el material orgánico flote a la vez que el inorgánico precipita hacia el fondo. Se colocó el material sobre una columna descendente de tamices (2000, 1000 y 500 mm de criba), lo cual permite atrapar mayor cantidad de biomasa subterránea, en especial aquellas raíces finas, y además facilita la determinación y la colecta. A su vez, con agua a presión en forma de lluvia se dispersaron los restos de suelo que pueden haber quedado adheridos a los órganos subterráneos. Posteriormente se utilizó una lupa de pie para identificar efectivamente lo que corresponde a la porción subterránea vegetal. En esta tesis se consideró la biomasa subterránea total, dada por raíces, rizomas y bulbos. Además, con esta metodología de muestreo se hace muy difícil diferenciar entre el material subterráneo vivo y muerto, especialmente en las biomas perennes como estos pastizales (Sims & Singh 1978b). Cada muestra fue secada en estufa a 70 °C durante 48 hs para ser finalmente pesada en balanza de precisión y obtener la biomasa subterránea.

Análisis de datos

Los datos de la biomasa subterránea fueron analizados mediante un ANOVA de medidas repetidas para cada fracción de suelo, tomando el tratamiento (pastoreo y clausura) como variable independiente y los valores en las cuatro estaciones del año como variables dependientes. La PPNS fue obtenida mediante dos tipos de cálculos: 1) como la diferencia

entre el máximo y el mínimo de la biomasa subterránea (Dahlman & Kucera 1965) y 2) como la suma de las diferencias positivas de la biomasa subterránea entre estaciones sucesivas (Singh & Yadava 1974). La PPNS fue analizada por medio de un ANOVA de una vía para el perfil de 100 cm y para los primeros 20 cm de profundidad, para poder realizar comparaciones con otros estudios. La vida media de la biomasa subterránea para todo el perfil de suelo fue calculada como el cociente entre el valor máximo de la biomasa subterránea y la PPNS (Dahlman & Kucera 1965).

Resultados

La biomasa subterránea presentó una dinámica diferente en pastoreo y en clausura a lo largo del año, para el perfil de suelo de 100 cm (Figura 1). La biomasa subterránea fue 50 % mayor en pastoreo que en clausura. En pastoreo existió un incremento progresivo desde otoño y alcanzó el pico de biomasa a fines de primavera, seguido de una caída en verano del año siguiente; mientras que en clausura se observaron dos picos, uno a fines de otoño y otro a fines de primavera. Para todo el perfil de muestreo se encontraron diferencias significativas entre pastoreo y clausura ($F = 18,07$; $g.l = 1$; $p = 0,013$) y marginalmente significativas entre las distintas estaciones del año ($F = 3,01$; $g.l = 3$; $p = 0,072$).

La biomasa subterránea presentó una clara disminución con la profundidad del suelo a lo largo de todo el período de muestreo (Figura 2). La proporción de biomasa subterránea en los primeros 20 cm del suelo en pastoreo representó el 75 % de la biomasa subterránea total, con un rango estacional de 72 a 79 %, mientras que en clausura representó el 60 % de la biomasa subterránea total, con un rango estacional de 56,5 a 67 %. Las primeras dos fracciones de suelo no presentaron diferencias en la interacción tratamiento x estación. En la fracción 0-5 cm se encontraron diferencias significativas entre pastoreo y clausura ($F = 22,04$; $p = 0,009$) y entre las estaciones del año ($F = 3,85$; $p = 0,038$). En esta fracción, los valores más altos en pastoreo fueron registrados a fines de primavera, mientras que en clausura el pico fue encontrado a fines de invierno (Figura 3a). En la fracción 5-10 cm el pico se registró en invierno en pastoreo y en otoño en clausura y se encontraron diferencias significativas únicamente entre las situaciones de pastoreo y de clausura ($F = 64,60$; $p = 0,001$) (Figura 3b). En la fracción 10-20 cm se encontraron diferencias significativas en la interacción tratamiento x estación (Figura 3c). En este caso el valor más alto en pastoreo fue registrado a fines de otoño, mientras que en clausura se encontraron dos picos, uno a fines otoño y otro a fines de

primavera. Por debajo de los 20 cm no se encontraron diferencias entre pastoreo y clausura, aunque por debajo de los 30 cm se encontraron diferencias significativas entre las estaciones.

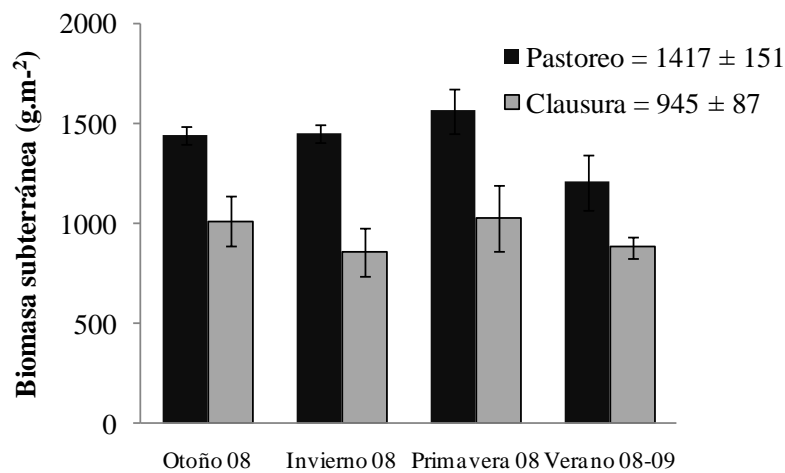


Figura 1: Biomasa subterránea en pastoreo y clausura para 100 cm de profundidad, durante cuatro estaciones del año, en tres sitios de un pastizal natural de la región centro-sur de Uruguay. Las barras representan la media \pm ES.

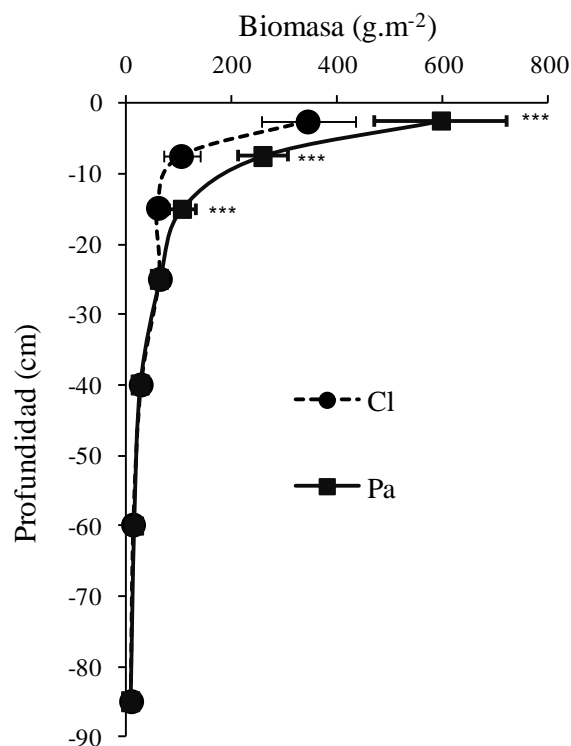


Figura 2: Distribución vertical de la biomasa subterránea en pastoreo (Pa) y clausura (Cl), en tres sitios de un pastizal natural de la región centro-sur de Uruguay. Se presentan los valores de la media anual relativos a una profundidad de 5 cm \pm ES. Cada punto se ubica en el medio de cada una de las siete fracciones.

La estimación de la productividad primaria neta subterránea (PPNS) por medio de dos cálculos ofrecen un patrón similar, tanto para todo el perfil muestreado como para los primeros 20 cm de profundidad. A través de la resta del valor máximo menos el mínimo, la PPNS hasta 100 cm de profundidad fue 33 % mayor en pastoreo que en clausura (Figura 4a) y las diferencias fueron significativas ($F = 7,67$; $p = 0,05$). En los primeros 20 cm, la PPNS fue mayor en pastoreo que en clausura y las diferencias también fueron significativas ($F = 8,32$; $p = 0,04$) (Figura 4a). Los primeros 20 cm representan el 74 % y el 57 % en pastoreo y en clausura respectivamente, de la PPNS de todo el perfil. La PPNS obtenida como la suma de los incrementos entre estaciones sucesivas, fue 50 % mayor en pastoreo que en clausura (Figura 4b), sin embargo las diferencias fueron significativas únicamente en los primeros 20 cm ($F = 7,28$; $p = 0,05$). En este caso, los primeros 20 cm representan el 69 % y el 48 %, en pastoreo y en clausura respectivamente, de la PPNS de todo el perfil. Los valores de la PPNS estimada por los dos cálculos para todas las fracciones de suelo y la vida media de la biomasa subterránea, se detallan en la tabla 1. En pastoreo, la vida media de las raíces de la biomasa subterránea para todo el perfil fue variable, entre 3,51 y 4,38 años de acuerdo al método de cálculo de la PPNS. En tanto en clausura el valor fue similar independientemente del método de cálculo de la PPNS y varió entre 3,06 y 4,32 años.

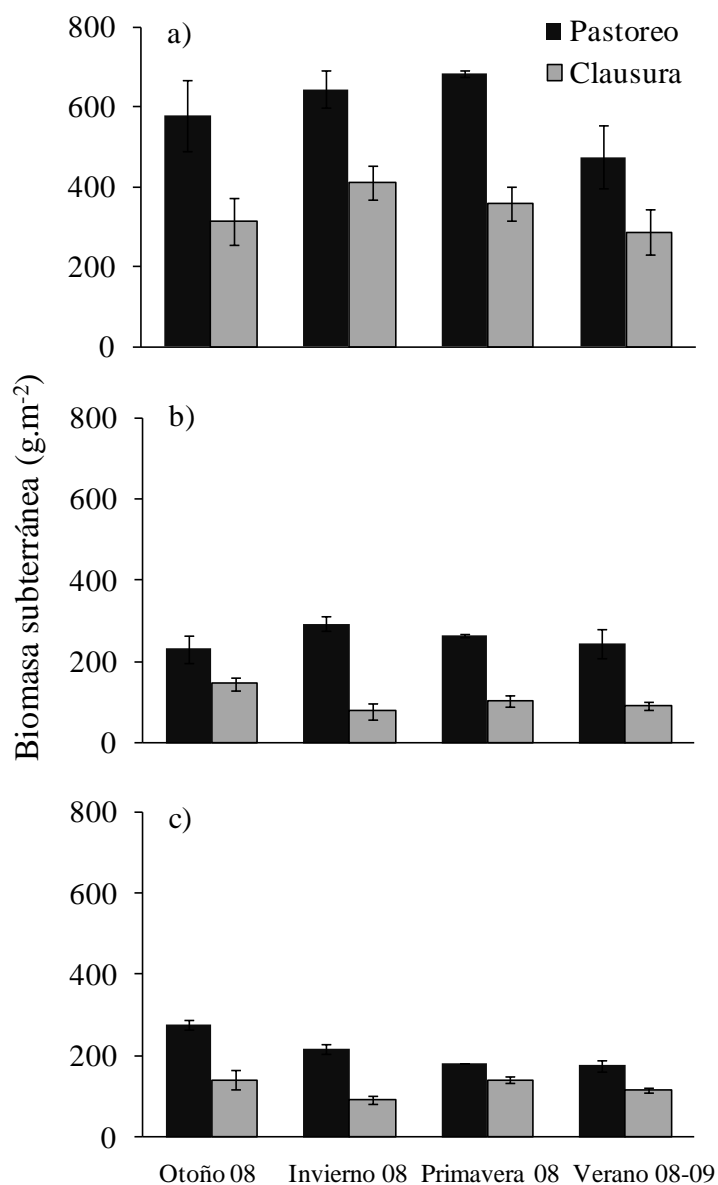


Figura 3: Biomasa subterránea en pastoreo y clausura durante cuatro estaciones del año, en tres sitios de un pastizal de la región centro-sur de Uruguay, para las tres fracciones más superficiales de suelo: a) 0-5 cm, b) 5-10 cm y c) 10-20 cm. Las barras representan la media \pm ES.

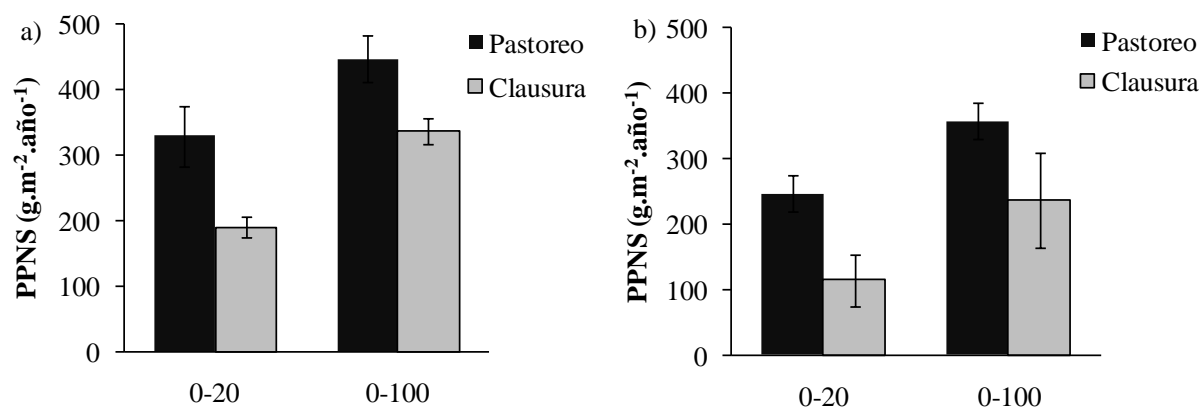


Figura 4: Productividad primaria neta subterránea (PPNS) en situaciones de pastoreo y de clausura para la fracción 0-20 y 0-100 cm estimada por medio de dos cálculos: a) máximo – mínimo y b) suma de los incrementos. Las barras representan la media \pm ES.

Tabla 1: Valores de la vida media de la biomasa subterránea ($VM = \text{año}$) obtenidas de la división de la productividad primaria neta subterránea ($PPNS = \text{g.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$) sobre la biomasa subterránea máxima ($BM = \text{g.m}^{-2}$) a distintas profundidades de suelo en pastizales pastoreados (Pa) y clausurados (Cl) de la región centro-sur de Uruguay.

Tratamiento	Profundidad	VM_1	VM_2	$PPNS_1$	$PPNS_2$	BM
Pa	0-5	3.71	4.55	184	150	683
	5-10	4.28	3.78	69	78	295
	10-20	3.63	14.53	76	19	276
	20-30	4.31	5.39	35	28	151
	30-50	3.58	3.16	38	43	136
	50-70	3.46	3.95	24	21	83
	70-100	3.19	3.53	21	19	67
	0-100	3.51	4.38	447	358	1567
Cl	0-5	4.09	6.35	101	65	413
	5-10	3.20	8.65	46	17	147
	10-20	3.28	4.27	43	33	141
	20-30	2.72	3.27	53	44	144
	30-50	3.51	4.57	39	30	137
	50-70	2.64	2.85	28	26	74
	70-100	2.77	3.13	26	23	72
	0-100	3.06	4.32	336	238	1028

₁ PPNS y TR obtenidos por medio de la resta máximo menos mínimo

₂ PPNS y TR obtenidos por medio de la suma de los incrementos

Discusión

El pastoreo ejerce un efecto positivo sobre la biomasa subterránea en tres sitios de un pastizal de la región centro-sur de Uruguay. Es una percepción común que el pastoreo tiene impactos negativos en los sistemas de raíces (Milchunas & Lauenroth 1993), y más aún cuando en estos sitios el pastoreo ha reducido a $\frac{1}{3}$ la biomasa aérea acumulada en comparación con áreas clausuradas (Altesor *et al.* 2005). Considerando los datos de biomasa aérea obtenidos por Altesor *et al.* (2005), la biomasa subterránea fue 10 veces mayor en pastoreo, mientras que en clausura fue el doble. Los resultados de esta tesis, obtenidos por medio de la extracción de volúmenes de suelo hasta 100 cm de profundidad, reportan que la biomasa subterránea fue 50 % mayor en pastoreo que en clausura. Si bien existen resultados que demuestran lo contrario, corresponden a sitios con rangos de precipitaciones entre 400 – 850 mm.año⁻¹ (Schuman *et al.* 1999; Derner *et al.* 2006; Gao *et al.* 2008), un rango inferior a los valores registrados en nuestro país. Sin embargo la mayoría de los estudios de campo, en un amplio rango de pastizales, han mostrado mayor biomasa subterránea en pastoreo que en clausura (Sims & Singh 1978a; Sims *et al.* 1978; Strugnell & Pigott 1978; Milchunas & Lauenroth 1993; Hofstede & Rossenaar 1995; Pucheta *et al.* 2004; Derner *et al.* 2006; Garcia Pausas *et al.* 2011). Los valores de biomasa subterránea mostrados en este capítulo, se encuentran dentro del rango de valores de los estudios en pastizales del Río de la Plata (Doll & Deregibus; Soriano *et al.* 1991, Pérez & Frangi 2000; Altesor *et al.* 2006; Semmartin *et al.* 2007). En particular, un estudio reciente mostró que en 13 de 15 sitios de pastizales de Uruguay y Argentina, el contenido de C en la biomasa subterránea fue mayor en pastoreo que en clausura en los primeros 10 cm de suelo (Piñeiro *et al.* 2009). Por lo tanto, y a pesar de los escasos y contradictorios antecedentes (Doll & Deregibus 1986; Soriano *et al.* 1991; Altesor *et al.* 2006), los resultados de esta tesis aportan datos a favor de un efecto positivo del pastoreo sobre la biomasa radical.

El pastoreo afecta la distribución vertical de la biomasa subterránea. Los resultados de esta tesis muestran que las principales diferencias de la biomasa subterránea, entre los tratamientos, fue encontrada en los primeros 20 cm de profundidad. En esta fracción, la biomasa subterránea fue 87 % mayor en pastoreo que en clausura. Esto apoya la hipótesis planteada, dónde la presencia de hierbas y gramíneas postradas favorecidas por el pastoreo, determinarían una concentración de biomasa subterránea en la parte superior del perfil. Los valores de biomasa subterránea en esta tesis están dados no sólo por la biomasa de raíces, sino que también por rizomas y bulbos, los cuales aportan gran cantidad de biomasa. Un trabajo en

una de las áreas clausuradas muestreadas en esta tesis, demostró que las especies que presentan estos órganos de reserva se encuentran con mayor frecuencia en las áreas pastoreadas (Altesor *et al.* 2005). Trabajos anteriores en estos sitios de la región centro-sur encontraron diferencias únicamente en los primeros 5 cm de profundidad (Altesor *et al.* 2006; Piñeiro *et al.* 2009). Si bien estos autores realizaron un único muestreo, los valores de biomasa subterránea obtenidos en esta tesis fueron mayores para ambos tratamientos. Una diferencia con los resultados de estos autores podría asociarse a cuestiones metodológicas ya que en este trabajo se utilizó un taladro de mayor diámetro, que disminuye el efecto borde y a que se colectaron raíces más finas con tamices de menor tamaño de criba.

Algunos aspectos de la estructura de la vegetación, metodológicos, así como ciertos atributos edáficos, podrían explicar las diferencias encontradas en la biomasa subterránea entre pastoreo y clausura. En los pastizales de la región centro-sur de Uruguay, los arbustos duplican su porcentaje de aparición y aumentan su altura en condiciones de clausura (Altesor *et al.* 2005). Si bien no ha sido registrada por separado la biomasa subterránea de los arbustos, en general estas plantas alcanzan mayores profundidades y presentan un menor aporte proporcional de biomasa en la porción superficial del suelo (Jackson *et al.* 1996). Por lo tanto, la arbustización en las áreas clausuradas podría ser otro factor que explique una menor proliferación de raíces en la porción más superficial del suelo. Por otra parte, en estos pastizales las áreas pastoreadas presentan mayor riqueza de especies que en las clausuras y la cobertura del suelo está determinada por un estrato vegetal bajo, dominado por especies postradas (Altesor *et al.* 2005, 2006). En tanto en las clausuras la riqueza de especies es menor y la cobertura del suelo está determinada por una matriz parcheada, de vegetación herbácea de hábito erecto, de restos secos acumulados y de arbustos (Altesor *et al.* 2005, 2006). Por lo tanto, en las áreas pastoreadas existe una mayor cantidad de plantas que pueden generar mayor cantidad de raíces por área de suelo. Esto sin duda reflejó diferencias en la extracción de las muestras en el campo, ya que mientras en pastoreo los pozos siempre fueron realizados por debajo de una cubierta vegetal verde, en las clausuras los pozos se hacían entre maciegas, debajo de un colchón de restos secos y alejados de los arbustos. Algunas variables que han sido medidas en estos pastizales no permiten explicar las diferencias mostradas. Datos de la densidad aparente del suelo no han reflejado diferencias entre los tratamientos (Altesor *et al.* 2006) y los registros de la humedad de agua en el suelo han revelado datos contradictorios (Altesor *et al.* 2006; Fernández 2008). A su vez, un factor que ha sido pobremente considerado

en la literatura, refiere a la herbivoría subterránea y a la respuesta (defensa) que pueden tener los órganos subterráneos frente a esto (Hunter 2001). En este sentido, un estudio realizado en pastizales del norte de Uruguay no encontró diferencias en la riqueza de herbívoros subterráneos entre un pastizal pastoreado y otro excluido por 9 años (Zerbino 2005).

La biomasa subterránea presentó un patrón estacional diferente entre los tratamientos, lo cual podría deberse a una respuesta a eventos puntuales de precipitación y a la diferencia en la estructura de la vegetación. Los picos de biomasa subterránea para todo el perfil se obtuvieron en primavera para pastoreo y en otoño y primavera para clausura. Sin embargo, una vez más, la explicación parece estar dada en las porciones más superficiales de suelo. La fracción 0-5 cm es la que más aporta a la biomasa radical, tal como había sido registrado por Altesor *et al.* (2006). En pastoreo, esta fracción presenta el mismo patrón que todo el perfil, con un incremento desde el otoño hasta alcanzar el pico en primavera. A su vez existe un corrimiento en las fracciones siguientes, entre 5 y 10 cm el pico se da en invierno y entre 10 y 20 cm el pico está en otoño. Si bien el sistema podría tener este comportamiento, la sequía prolongada a lo largo del año podría haber limitado el aporte de biomasa subterránea. En tanto el incremento de biomasa subterránea en primavera, en la porción más superficial, podría estar explicado por una fuerte respuesta de la comunidad vegetal a un evento de lluvias registrado en esta estación. En las clausuras, el patrón observado en todo el perfil no fue observado en la fracción 0-5 cm y comenzó a observarse a partir de la fracción 5-10 cm. Por lo tanto este tratamiento se comporta distinto que el pastoreo, ya que el aporte por debajo de los 5 cm es relativamente mayor que en pastoreo. Si bien no fue medido el contenido de humedad en el suelo en estas condiciones, es esperable que las clausuras soporten mejor el déficit de precipitaciones debido a la disminución de la incidencia directa del sol provocada por el auto-sombreado del estrato arbustivo y por la gran acumulación de restos secos.

Por otra parte, la biomasa subterránea en estas áreas de pastizales es reemplazada cada 3 a 4,5 años, según el método de cálculo. En pastoreo los valores registrados fueron similares a los hallados en pastizales de la pampa inundable (Doll & Deregibus 1986; Soriano *et al.* 1991), en tanto que fue entre tres y siete veces mayor que los hallados por Pérez & Frangi (2000) en pastizales a distintas alturas al nivel del mar. En clausura, la vida media de la biomasa subterránea presenta valores similares a los registrados por Soriano *et al.* (1991) y hasta dos veces mayor que lo registrado por Doll & Deregibus (1986) para pastizales clausurados por

cinco años. Si bien este método de cálculo de la vida media de las raíces ha sido ampliamente utilizado desde hace casi cinco décadas (Dahlman & Kucera 1965), actualmente existen estudios que demuestran que el recambio de raíces finas ocurre en cuestión de días (Stewart & Frank 2008).

La PPNS para todo el perfil de suelo fue mayor en las áreas pastoreadas que en las clausuradas. El efecto de la defoliación sobre la PPNS no ha presentado un patrón claro para un amplio rango de pastizales (Sims & Singh 1978b; Doll 1991; Soriano *et al.* 1991; Biondini *et al.* 1998; Gao *et al.* 2008). Por lo tanto, esta tesis aporta datos a favor de un efecto positivo, ya que la PPNS fue entre 33 y 50 % mayor en sitios pastoreados que en clausuras, dependiendo del método de cálculo. A su vez, el pastoreo determina las diferencias de PPNS entre los tratamientos en las porciones más superficiales de suelo. Se observó que, al igual que lo que ocurre con los valores de la biomasa subterránea, los primeros 20 cm explican gran parte de la PPNS de todo el perfil, aunque en mayor medida en pastoreo que en clausura. En este sentido, la PPNS fue entre 73 y 115 % mayor en pastoreo que en clausura, dependiendo del método de cálculo. Los resultados apoyan la hipótesis planteada y aportan gran información acerca de la dinámica de la biomasa subterránea en la porción más superficial del suelo. Además, se aporta información para el entendimiento del funcionamiento y de secuestro de C en estos pastizales. Los antecedentes a nivel de la región de los pastizales del Río de la Plata (Doll 1991; Soriano *et al.* 1991; Pérez & Frangi 2000) han mostrado valores de PPNS algo mayores a los registrados aquí (Anexo 1). Si bien los antecedentes en esta región son muy escasos, y presentan un rango de valores de PPNS muy estrecho, las bajas precipitaciones en el período de muestreo podrían estar subestimando los valores de PPNS en estos sitios de pastizales de la región centro-sur de Uruguay.

La amplia mayoría de los estudios han considerado el efecto del pastoreo sobre la porción aérea de la vegetación (McNaughton *et al.* 1996; Sala & Austin 2000), mientras que la PPNS ha sido uno de los atributos funcionales menos estudiados. Altesor *et al.* (2005) encontraron, en pastizales de la región centro-sur, que el pico de la generación de forraje correspondió a la primavera en clausura y al verano en pastoreo. A modo de comparación con los resultados de biomasa subterránea, existen algunas diferencias entre los momentos de los picos. A pesar que los muestreos corresponden a años distintos, se plantea que las especies crecientes en pastoreo podrían adelantar el pico de generación de biomasa subterránea, como

una estrategia para tolerar la herbivoría en el momento de máxima generación de forraje. Por su parte la ausencia de ganado en los sitios clausurados, evitaría este efecto de destinar energía por parte de las plantas a diferentes órganos en momentos distintos del año. A su vez, tomando los datos de PPN aérea de Altesor *et al.* (2005), la PPNS en estos pastizales corresponde aproximadamente al 40 % de la PPN total. Estos resultados se encuentran en el límite inferior de los datos mostrados para la relación PPNS/PPN en varios sitios de pastizales (Sims & Singh 1978; Hui & Jackson 2005; Paruelo *et al.* 2010), aunque en este período de sequía la productividad aérea seguramente debe haber sido menor que los registrados por Altesor *et al.* (2005). Por otra parte, el método de extracción de volúmenes de suelo ha recibido varias críticas al ser empleado para la estimación de la PPNS. Una de ellas refieren a que se hace muy difícil lograr diferenciar entre el material subterráneo vivo y muerto (Sims & Singh 1978b; Neill 1992; Milchunas 2009), lo cual hace imposible determinar la aparición y la desaparición de la biomasa subterránea

En conclusión, existe un claro patrón a nivel subterráneo en cuanto a la comparación de condiciones contrastantes de pastoreo. La biomasa subterránea y la productividad primaria neta subterránea fueron mayores en pastoreo que en clausura para un perfil de 100 cm. La porción más superficial de suelo, los primeros 20 cm de profundidad, reflejan las principales diferencias entre estos tratamientos.

CAPÍTULO 3

Productividad primaria neta subterránea: Efecto del pastoreo sobre su dinámica temporal y espacial

Introducción

La dinámica estacional de la biomasa vegetal juega un papel importante en el ciclo del C en los pastizales, aunque el secuestro de este elemento se da principalmente en los órganos subterráneos. La productividad primaria neta (PPN) representa la tasa de creación de nueva biomasa vegetal por unidad de área y de tiempo, puede obtenerse de la suma de la porción aérea más la subterránea y ha sido estimada tanto en pastizales como en otros tipos de biomas (Sims & Singh 1978; McNaughton 1983; Hui & Jackson 2006). Para la estimación de la productividad primaria neta aérea (PPNA) el método de cosechas consecutivas de biomasa vegetal ha sido ampliamente utilizado (McNaughton *et al.* 1996; Sala & Austin 2000). Por su parte, para la estimación de la productividad primaria neta subterránea (PPNS) se han desarrollado varias metodologías (Lauenroth 2000; Milchunas *et al.* 2009) y las principales formas de calcularlas han sido presentadas en el capítulo anterior. La PPNS representa la mitad o más de la PPN en pastizales a nivel global (Sims & Singh 1978b; Hui & Jackson 2005; Paruelo *et al.* 2010).

Una de las aproximaciones metodológicas más empleada para la estimación de la PPNS ha sido la utilización de mallas cilíndricas (Lund *et al.* 1970; Soriano *et al.* 1987). Este método consiste en la utilización de cilindros cribados (de aquí en más, “ruleros”) que son colocados en pozos realizados en el suelo y son rellenados con tierra libre de raíces. Pasado un tiempo, se cosechan los ruleros para obtener una medida de la tasa de crecimiento de las raíces (TC). Al repetir este proceso a lo largo de un tiempo se obtiene una estimación de la PPNS. Esta metodología, además de ser relativamente sencilla, puede ser replicada en el espacio y en el tiempo con un grado bajo de destrucción. A su vez evita la diferenciación entre tejido vivo y muerto, pues se supone que el crecimiento corresponde a la biomasa generada en el tiempo entre muestreos (Neill 1992). A pesar de estas ventajas, se agregan algunos inconvenientes, como la ausencia de competencia y las diferencias en la textura y la resistencia a la penetración por las raíces con respecto al suelo que rodea a los ruleros (Neill 1992; Lauenroth 2000).

La metodología de los ruleros ha sido empleada para la obtención de la PPNS a nivel global. En distintos pastizales a nivel mundial se ha registrado un rango de valores entre 60 y 590g.m⁻².año⁻¹ en pastizales pastoreados (Fiala *et al.* 2009; García Pausas *et al.* 2011) y entre 180 y 580g.m⁻².año⁻¹ (Gao *et al.* 2008; García Pausas *et al.* 2011) en pastizales clausurados. En Sudamérica, dos trabajos han desarrollado esta técnica. Uno llevado a cabo en Patagonia (Pcia.

Chubut, Argentina), no registró un efecto del pastoreo sobre la PPNS, aunque sí mostró una mayor generación de biomasa en primavera, tanto en pastoreo como en clausura (Soriano *et al.* 1987). El otro se llevó a cabo en Sierra de la Ventana (Pcia de Buenos Aires, Argentina), en dos sitios de pastizales pastoreados ubicados a distinta altura sobre el nivel del mar. Estos sitios presentaron valores de PPNS de 560 y 565 g.m⁻².año⁻¹ respectivamente y la mayor tasa de crecimiento de biomasa ocurrió en primavera y verano (de Wysiecki & Perez 1994). En pastizales de Uruguay, los primeros resultados de PPNS han sido mostrados en el capítulo 2 de esta tesis, a través del muestreo de volúmenes de suelo.

La longitud de las raíces es un determinante clave de la capacidad de absorción de agua y nutrientes en el suelo (Bouma *et al.* 2000; Himmelbauer *et al.* 2004). Las imágenes de raíces mediante escáner ofrecen una de las aproximaciones comúnmente usadas para derivar estimadores de la longitud radical (Bouma *et al.* 2000; Aanderud *et al.* 2003). La densidad de la longitud radical (DLR) es una medida de la longitud de raíces por volumen de suelo (cm.cm⁻³) y depende tanto de la generación de biomasa subterránea como de la longitud radical específica (LRE) (Aanderud *et al.* 2003). La LRE representa la longitud de raíces por peso seco de raíces (m.g⁻¹), por lo que proporciona una noción del grosor y además es el atributo más adecuado para caracterizar la capacidad de exploración del sistema radical (Arredondo & Johnson 1998; Bouma *et al.* 2000; Cornelissen *et al.* 2003).

El efecto del pastoreo sobre la PPN ha sido ampliamente estudiado principalmente sobre la porción aérea de la vegetación, mientras que es notoriamente menor la cantidad de trabajos que han evaluado este efecto sobre la PPNS. Como ya fue mencionado en el capítulo 1, la PPNA en pastizales ha presentado distintas respuestas frente al pastoreo. De igual manera, la PPNS no ha presentado un único patrón (Sims & Singh 1978b; Doll 1991; Soriano *et al.* 1991; Biondini *et al.* 1998; Ferraro & Oesterheld 2002; Pucheta *et al.* 2004; Gao *et al.* 2008; Bagchi & Ritchie 2010; García Pausas *et al.* 2011), mientras que los estudios sobre la longitud de raíces no son suficientes como para establecer un patrón. Las dificultades que acarrear los muestreos en el campo son unas de las explicaciones de la escasez de estimaciones de la PPNS y de los descriptores de la longitud radical (Sims & Singh 1978b; Lauenroth 2000). A esto se le suma la complejidad de controlar las pérdidas de biomasa por herbivoría subterránea o por exudados radicales (Smolik *et al.* 1976; Neill 1992; Bargett 2005). Por lo tanto, en vista de los resultados obtenidos en el capítulo anterior, el objetivo fue cuantificar la PPNS y la longitud de

raíces, como descriptores del crecimiento radical, en tres sitios de un pastizal bajo situaciones de clausura y pastoreo en la región centro-sur de Uruguay. Se evaluará la misma hipótesis planteada en el capítulo anterior por medio de una aproximación distinta:

H1- El pastoreo en estos pastizales promueve la dominancia de hierbas y gramíneas con crecimiento postrado (Altesor *et al.* 2006) lo que determina una concentración de raíces en la parte más superficial del suelo.

Se considerarán en este caso dos predicciones (la primera es la misma que una del capítulo 2):

P1- Mayor PPNS en pastoreo que en clausura en la porción más superficial del suelo.

P2- Mayor longitud radical en pastoreo que en clausura en la porción más superficial del suelo.

Materiales y métodos

Sitio de estudio y obtención de las muestras

El sitio de estudio en el que se desarrolló este ensayo de campo corresponde a los mismos tres pares clausura-pastoreo descritos en el capítulo 2 de esta tesis. En cada uno de los pares se realizaron diez pozos (5 en clausura y 5 en pastoreo, de 25 cm de profundidad y 5 cm de diámetro, al menos 2 m retirados del alambrado, lo que totalizó treinta pozos dadas las tres réplicas de los dos tratamientos. En cada pozo se colocó un rulo, de la misma longitud y ancho que el pozo y con mallas de 1 cm², que fue cubierto completamente con un sustrato de textura franco-arcillosa y libre de raíces. Al cabo de aproximadamente tres meses fueron retirados los rulos y en el mismo momento, en 30 nuevos pozos, se colocaron nuevos rulos. El muestreo se llevó a cabo durante un período de 390 días, comenzando a mediados de abril de 2009. Las muestras fueron obtenidas: a mediados de julio de 2009, corresponde al crecimiento de otoño; a mediados de octubre de 2009, corresponde al crecimiento de invierno; a mediados de enero de 2010, corresponde al crecimiento de primavera y a principios de mayo de 2010, corresponde al crecimiento de verano. En total se cosecharon 120 rulos que fueron conservados en freezer a -12 °C hasta su procesamiento en el laboratorio. Las precipitaciones para el período de muestreo alcanzaron los 1577 mm (INIA La Estanzuela 2010).

Procesamiento de las muestras

En el laboratorio, cada rulo retirado fue dividido en tres fracciones (0-5, 5-10 y 10-25 cm de profundidad) totalizando 360 muestras. El proceso de obtención de las raíces fue igual al descrito en el capítulo 2. Antes de proceder al secado de las muestras se tomaron tres de las cinco submuestras de cada sitio de las fracciones 0-5 y 5-10, tanto de clausura como de

pastoreo. Estas raíces fueron teñidas con el colorante violeta de metilo durante 24-48 hs, colocadas en un recipiente con una pequeña película de agua para favorecer la expansión de las raíces y digitalizadas con un escáner Genius Vivid 1200-E con una definición de 300 dpi. Las imágenes fueron utilizadas para estimar la longitud de las raíces por medio del software Image Pro Plus 4.5. Posteriormente, todas las muestras fueron secadas en estufa durante 48 hs a 70 °C y pesadas en balanza de precisión para obtener la biomasa seca de cada estación del año.

Análisis de los datos

La biomasa de raíces cosechada al cabo de una estación de crecimiento fue considerada como una tasa de crecimiento de raíces (TC). La PPNS fue obtenida por medio de la suma de las cuatro TC. La PPNS de pastoreo y de clausura fue comparada por un ANOVA de una vía. Se empleó un ANOVA de tres vías para analizar la TC dónde el tratamiento (pastoreo y clausura), la estación del año (otoño, invierno, primavera y verano) y la fracción de suelo (0-5, 50-10 y 10-25) fueron las variables independientes y la TC fue la variable dependiente. Este mismo análisis fue empleado para analizar los atributos de la longitud radical (LRE y DLR).

Resultados

La PPNS estimada hasta 25 cm de profundidad no presentó diferencias en la interacción tratamiento x profundidad, pero se encontraron diferencias significativas entre pastoreo y clausura y entre las tres profundidades (Tabla 1). La PPNS fue 36 % mayor en pastoreo que en clausura y disminuyó con la profundidad en ambos tratamientos (Figura 1). Los primeros 10 cm explican gran parte de las diferencias encontradas en todo el perfil ya que la PPNS fue 38 % mayor en pastoreo que en clausura y representa el 50% de la PPNS del perfil estudiado en ambos tratamientos.

Tabla 1: Resultados del ANOVA de dos vías de la productividad primaria neta subterránea. Se muestran los valores de F y de p. Los grados de libertad (G.L) corresponden a los factores y al error del ANOVA.

Productividad primaria neta subterránea			
	G.L	F	p
Tratamiento	1	20,55	0,0007
Profundidad	2	13,79	0,0008
Tratamiento x Profundidad	2	0,48	0,63
Error	12		

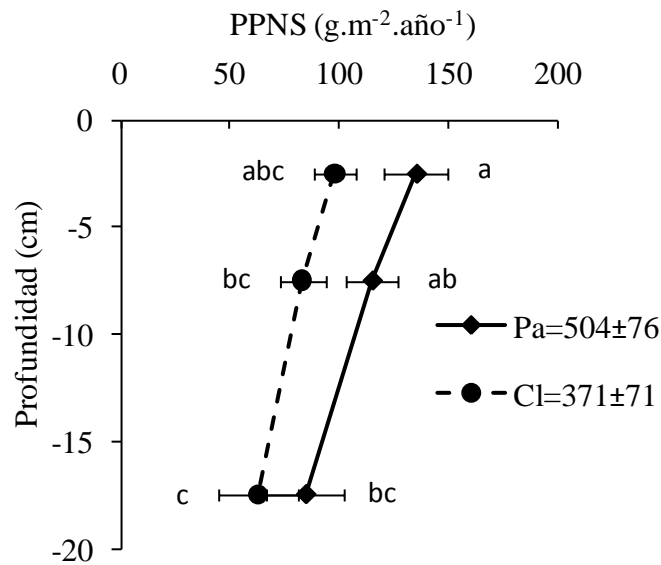


Figura 1: Productividad primaria neta subterránea (PPNS) para un perfil de 25 cm de profundidad en pastoreo (Pa) y clausura (Cl) de tres sitios de un pastizal de la región centro-sur de Uruguay. Las barras corresponden a la media \pm DS. Letras distintas indican diferencias significativas con $p < 0,05$.

La Tasa de Crecimiento radical (TC) presentó diferencias significativas en la interacción tratamiento x estación y se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos, entre las estaciones del año y entre las profundidades (Tabla 2). La TC presentó respuestas distintas en pastoreo y en clausura a lo largo del año (Figura 2). La TC en pastoreo aumentó desde otoño hasta primavera y luego decayó en verano del año siguiente, mientras que en clausura la TC aumentó de forma constante entre otoño y verano del siguiente año. En sitios bajo pastoreo, la TC para el perfil de 25 cm llegó a ser más del triple en primavera que en otoño, mientras que en clausura la TC fue dos veces mayor en verano que en otoño. La TC disminuyó de forma significativa con la profundidad (Tabla 2). La fracción superficial aportó el 40 % de la TC de todo el perfil, mientras que la porción media aportó el 34 % y la más profunda el 26 %.

Tabla 2: Resultados del ANOVA de tres vías de la tasa de crecimiento radical. Se muestran los valores de F y de p. Los grados de libertad (G.L) corresponden a los factores y al error del ANOVA.

Tasa de crecimiento radical			
	G.L	F	p
Tratamiento	1	19,48	<0,0001
Estación	3	19,85	<0,0001
Profundidad	2	10,43	0,0002
Tratamiento x Estación	3	3,00	0,04
Tratamiento x Profundidad	2	0,23	0,80
Estación x Profundidad	6	0,92	0,49
Trat. x Est. x Prof.	6	0,18	0,98
Error	48		

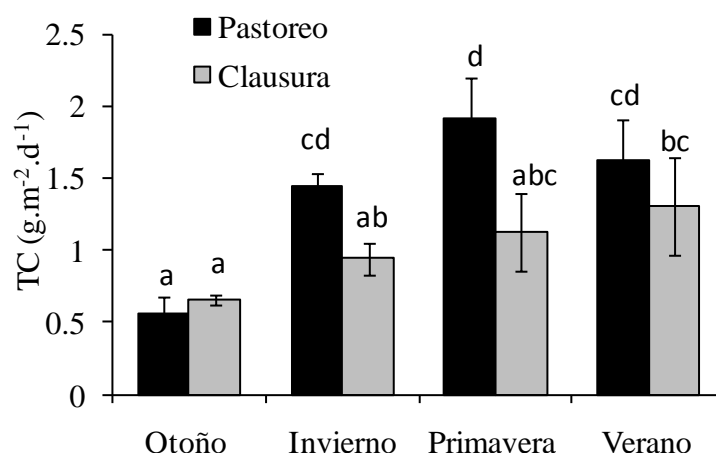


Figura 2: Tasa de crecimiento radical (TC) en pastoreo y clausura, durante cuatro estaciones del año, en tres sitios de un pastizal natural de la región centro-sur de Uruguay. Las barras representan la media \pm ES. Letras distintas indican diferencias significativas con $p < 0,05$.

Los atributos de la longitud radical respondieron de manera diferente. Si bien ninguno de los atributos presentó interacciones, la densidad de la longitud radical (DLR) presentó diferencias marginalmente significativas en la interacción tratamiento x estación (Tabla 3). A su vez, presentó diferencias significativas entre pastoreo y clausura y entre las estaciones (Tabla 3). La DLR presentó un incremento abrupto a fines de invierno que se mantuvo hasta el verano en pastoreo, mientras que en clausura se notó un incremento sostenido desde el otoño hasta el verano del siguiente año (Figura 3a). La profundidad presentó diferencias

marginalmente significativas en este descriptor ya que fue cerca de 20 % mayor en la porción más superficial. La longitud radical específica (LRE) no presentó diferencias entre las interacciones, y únicamente presentó diferencias significativas entre las estaciones del año (Tabla 3). En invierno se generaron raíces finas, por lo que en esta época del año se registraron los mayores valores de la LRE (Figura 3b)

Tabla 3: Resultados del ANOVA de tres vías de la densidad de la longitud radical y de la longitud radical específica. Se muestran los valores de F y de p. Los grados de libertad (G.L) corresponden a los factores y al error del ANOVA.

	Densidad de la longitud radical			Longitud radical específica		
	G.L	F	p	G.L	F	p
Tratamiento	1	8,99	0,005	1	0,57	0,46
Estación	3	18,10	<0,0001	3	15,55	<0,0001
Profundidad	1	3,03	0,091	1	0,80	0,38
Tratamiento x Estación	3	2,81	0,054	3	1,52	0,23
Tratamiento x Profundidad	1	<0,01	0,962	1	0,78	0,38
Estación x Profundidad	3	0,06	0,979	3	1,92	0,15
Trat. x Est. x Prof.	3	0,03	0,992	3	0,85	0,48
Error	32			32		

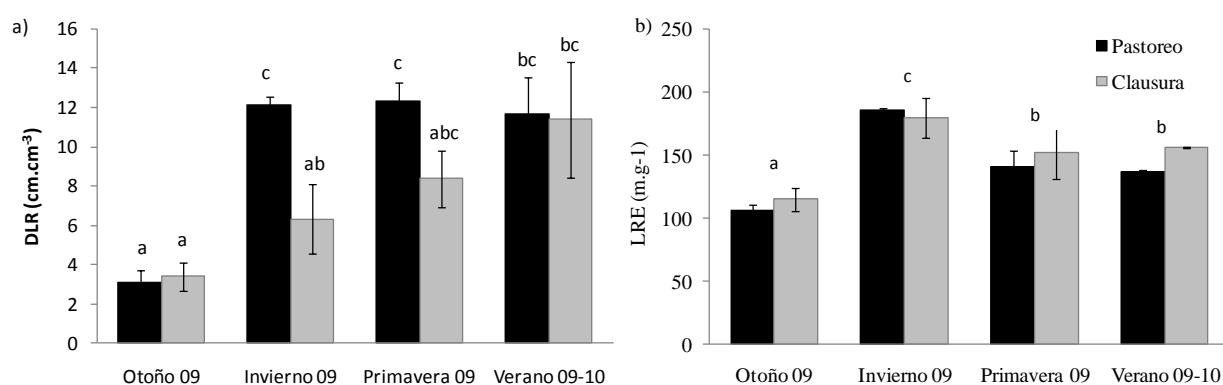


Figura 3: Descriptores de la longitud radical en pastoreo y clausura para un perfil de 10 cm de profundidad, durante cuatro estaciones del año, en tres sitios de un pastizal natural de la región centro-sur de Uruguay: a) densidad de la longitud radical (DLR) y b) longitud radicales específica (LRE). Las barras representan la media \pm ES. Letras distintas indican diferencias significativas con $p < 0,05$.

Discusión

El pastoreo ejerce un efecto positivo sobre la productividad primaria neta subterránea (PPNS) en tres sitios de un pastizal natural de la región centro-sur de Uruguay. El efecto de la defoliación sobre la PPNS no ha presentado un patrón claro para un amplio rango de pastizales (Sims & Singh 1978b; Doll 1991; Soriano *et al.* 1991; Biondini *et al.* 1998; Gao *et al.* 2008). En este capítulo se aportan datos a favor de un efecto positivo, ya que la PPNS fue 36 % mayor en sitios pastoreados que en sitios clausurados. Las diferencias en la estructura de la vegetación podrían dar pistas para entender estas diferencias en este aspecto del funcionamiento. Algunos trabajos realizados en estos pastizales han mostrado una mayor riqueza de especies y cobertura del suelo en pastoreo que en clausura (Altesor *et al.* 2005, 2006), por lo que existen más plantas que pueden generar mayor cantidad de raíces por área de suelo. Además, la estratificación de la vegetación es diferente; mientras que en pastoreo hay una concentración de la biomasa aérea en los primeros 10 cm, determinada por la presencia de especies con crecimiento postrado, en las clausura la biomasa se concentra en un estrato superior y está determinada por gramíneas erectas y arbustos (Altesor *et al.* 2005, 2006). En varios aspectos lo que ocurre a nivel subterráneo está lejos de ser un reflejo de lo que sucede a nivel aéreo (Van der Putten *et al.* 2001). Sin embargo en este caso, el pastoreo promueve una concentración de la biomasa subterránea en la porción más superficial del suelo, al igual que lo que ocurre con la porción aérea. En los primeros 10 cm de suelo la PPNS fue 38 % mayor en pastoreo que en clausura. Este resultado apoya la hipótesis propuesta, donde la presencia de hierbas y gramíneas postradas favorecidas por el pastoreo determinarían una concentración de raíces en la parte más superficial del suelo.

La tasa de crecimiento radical (TC) presentó un patrón algo distinto a lo largo del año entre los tratamientos. Los valores máximos de la TC fueron alcanzados en primavera y en verano, en pastoreo y clausura respectivamente. El método de los rúleros ha sido escasamente empleado en pastizales de Sudamérica y los antecedentes se reducen a dos trabajos. En este sentido, Soriano *et al.* (1987) en Patagonia encontraron una dinámica similar a la mostrada en este capítulo, aunque el pico de biomasa fue en primavera para ambos tratamientos. De igual manera, en pastizales de la Sierra de la Ventana, los valores máximos fueron alcanzados en primavera y verano en pastizales pastoreados (deWysiecki & Pérez 1994). En lo que refiere a la dinámica de la biomasa aérea en pastizales de la región centro-sur de Uruguay, Altesor *et al.* (2005) encontraron que la productividad primaria neta aérea alcanzó el pico en verano y en

primavera, en pastoreo y clausura respectivamente. Por lo tanto, existe una dinámica estacional distinta entre la porción aérea y la subterránea en la generación de biomasa vegetal que podría ser explicada por diferencias en la asignación de recursos. En estos pastizales las clausuras están dominadas por gramíneas C₃ invernales con crecimiento erecto (Altesor *et al.* 2005) y la generación de biomasa aérea en primavera permitiría una mayor incorporación en la biomasa subterránea en la estación siguiente. Por su parte, cuando las plantas están sometidas a una perturbación constante como es el pastoreo, dominan las gramíneas C₄ estivales con crecimiento postrado y las hierbas arrosetadas (Altesor *et al.* 2005). Además de esta estrategia que presentan las plantas para escapar al pastoreo, podrían adelantar el pico de generación de biomasa subterránea para obtener más recursos del suelo y poder generar mayor forraje en la estación siguiente.

Los resultados de las tasas de crecimiento y de la PPNS podrían estar sobreestimados, aunque se plantea una posible subestimación que permitiría compensar esas diferencias. La sobrestimación propia de este método, que considera el crecimiento lateral de las plantas adyacentes, reside en la ausencia de competencia y en las diferencias en la textura y la resistencia a la penetración de las raíces con respecto al suelo que rodea al rulero (Neill 1992; Lauenroth 2000). Si bien estas son las principales críticas a esta técnica, no se ha considerado la ausencia de vegetación en la parte superior del rulero. Esto se reflejó en un aporte de únicamente el 50 % de la PPNS en los primeros 10 cm de suelo, tanto en clausura como en pastoreo. Por lo tanto, se propone que la PPNS podría estar subestimada por un efecto de la técnica, en especial en pastoreo, donde se ha determinado un mayor aporte de la biomasa subterránea, que en las clausuras, en la porción más superficial del suelo (Altesor *et al.* 2006; Piñeiro *et al.* 2009; Capítulo 2 de esta tesis). A pesar de esto, los resultados de la PPNS registrados en esta tesis se encuentran en el rango de los registros en pastizales a nivel mundial y de la región del Río de la Plata a pesar de los escasos antecedentes (Doll 1991; Soriano *et al.* 1991; de Wysiecki & Perez 1994; Fiala *et al.* 2009; Gao *et al.* 2008; García Pausas *et al.* 2011) (Ver Anexo 1). A su vez, al comparar con datos de la biomasa aérea en estos sitios (Altesor *et al.* 2005), la PPNS en estos pastizales corresponde al 46 y al 48 % de la PPN total, en pastoreo y clausura respectivamente. Estos resultados se encuentran en el límite inferior de los datos mostrados para la relación PPNS/PPN en varios sitios de pastizales (Sims & Singh 1978; Hui & Jackson 2005; Paruelo *et al.* 2010).

La mayoría de los estudios acerca de la longitud radical han sido realizados experimentalmente sobre especies individuales (Arredondo & Johnson 1998; Bouma *et al.* 2000; Aanderud *et al.* 2003). Este trabajo presenta resultados a nivel de la comunidad vegetal por medio de dos descriptores del funcionamiento de las raíces. Por un lado, la longitud radical específica (LRE) ofrece una noción del grosor de las raíces, mientras que la densidad de la longitud radical (DLR) permite observar los incrementos en longitud de la biomasa subterránea (Bouma *et al.* 2000; Aanderud *et al.* 2003; Cornelissen *et al.* 2003). Ambos descriptores presentaron una dinámica distinta a lo largo del año. La LRE presentó los mayores valores en invierno, tanto en pastoreo como en clausura. Si bien no fue registrada la disponibilidad de agua en el suelo, es esperable que sea mayor en los momentos de menor evapotranspiración. Por lo tanto, las plantas podrían aumentar la exploración del suelo, a través de la generación de raíces finas, antes de alcanzar los máximos valores de la tasa de crecimiento radical (TC). Por su parte, la DLR presentó un patrón distinto entre los tratamientos a lo largo del año, y establece que el principal determinante de la DLR sería la TC. Si bien los valores de la DLR fueron estimados para los primeros 10 cm, el patrón observado en la TC para el perfil de 25 cm se mantuvo. Sin embargo, la diferencia de la TC en invierno, entre pastoreo y clausura, fue mayor que la observada en todo el perfil. Esto se reflejó en un incremento abrupto de la DLR de invierno en pastoreo, por lo que se generaría un adelantamiento de la exploración del suelo en relación al momento de máxima generación de biomasa. En este sentido, cambios insignificantes en la biomasa o en la LRE pueden generar cambios sensibles en la DLR (Fransen *et al.* 1998). Si bien con los resultados obtenidos no puede aceptarse la segunda predicción de este capítulo, cabe mencionar que únicamente fueron estimados los primeros 10 cm de profundidad, y que pueden ser considerados como parte de la porción más superficial del suelo.

En conclusión, en condiciones de pastoreo hay mayor productividad primaria neta subterránea que en clausura, explicada por una mayor generación de biomasa radical en la porción más superficial del suelo. Asimismo, la tasa de crecimiento radical fue mayor en pastoreo que en clausura durante gran parte del año. Los atributos de la longitud radical ofrecen resultados acerca del funcionamiento de la porción subterránea, y se plantea que las especies de pastoreo podrían adelantar el momento de exploración del suelo, explicado por una mayor generación de biomasa, antes de alcanzar el pico de productividad.

CAPÍTULO 4

Efecto de la defoliación, la disponibilidad de agua y de radiación sobre el crecimiento radical de dos gramíneas nativas

Introducción

La disponibilidad de recursos y las perturbaciones han sido propuestas como los principales factores que controlan el funcionamiento de la vegetación (Grime 1979; Lavorel & Garnier 2002). La disponibilidad de agua y la radiación solar son, junto a los nutrientes, los principales recursos que controlan el crecimiento y la asignación de C de las plantas (Caldwell & Virginia 1991; Chapin III *et al.* 2002). En pastizales templados, la herbivoría es una de las principales fuerzas selectivas que actúan sobre las plantas y que regulan su crecimiento (Crawley 1983). A nivel de la planta individual, la herbivoría presenta consecuencias importantes sobre el crecimiento y sobre la asignación de recursos (McNaughton *et al.* 1983).

La herbivoría por el ganado doméstico impacta directamente sobre la porción aérea de las plantas removiendo tejido fotosintético e indirectamente sobre la porción subterránea, la cual ha presentado disminuciones en varios descriptores con la defoliación. A nivel de plantas individuales en condiciones controladas, generalmente se ha observado que la defoliación promueve una disminución en la biomasa de raíces (McNaughton *et al.* 1983; Coughenour *et al.* 1985; Jaramillo & Detling 1988; Thornton & Millard 1996; Zhao *et al.* 2008) así como también en la tasa de crecimiento relativo subterránea (Oesterheld 1992). Algunos estudios en invernáculo no encontraron efecto de la defoliación sobre la biomasa radical (Morón Ríos 1997). Incluso se han registrado incrementos en la longitud radical a medida que se incrementa la intensidad o la frecuencia de la defoliación (Arredondo & Johnson 1998). Sin embargo en condiciones de campo se ha mostrado que la defoliación puede provocar una disminución de la asignación de C a la porción aérea y un aumento a la porción subterránea (Holland 1996). Se han registrado aumentos en la biomasa de raíces con la defoliación, principalmente en la porción más superficial de suelo (Semmartin *et al.* 2007; Kitchen *et al.* 2009; Capítulos 2 y 3), o aumentos en la relación entre la biomasa de raíces y la biomasa total de la planta (Holland 1996). Asimismo no se han visto efectos de la defoliación sobre la longitud de raíces (Benning & Seastedt 1997). Por lo tanto, la respuesta de ciertos descriptores del crecimiento radical a la defoliación ha mostrado patrones diferentes en estudios de campo y en estudios en macetas.

La radiación solar incidente y la disponibilidad de agua afectan la partición de recursos a la parte subterránea de las plantas. Estudios de campo y de invernáculo han mostrado que una disminución en la radiación incidente puede no tener efecto (Semmartin *et al.* 2007; Bilbrough & Caldwell 1995) o provocar una reducción en la biomasa en la tasa de crecimiento relativa o

en algún descriptor de la longitud radical (Pierson *et al.* 1990; Cui & Caldwell 1997; Mikola *et al.* 2000). Otro estudio mostró que la biomasa de raíces fue menor al disminuir la incidencia de la radiación en dos especies del género *Paspalum*, una con crecimiento erecto y otra con crecimiento postrado (Wong & Stür 1994). En cuanto a la disponibilidad de agua, algunos estudios experimentales han demostrado que el estrés hídrico reduce la biomasa subterránea (McNaughton *et al.* 1983; Zhao *et al.* 2008), mientras que otro no ha encontrado diferencias en la longitud radical de tres gramíneas perennes con dos niveles de riego (Molyneux & Davies 1983).

La respuesta a un conjunto de factores, combinados o aislados, sobre determinados atributos de la porción aérea ha sido considerada en varios experimentos (Shaver *et al.* 1998, Semmartin & Oesterheld 2001; James *et al.* 2005). Sin embargo, muy pocos han abordado el efecto que ejercen los recursos y reguladores sobre ciertos atributos de las raíces (Semmartin *et al.* 2007; Zhao *et al.* 2008). En pastizales de la región centro-sur de Uruguay la exclusión a la ganadería genera una modificación en el aspecto de la vegetación, con un aumento en cobertura de las gramíneas con crecimiento erecto y de arbustos (Altesor *et al.* 2005; 2006). Estos cambios afectan la incidencia de la radiación solar y la disponibilidad de agua en el suelo, lo que se refleja en cambios en la productividad primaria neta (Altesor *et al.* 2005; Capítulos 2 y 3). Las preguntas que intenta responder este trabajo son: ¿cómo afecta el cambio en la disponibilidad de recursos al crecimiento radical de especies con respuesta contrastante a la herbivoría (crecientes y decrecientes)? ¿Cómo modifica esta respuesta la defoliación? El objetivo de este capítulo fue evaluar el efecto de la defoliación, la disponibilidad de agua y de radiación sobre el crecimiento y la longitud de raíces de dos gramíneas nativas, una creciente y otra decreciente por el pastoreo.

Materiales y métodos

Experimento

En este capítulo se utilizaron datos de un experimento llevado a cabo en invernáculo por el grupo Ecología de Pastizales de la Facultad de Ciencias. En este experimento se cultivaron plantas de dos especies de gramíneas con metabolismo C₄, *Axonopus affinis* Chase y *Coelorhachis selloana* (Hack.) A. Camus. Mientras que *A. affinis* es creciente bajo condiciones de pastoreo y presenta un hábito de crecimiento postrado, *C. selloana* es decreciente en pastoreo y presenta un desarrollo erecto (Cayssials 2010). En el establecimiento *El Relincho* se

obtuvieron bloques de pastizal con *A. affinis* en el área pastoreada y con *C. selloana* dentro de un área clausurada por 14 años. La selección de estas especies se basó en estudios previos que exploraron las tasas de crecimiento relativo de especies crecientes y decrecientes en pastoreo (Leoni *et al.* 2009). En el invernáculo de la Facultad de Ciencias se reprodujeron vegetativamente individuos de cada especie y se colocaron en macetas de 10 cm de diámetro y 15 cm de profundidad con 2,5 Kg de arena de río lavada. Los individuos fueron aclimatados por un período aproximado de un mes, con luz natural, regados periódicamente y fertilizados semanalmente con 50 ml de solución nutritiva Hoagland. Posteriormente, los individuos fueron replicados y se adaptaron por un período de 20 días en las mismas condiciones. Luego de este período, se eliminaron los individuos con crecimientos extremos y se seleccionaron 88 plantas de cada especie.

Al inicio del experimento se seleccionaron al azar 4 ejemplares de cada especie para considerar el estado inicial de las plantas (t_0). Posteriormente se realizó un diseño experimental factorial fraccionado, el cual permite estudiar simultáneamente el efecto de dos o más factores (Box *et al.* 1978; Paruelo & Sala 1995). El diseño incluyó tres factores: defoliación, disponibilidad de agua y de radiación, con dos niveles cada uno. La defoliación se generó al inicio del experimento y consistió en eliminar la mitad de las láminas en cada planta. Los niveles de disponibilidad de agua consistieron en riegos diferenciales, uno a capacidad de campo (10% del peso seco del sustrato) (Lambers *et al.* 2008) y otro con estrés hídrico (5 % del peso seco del sustrato). Para la restricción de la luz se utilizó una malla-sombra, la cual permitió el pasaje de aproximadamente el 50% de luz incidente. Para comprobar esta reducción se realizaron mediciones de la radiación incidente mediante un radiómetro de barra que abarca exclusivamente la radiación fotosintéticamente activa (400-700 nm). Para la condición de exposición total a la luz se registró un promedio de $758 \mu\text{MOL}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, y para el caso de la restricción de este recurso un promedio de $333 \mu\text{MOL}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Del total de combinaciones posibles ($2^3=8$), se eliminó aquella que modificó los tres factores con respecto al estado inicial de los tratamientos. Por lo tanto, para el experimento se realizaron 7 combinaciones, que correspondieron a 84 plantas de cada especie. Cada diez días, durante tres veces, fueron cosechados cuatro ejemplares de los 7 tratamientos de cada una de las especies (28 plantas por cosecha de cada especie). Las muestras permanecieron en freezer a -12°C hasta su procesamiento.

Obtención y procesamiento de las muestras

Cada planta fue separada en hojas (verdes y secas), rizomas, estolones, inflorescencias y raíces. Para esta tesis se utilizaron los datos de las raíces y los de la planta total. Las raíces se separaron de la arena por medio de la técnica propuesta por Lauenroth & Whitman (1971), que fue detallada en el capítulo 2. Todas las muestras fueron secadas en estufa a 70 °C durante 48 hs para obtener su valor de biomasa. Parte de la biomasa de raíces de cada planta correspondiente a la última cosecha (28 plantas de cada especie), fue teñida y escaneada para la estimación de los dos atributos de la longitud de raíces, que fueron considerados en detalle en el capítulo 3 de esta tesis.

Análisis de los datos

La tasa de crecimiento relativo radical (TCRR) de cada especie fue obtenida como la pendiente de la regresión lineal del logaritmo natural de la biomasa radical en función de los días en que fueron realizadas las cosechas. Esto se realizó para cada uno de los factores manipulados en el experimento: defoliación, disponibilidad de agua y radiación. Los valores de la TCRR fueron comparados por medio de un ANOVA de dos vías, en el que la especie (*A. affinis* y *C. selloana*) y los factores manipulados (defoliación, agua y radiación) fueron utilizados como las variables independientes. Este mismo análisis fue empleado para los valores de la última cosecha de la biomasa de raíces, la relación entre la biomasa de raíces y la biomasa total de la planta, así como para los dos atributos de la longitud radical.

Resultados

La tasa de crecimiento relativo radical (TCRR) y la biomasa radical al final del crecimiento presentaron un patrón distinto entre una especie creciente y otra decreciente por pastoreo. La TCRR no presentó diferencias en la interacción especie x factor manipulado. Sin embargo, la TCRR de *C. selloana* fue mayor que la de *A. affinis* para todos los factores manipulados, aunque las diferencias fueron, en general, marginalmente significativas ($p < 0,10$) (Figura 1, Tabla 1). La TCRR de *C. selloana* registró el máximo en las condiciones de sombreado y de alta disponibilidad de agua, mientras que el mínimo se alcanzó cuando las plantas crecieron bajo estrés hídrico (Figura 1). Por su parte, la TCRR de *A. affinis* registró el máximo cuando se defolió la porción aérea y en condiciones de estrés hídrico, mientras que los valores mínimos se dieron cuando las plantas crecieron sin defoliación y con alta disponibilidad de agua (Figura 1). No se encontraron diferencias entre los niveles de los factores manipulados. La

biomasa radical al final del experimento no presentó diferencias en la interacción especie x factor manipulado, así como tampoco entre las especies para ninguno de los factores ni entre los niveles de los factores (Tabla 1). La biomasa radical de *C. selloana* registró un máximo cuando presentó alta disponibilidad de agua y un mínimo cuando presentó estrés hídrico (Figura 2). Por su parte, la biomasa radical de *A. affinis* registró un máximo cuando la porción aérea fue defoliada y un mínimo en la situación sin defoliación (Figura 2).

La relación entre la biomasa de raíces y la biomasa total de la planta (R/P), al final de experimento, presentó un patrón distinto entre las especies. La R/P no presentó diferencias en la interacción especie x factor manipulado. Sin embargo, fue mayor en *A. affinis* que en *C. selloana* para todos los factores ($p < 0,05$) (Figura 3, Tabla 1). *C. selloana* presentó un máximo en plantas no defoliadas y un mínimo en plantas defoliadas (Figura 3), mientras que *A. affinis* registró un máximo cuando las plantas crecieron bajo estrés hídrico y un mínimo cuando crecieron con alta disponibilidad de agua (Figura 3). No se encontraron diferencias entre los niveles de los factores manipulados. Los descriptores de la longitud radical al final del experimento presentaron un patrón similar. La longitud radical específica (LRE) no presentó diferencias en la interacción especie x factor manipulado. Sin embargo, fue mayor en *C. selloana* que en *A. affinis* para todos los factores ($p < 0,05$) (Figura 4, Tabla 1). *C. selloana* presentó un máximo en la situación sin defoliación y un mínimo cuando se defolió la porción aérea (Figura 4). En tanto, la LRE de *A. affinis* presentó un máximo en plantas sin defoliación y bajo estrés hídrico y un mínimo cuando se defolió la porción aérea (Figura 4). No se registraron diferencias entre los niveles de los factores manipulados. La densidad de la longitud radical (DLR) no presentó diferencias en la interacción especie x factor manipulado. Sin embargo, fue mayor en *C. selloana* que en *A. affinis* para todos los factores ($p < 0,1$) (Figura 4, Tabla 1). *C. selloana* presentó un máximo cuando creció sin defoliación y con alta disponibilidad de luz (Figura 4) y un mínimo cuando se defolió la porción aérea y bajo sombra y (Figura 4). *A. affinis* presentó un máximo en la situación con estrés hídrico y un mínimo cuando presentó alta disponibilidad de agua (Figura 3e). Tampoco se registraron diferencias entre los niveles de los factores manipulados.

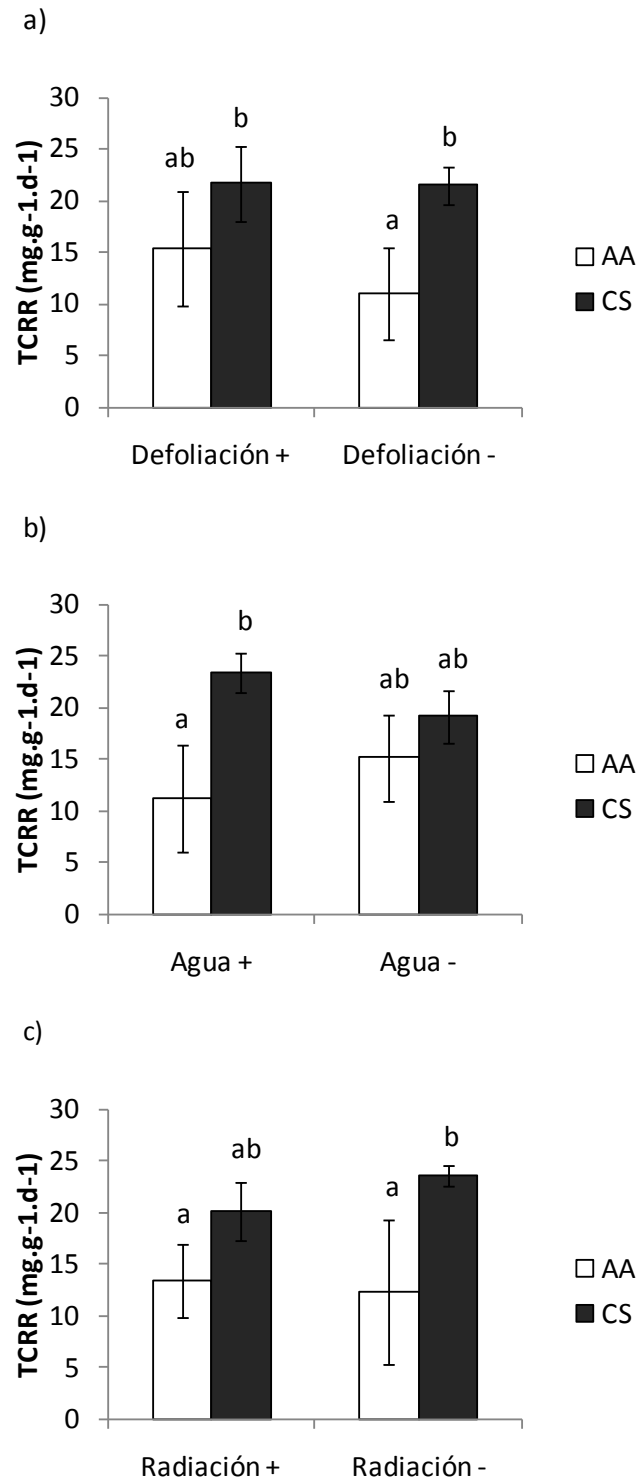


Figura 1: Tasa de crecimiento relativo radical (TCRR) de *A. affinis* (AA) y *C. selloana* (CS) para dos niveles de: a) defoliación, b) disponibilidad de agua y c) radiación. Las barras representan la media \pm ES. Las letras distintas indican diferencias significativas con $p < 0,1$.

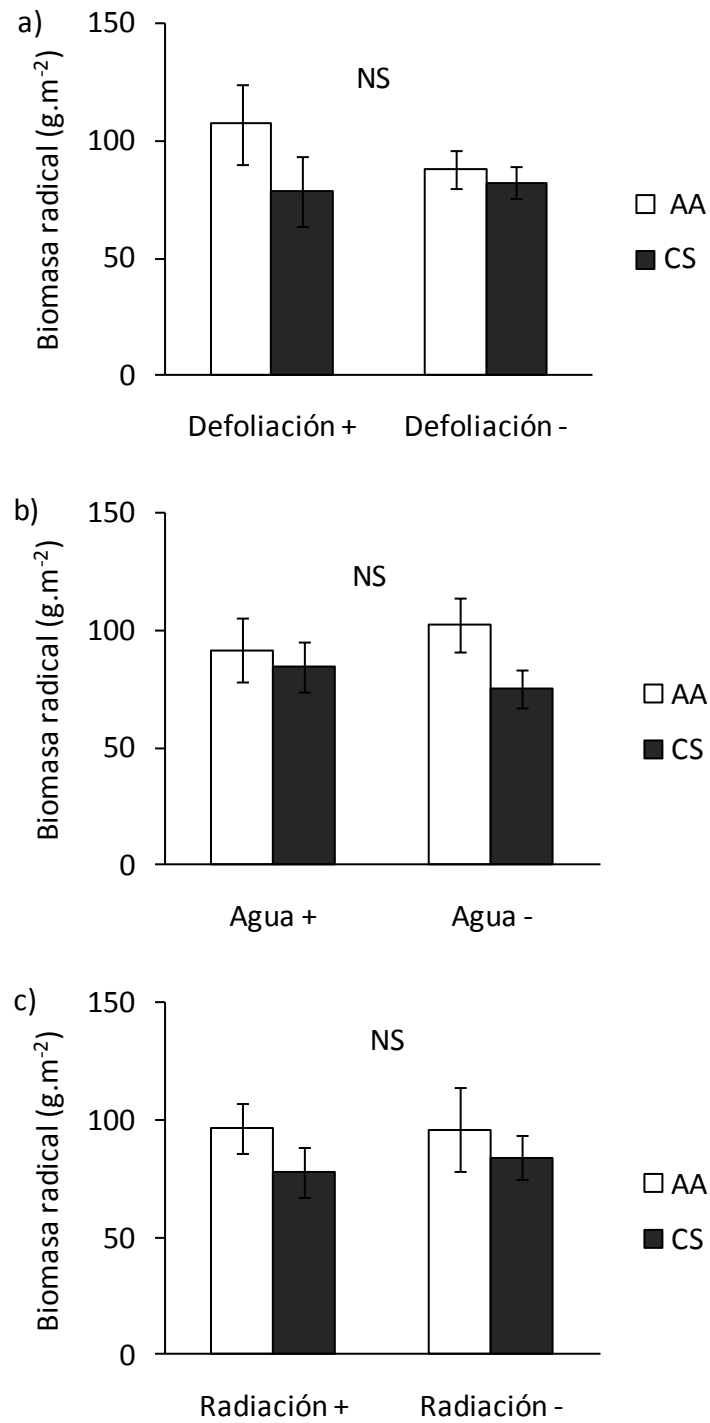


Figura 2: Biomasa radical de *A. affinis* (AA) y *C. selloana* (CS) para dos niveles de: a) defoliación, b) disponibilidad de agua y c) radiación. Las barras representan la media \pm ES. NS = No hay diferencias significativas.

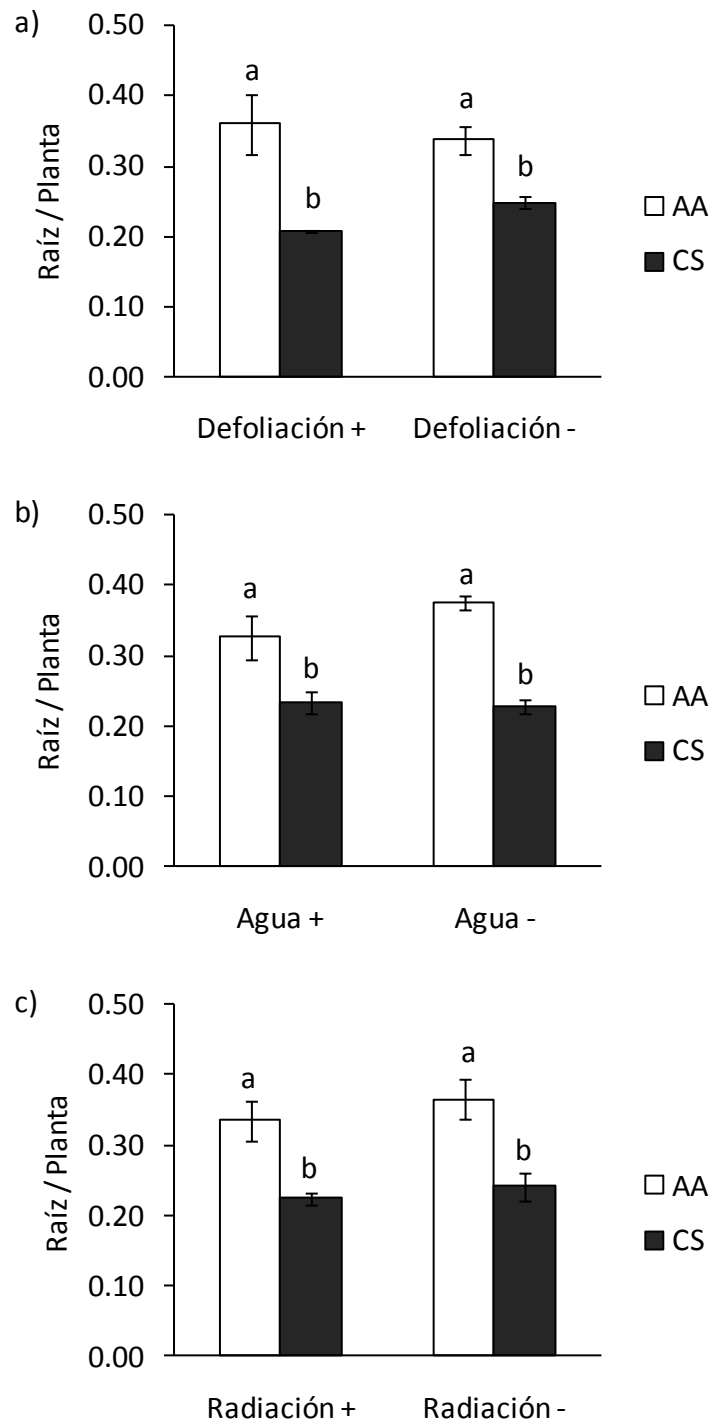


Figura 3: Relación entre la biomasa de raíces y de la planta total de *A. affinis* (AA) y *C. selloana* (CS) para dos niveles de: a) defoliación, b) disponibilidad de agua y c) radiación. Las barras representan la media \pm ES. Las letras distintas indican diferencias significativas con $p < 0,05$.

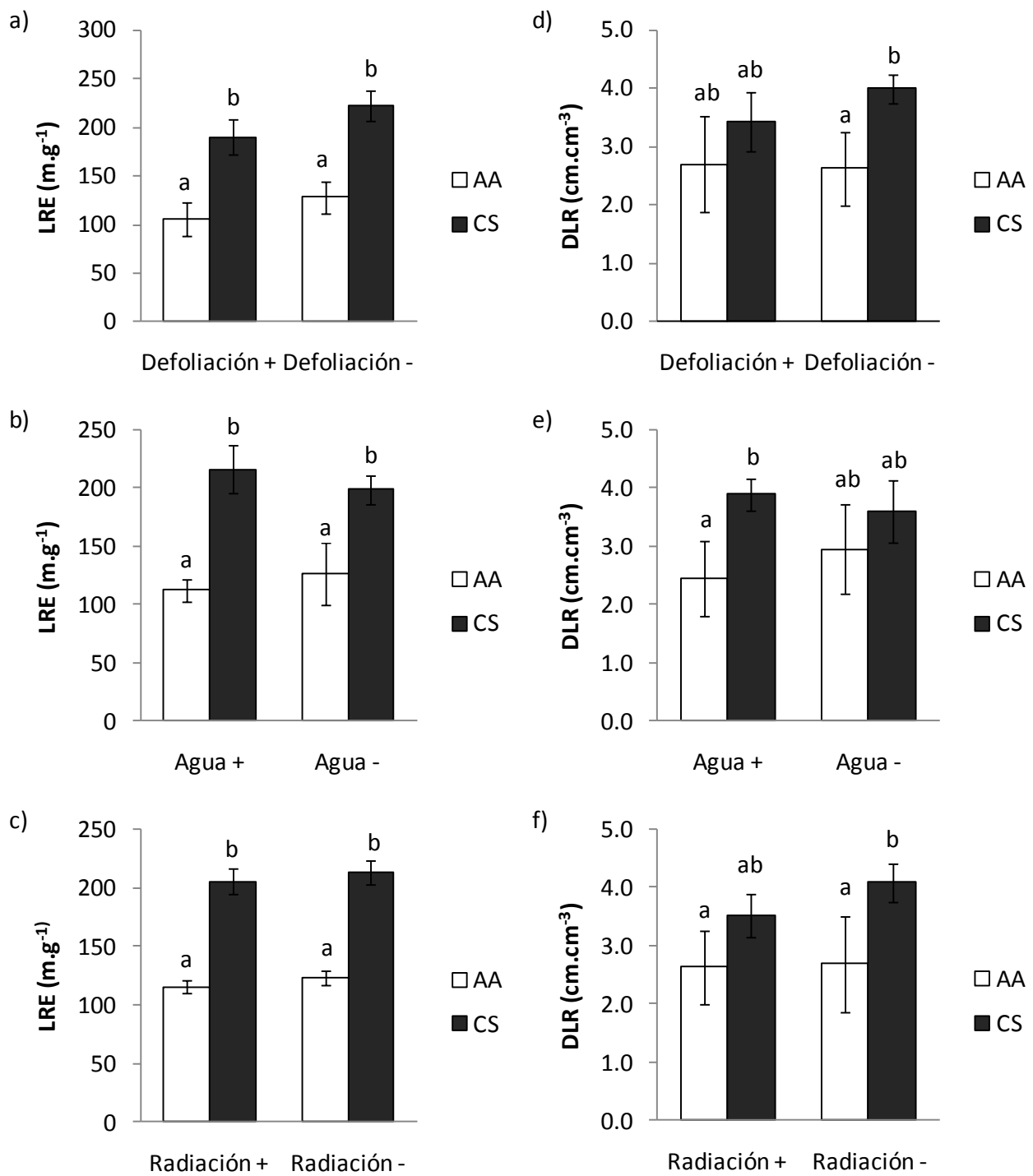


Figura 4: Longitud radical específica (LRE) y densidad de la longitud radical (DLR) de *A. affinis* (AA) y *C. selloana* (CS) para dos niveles de: a,d) defoliación, b,e) disponibilidad de agua y c,f) radiación. Las barras representan la media \pm ES. Las letras distintas indican diferencias significativas con $p < 0,05$ en LRE y $p < 0,1$ en DLR.

Tabla 1: Resultados del ANOVA de dos vías de los tres tratamientos: defoliación, disponibilidad de agua y de radiación para los distintos descriptores del crecimiento radical de dos especies de gramíneas: tasa de crecimiento relativa radical (TCRR), biomasa subterránea (BS), relación entre la biomasa subterránea y la biomasa de toda la planta (R/P), longitud radical específica (LRE) y densidad de la longitud radical (DLR). Se muestran los valores de F.

Tratamiento	G.L	TCRR	BS	R/P	LRE	DLR
Corte	1	0.32	0.47	0.61	2.48	0.19
Especie	1	4.52 *	2.29	42.02 ***	27.15 ***	3.43 *
Corte x Especie	1	0.27	1.00	3.037	0.09	0.31
Error	10					
Agua	1	<0.01	<0.01	0.98	0.007	0.03
Especie	1	4.42 *	2.09	30.68 ***	22.44 ***	3.37 *
Agua x Especie	1	1.15	0.71	1.53	0.76	0.49
Error	10					
Luz	1	0.10	0.047	1.10	0.16	0.29
Especie	1	5.11 **	1.56	26.16 ***	22.29 ***	3.97 *
Luz x Especie	1	0.31	0.07	0.09	< 0.01	0.19
Error	10					

* $P < 0,1$; ** $P < 0,05$; *** $P < 0,01$.

Discusión

La defoliación y la disponibilidad de recursos (agua y radiación) presentaron patrones similares, aunque las respuestas de los descriptores del crecimiento radical de dos gramíneas con respuesta contrastante a la herbivoría fueron distintos. En este sentido existen muy pocos antecedentes que hayan evaluado el efecto combinado de recursos y reguladores sobre la porción subterránea de la vegetación (Semmartin *et al.* 2007; Zhao *et al.* 2008). La tasa de crecimiento relativa radical (TCRR) de la especie decreciente bajo pastoreo fue mayor que la de una especie creciente para los tres factores manipulados. Un trabajo que registró la tasa de crecimiento relativa de toda la planta, en tres especies crecientes y cuatro decrecientes por pastoreo, mostró que las especies decrecientes presentaron mayores valores que las crecientes (Leoni *et al.* 2009). Este resultado se dio en las primeras dos semanas y se invirtió en las siguientes tres semanas de experimentación. Si bien este trabajo no muestra resultados de la TCRR, incluyó a *C. selloana* y a *A. affinis* y muestra una dinámica en el tiempo en el crecimiento de las especies crecientes y las decrecientes por pastoreo (Leoni *et al.* 2009).

Oosterheld (1992), en un estudio sobre dos especies de gramíneas perennes características de la Pampa inundable en Argentina, encontró que la TCRR disminuyó con intensidades superiores al 20 % de defoliación. Las especies con las que se trabajó en esta tesis también son perennes, sin embargo, no se observaron cambios en la TCRR con la defoliación, ni tampoco con la modificación de la disponibilidad de agua y de radiación.

La biomasa radical al final del experimento no fue afectada por los factores manipulados en este trabajo. La biomasa radical aumentó en las dos especies desde el comienzo del experimento hasta la cosecha final, a los treinta días. Al comienzo del experimento la biomasa subterránea de *A. affinis* fue 75 % mayor que la de *C. selloana*, mientras que al final únicamente fue del 19 % y no se presentaron diferencias significativas. Por lo tanto, los mayores registros en la TCRR de *C. selloana* fueron suficientes para mitigar las diferencias en la biomasa subterránea al final del experimento. Si bien la mayoría de los estudios experimentales han demostrado que la biomasa radical disminuye con la defoliación (McNaughton *et al.* 1983; Jaramillo & Detling 1988; Thorton & Millard 1996; Zhao *et al.* 2008), existen pocos antecedentes que coincidan con los resultados de esta tesis (Morón Ríos 1997). Asimismo, estos resultados son contradictorios con la mayoría de los trabajos que han evaluado el efecto de la disponibilidad de determinado recurso sobre la biomasa radical. En particular aquellos estudios que han evaluado la disponibilidad de agua han registrado que la biomasa radical disminuye cuando el recurso agua es limitante (McNaughton 1983, Zhao *et al.* 2008). Esta misma respuesta ha sido encontrada en estudios que generan una disminución en la incidencia de la radiación (Pierson 1990, Wong & Stür 1994).

La relación entre la biomasa radical y la planta total (R/P) mostró un patrón similar al de la biomasa subterránea, aunque presentó un patrón opuesto al de la TCRR. En esta tesis la R/P fue mayor en la especie creciente que en la decreciente en los tres factores manipulados. En un trabajo a nivel individual, que consideró a las especies con las que se trabajó en este capítulo, se encontró que las especies crecientes presentaron una fuerte asociación con la R/P en un análisis de componentes principales (Leoni *et al.* 2009). Otros autores también encontraron una mayor R/P en una especie creciente que en una decreciente por pastoreo a bajas frecuencias de defoliación, como las que se podría asumir en esta tesis (Wong & Stür 1994). En este sentido, se podría suponer una partición relativa de C, superior a las raíces en la especie creciente por

pastoreo. Por otra parte, el efecto de ciertos niveles de defoliación o de recursos sobre la R/P ha sido pobremente evaluada (Holland 1996; Morón Ríos 1997).

Las diferencias encontradas en la TCRR, en la relación R/P, sumada a la paridad en la biomasa radical entre las dos especies estudiadas en este capítulo, podrían ser explicadas por diferencias en los descriptores de la longitud radical. La longitud radical explica mejor la captación de nutrientes que la biomasa radical (Chapin III *et al.* 2002). En este sentido, las especies presentaron diferencias en la longitud radical específica (LRE) y en la densidad de la longitud radical (DLR) para todos los factores. En vista de los resultados de este capítulo *C. selloana* ocupa mayor volumen de suelo, ya que presenta raíces más finas con la misma biomasa que *A. affinis*, lo cual le ofrecería una ventaja en la exploración de los recursos del suelo. Si bien no se encontraron diferencias en los niveles de los factores manipulados, un trabajo de Arredondo y Johnson (1998) mostró que la intensidad o la frecuencia de la defoliación ejercen un efecto positivo sobre la LRE en plántulas de tres especies de gramíneas. La estimación de la longitud radical fue realizada con una metodología similar, aunque en esta tesis la defoliación consistió en un único evento de corte de biomasa aérea. Los resultados de los atributos de la longitud radical de plantas herbáceas son escasos, por lo tanto, se hace necesario comparar con estudios que emplearon metodologías diferentes. En este sentido, la respuesta que ofrecen los resultados de esta tesis concuerda con los resultados de Molyneux y Davies (1983) que no encontraron efecto de cambios en la disponibilidad de agua sobre la longitud radical de tres gramíneas. Por otra parte, son discordantes con los mostrados por Benning & Seastedt (1997) que notaron un efecto negativo de la defoliación sobre la longitud radical y también con los de Cui & Caldwell (1997), que encontraron mayor densidad de raíces de una gramínea con luz que cuando fue sombreada.

En conclusión, la defoliación y la disponibilidad de recursos presentaron patrones similares entre dos especies de gramíneas con crecimiento contrastante frente a la herbivoría. La respuesta de los descriptores del crecimiento radical fue distinta. La biomasa radical fue similar entre las dos especies. *C. selloana*, presentó mayor tasa de crecimiento radical relativa y mayor longitud y densidad radical, mientras que *A. affinis* presentó mayor relación entre la biomasa radical y la planta total. Se plantea que *A. affinis* asigna más cantidad de C a la porción subterránea y presenta una estructura de raíces más gruesas, mientras que *C. selloana* presenta

una densa matriz de raíces largas y delgadas que posibilitaría la exploración rápida de los recursos del suelo.

CAPÍTULO 5

Síntesis y discusión general

En esta tesis se evaluaron distintos aspectos de la estructura y del funcionamiento del componente vegetal subterráneo en tres sitios de pastizales naturales de la región centro-sur de Uruguay. Se aportan los primeros datos de la distribución vertical estratificada de la biomasa subterránea hasta 1 m de profundidad en cuatro estaciones distintas del año en situaciones de pastoreo y de clausura. A su vez se presentan los primeros datos de la productividad primaria neta subterránea en pastoreo y clausura para estos pastizales y se ofrece un antecedente más al conocimiento de los pastizales del Río de la Plata (ver Anexo 1). Estos registros fueron obtenidos en muestreos de campo por medio de dos metodologías diferentes y durante un período de dos años. Además, también se obtuvieron datos de un experimento de invernáculo en el que se evaluaron determinados atributos del crecimiento radical en dos especies de gramíneas.

Efecto del pastoreo sobre el crecimiento radical

La biomasa subterránea y la productividad primaria neta subterránea (PPNS), obtenida por medio de dos metodologías distintas, fueron mayores en las áreas pastoreadas que en las clausuradas. Hasta el momento ninguna aproximación directa ha sido aceptada como la mejor técnica para estimar la biomasa subterránea o la PPNS en el campo (Vogt *et al.* 1998; Milchunas 2009; Paruelo *et al.* 2010). Debido a esto, se realizaron muestreos de campo con dos metodologías distintas. En el capítulo 2 se muestran los datos de la distribución vertical de la biomasa de raíces hasta 1 m de profundidad, obtenidos por medio de la extracción de volúmenes de suelo. La biomasa radical en pastoreo fue 50 % mayor que en clausura. En tanto, la PPNS fue del 33 al 50 % mayor en pastoreo que en clausura, de acuerdo al método de cálculo empleado. En el capítulo 3 se ofrecen datos de la tasa de crecimiento radical, hasta 25cm de profundidad, obtenidos por medio del método de los rúleros. En este caso, la PPNS fue 36 % mayor en pastoreo que en clausura. La mayoría de los estudios a nivel global han establecido que el pastoreo presenta un efecto positivo sobre la biomasa subterránea y la PPNS (Sims & Singh 1978a,b; Doll 1986; Soriano *et al.* 1991; Milchunas & Lauenroth 1993; Pucheta *et al.* 2004; Altesor *et al.* 2006; Derner *et al.* 2006; García Pausas *et al.* 2011). En este sentido, estos sitios de pastizales de la región centro-sur de Uruguay se comportan de acuerdo al patrón general encontrado en la bibliografía.

La porción más superficial del suelo juega un rol fundamental a la hora de entender las diferencias entre las condiciones de pastoreo y de clausura. La biomasa subterránea fue 87 %

mayor en pastoreo que en clausura en los primeros 20 cm de profundidad. Las muestras de biomasa subterránea, obtenidas por medio del método de los pozos, incluyeron raíces, rizomas y bulbos y no se diferenció entre materia viva y muerta. Según los antecedentes en estos pastizales de la región centro-sur de Uruguay el pastoreo favorece la presencia de especies que aportan una gran cantidad de biomasa subterránea en la porción superficial del suelo (Altesor *et al.* 2006). Por otra parte, los datos de la PPNS también son consistentes con los registros de la biomasa subterránea, aunque dependieron del método de muestro y del método de cálculo de la PPNS. Por lo tanto, las diferencias en la estructura de la vegetación, entre pastoreo y clausura, se reflejan en diferencias en la distribución vertical de la biomasa subterránea y en la PPNS, uno de los atributos del funcionamiento ecosistémico menos estudiados en los ecosistemas terrestres (Milchunas & Lauenroth 1992).

Aspectos metodológicos

El método de los rulos produjo mayores estimaciones de la PPNS que el método de los pozos y esto pudo haber ocurrido por varias razones. La PPNS estimada por el método de los rulos fue 13 y 10 % mayor en pastoreo y en clausura respectivamente que los máximos valores estimados por el método de los pozos. Una explicación puede estar dada por diferencias en las precipitaciones registradas entre los dos años de muestreo. Cuando se obtuvieron las muestras de los pozos los valores de precipitación fueron cercanos al 50 % del promedio anual de los últimos 40 años y la sequía se concentró en el período de mayor producción de forraje (INIA La Estanzuela 2010). En tanto, cuando se obtuvieron las muestras de los rulos la precipitación excedió en cerca del 40 % el promedio anual. Por esta razón es esperable que los valores de biomasa subterránea y los de PPNS obtenidos por el método de los pozos estén subestimados y puedan ser más elevados en años con precipitaciones cercanas al promedio anual. Otra posible explicación puede estar dada por las principales críticas que han recibido estas técnicas. Mientras que en el método de los pozos se cosecha la biomasa subterránea que existe en ese momento, en los rulos hay una sobreestimación dada por las raíces que crecen en un suelo, con una textura diferente al suelo que lo rodea poco compactado y libre de raíces (Neill 1992; Lauenroth 2000).

Otras diferencias entre estos métodos en la porción más superficial del suelo pueden provocar subestimaciones. En el método de los pozos se cosecha la biomasa acumulada, mientras que por el método de los rulos se obtiene una medida de la tasa de crecimiento

radical proveniente de los laterales. Se encontraron diferencias entre los dos métodos en el aporte de la PPNS en la porción superficial del suelo. En el método de los rúleros los primeros 10 cm de suelo aportan únicamente el 50 % de la PPNS para 25 cm de profundidad, tanto en clausura como en pastoreo. En el método de los pozos, según el método de cálculo de la PPNS, los primeros 10 cm aportan en clausura desde el 52 hasta el 60 % y en pastoreo desde el 70 al 83 % de la PPNS para una profundidad de 30 cm. Si bien en clausura los valores son próximos, se diferencian notablemente en el pastoreo. Por lo tanto, una de las dificultades que se plantea aquí acerca de este método, radica en que en la parte superior del rúleros no logran establecerse las plantas, que seguramente aportan gran parte de la biomasa radical. Por lo tanto, en esta tesis se plantea que el método de los rúleros ofrece una subestimación de los datos, principalmente en pastoreo, que es contraria a las principales críticas que ha recibido esta metodología.

Variabilidad temporal de la biomasa subterránea

El pico de generación de biomasa radical se dio en estaciones distintas en pastoreo y en clausura, y en este último caso fue diferente entre las metodologías empleadas. La biomasa subterránea en pastoreo, para el perfil de 1 m, presentó un incremento constante desde otoño hasta la primavera, mientras que en clausura se notaron dos picos, uno en otoño y otro en primavera. En cambio, este patrón fue diferente entre los tratamientos en las porciones más superficiales. En el método de los pozos, los primeros 20 cm en pastoreo no difieren del patrón obtenido para todo el perfil. Esta observación también coincide con los datos de las tasas de crecimiento radicales obtenidos por los rúleros, para 25 cm de profundidad, aunque el pico en este caso fue más notorio. Esto último podría tener una relación con las diferencias de precipitación entre los dos años de muestreo. Por su parte, en clausura, los primeros 20 cm obtenidos por el método de los pozos presentaron un patrón distinto que el observado para todo el perfil, ya que se registró un incremento a fines de invierno y se mantuvo hasta la primavera. Por su parte, los datos de los rúleros mostraron un pico de tasa de crecimiento radical en verano. Por lo tanto, no existe un patrón claro acerca del momento de máxima generación de biomasa subterránea en las clausuras. Las evidencias en estos pastizales muestran que el pastoreo genera un estrato herbáceo dominado por gramíneas postradas e hierbas arrosetadas, a la vez que aumenta la riqueza de especies y la productividad aérea en comparación con la clausura, la que está dominada por gramíneas erectas y presenta una gran cobertura de arbustos (Altesor *et al.* 2005; 2006). Se propone que el pastoreo, además de promover una densa matriz de raíces y rizomas en la parte superficial del suelo, determina un momento para la máxima

generación de biomasa subterránea, independientemente de los cambios anuales en las condiciones ambientales.

Condiciones de campo vs. condiciones de laboratorio

Los resultados en condiciones de campo vs. condiciones de laboratorio (en macetas), no siempre generan un mismo patrón (Karel & Julian 2008), principalmente debido a los límites impuestos por las macetas sobre el crecimiento radical (Oosterheld 1992). En el capítulo 4 se muestran los resultados de un ensayo en invernáculo de varios atributos del crecimiento radical, de dos gramíneas nativas que responden de manera contrastante al pastoreo. Al cabo de 30 días de crecimiento no se encontraron diferencias significativas en la biomasa de raíces entre *Axonopus affinis* y *Coelorhachis selloana* aunque los valores fueron mayores en *A. affinis* para la relación entre la biomasa subterránea y la biomasa total de la planta. Si bien la tendencia es la misma a la observada a nivel ecosistémico, obviamente otros factores están operando a nivel ecosistémico además de las diferencias del comportamiento de las especies individuales. En este sentido, las diferencias en la biomasa radical observada en el campo entre pastoreo y clausura pueden estar dadas por una divergencia en la contribución relativa de distintas especies y/o por una diferencia en la explotación de los recursos del suelo. En el capítulo 4, además se muestra que la tasa de crecimiento relativa radical fue mayor en *C. selloana* que en *A. affinis* y esto se debió a que la primera produce raíces más finas y largas que la segunda especie. En tanto, en el capítulo 3 los datos de campo registraron una mayor longitud de raíces en pastoreo, donde es creciente *A. affinis*, determinada principalmente por un incremento en la biomasa radical. Esto plantea una contradicción entre los estudios de campo y de invernáculo, ya que las observaciones a un nivel de organización inferior no se observan a un nivel superior.

En esta tesis se consideraron varios atributos del crecimiento radical y se trató siempre de relacionarlos con la porción aérea de la vegetación, ya que esta es afectada directamente por el pastoreo. Un estudio que comparó un amplio número de atributos entre 14 especies mostró que la relación entre la biomasa de raíces y de la planta total (R/P) fue mayor en el campo que en las macetas (Karel & Julian 2008). En el capítulo 4 se mostró que la especie creciente por pastoreo presentó mayores valores de R/P que la especie decreciente. Un trabajo de campo registró que la defoliación promovió un aumento en la generación de biomasa aérea en las especies de clausura (Altesor *et al.* 2005). Otro estudio ha demostrado que las gramíneas con metabolismo C₃ son más eficientes que las C₄ en la exploración del suelo y adquisición de

recursos (Hetrick *et al.* 1988). Esto podría dar pistas para una explicación a nivel del ecosistema, ya que en estos pastizales de Uruguay dominan las gramíneas con metabolismo C₄ en pastoreo y las C₃ en las clausuras (Rodríguez *et al.* 2003; Altesor *et al.* 2005; 2006). Sin embargo, en el estudio de invernáculo, se trabajó con dos especies con metabolismo C₄, aunque una es creciente y la otra es decreciente en pastoreo (Cayssials 2010). Por lo tanto, la diferencia en la R/P, luego de una defoliación inicial, podría estar dada por una gran asignación de C a la porción subterránea de *A. affinis*, así como también por una asignación de C a la porción aérea de *C. selloana*.

En definitiva, el componente subterráneo aporta gran parte de la productividad primaria neta de los pastizales y no puede ser soslayado en la caracterización de las ganancias de C y su dinámica. Si bien este trabajo servirá de base para futuras investigaciones es necesario avanzar en el desarrollo y en la calibración de metodologías menos destructivas. Esto permitiría trabajar con ventanas temporales más chicas y lograr una mejor caracterización de la dinámica radical en el tiempo.

Bibliografía

- Aanderud Z.T., Bledsoe C.S. & Richards J.H. (2003) Contribution of relative growth rate to root foraging by annual and perennial grasses from California oak woodlands. *Oecologia*, 136, 424-430
- Altesor A., Oesterheld M., Leoni E., Lezama F. & Rodríguez C. (2005) Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 179, 83-91
- Altesor A., Piñeiro G., Lezama F., Jackson R.B., Sarasola M. & Paruelo J.M. (2006) Ecosystem changes associated with grazing in subhumid South American grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 17, 323-332
- Ares J. (1976) Dynamics of the root system of blue grama. *Journal of Range Management*, 29, 208-213
- Arredondo J.T. & Johnson D.A. (1998) Clipping effects on root architecture and morphology of 3 range grasses. *Journal of Range Management*, 51, 207-213
- Baeza S., Gallego F., Lezama F., Altesor A. & Paruelo J.M. (2011) Cartografía de los pastizales naturales en las regiones geomorfológicas de Uruguay predominantemente ganaderas. En *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales* (eds. Altesor A, Ayala W & Paruelo JM), pp 33-54. INIA Montevideo
- Bagchi S. & Ritchie M. (2010) Herbivore effects on above- and belowground plant production and soil nitrogen availability in the Trans-Himalayan shrub-steppes. *Oecologia*, 164, 1075-1082
- Bardgett R.D. & Wardle D.A. (2003) Herbivore-Mediated Linkages between Aboveground and Belowground Communities. *Ecology*, 84, 2258-2268
- Bartos D. & Sims P. (1974) Root dynamics of a shortgrass ecosystems. *Journal of Range Management*, 27, 33-36
- Beaulieu J., Gauthier G. & Rochefort L. (1996) The growth response of graminoid plants to goose grazing in a High Arctic environment. *Journal of Ecology*, 84, 905-914
- Benning T.L. & Seastedt T.R. (1997) Effects of fire, mowing and nitrogen addition on root characteristics in tall-grass prairie. *Journal of Vegetation Science*, 8, 541-546
- Bilbrough C. & Caldwell M.M (1995) The effects of shading and N status on root proliferation in nutrient patches by the perennial grass *Agropyron desertorum* in the field. *Oecologia*, 103, 10-16

- Biondini M.E., Patton B.D. & Nyren P.E. (1998) Grazing intensity and ecosystem processes in a northern mixed-grass prairie, USA. *Ecological Applications*, 8, 469-479
- Böhm W. (1979) *Methods of studying root systems*, pp 188. Springer-Verlag, Berlin.
- Bouma T.J., Nielsen K.L. & Koutstaal B. (2000) Sample preparation and scanning protocol for computerised analysis of root length and diameter. *Plant and Soil*, 218, 185-196
- Box G.E., Hunter W.G. & Hunter J.S. (1978) *Statistics for experimenters*. Jhon Wiley and Sons, New York
- Burke I.C., Yonker C.M., Parton W.J., Cole C.V., Flach K. & Schimel D.S. (1989) Texture, climate, and cultivation effects on soil organic content in U.S. grassland soils. *Soil Science Society of America Journal*, 53, 800-805
- Cayssials, V. (2010) Relación entre atributos de las gramíneas nativas de pastizales uruguayos y el ambiente: efecto del hábitat y del pastoreo. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, pp 82. Montevideo.
- Caldwell M.M. & Virginia R.A. (1991) Root systems. In: *Plant physiological ecology: field methods and instrumentation* (eds. Percy RW, Ehleringer J, Mooney HA & Rundel PW), pp. 367-398. Chapman & Hall, London.
- Chapin III F.S., Matson P.A. & Mooney H.A. (2002) *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Conant R.T., Paustian K. & Elliott E.T. (2001) Grassland Management and Conversion into Grassland: Effects on Soil Carbon. *Ecological Applications*, 11, 343-355
- Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., Reich P.B., Steege H., Morgan H.D. & Van Der Heijden M.G.A. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335-380
- Chapin III F.S., Matson P.A. & Mooney H.A. (2002) *Principles of terrestrial ecosystem ecology*, pp 436. Springer-Verlag, New York
- Coughenour M.B, McNaughton S.J. & Wallace L.L. (1985) Responses of an African graminoid (*Themeda triandra* Forsk.) to frequent defoliation, nitrogen, and water: a limit of adaptation to herbivory. *Oecologia*, 68, 105-110
- Crawley M.J. (1983) *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell, Oxford
- Cui M. & Caldwell M.M. (1997) Shading reduces exploitation of soil nitrate and phosphate by *Agropyron desertorum* and *Artemisia tridentata* from soils with patchy and uniform nutrient distributions. *Oecologia*, 109, 177-183

- Dahlman R.C. & Kucera C.L. (1965) Root productivity and turnover in native prairie. *Ecology*, 46, 84-89
- Derner J., Boutton T. & Briske D. (2006) Grazing and ecosystem carbon storage in the North American great plains. *Plant and Soil*, 280, 77-90
- Doll U.M. (1991) C-14 translocation to the below ground subsystem in a temperate humid grassland (Argentina). In: *Plant roots and their environment* (eds. McMichael BL & Persson H), pp. 350-358. Elsevier Science Publishers
- Doll U.M. & Deregibus V.A. (1986) Efecto de la exclusión del pastoreo sobre el subsistema subterráneo de un pastizal templado húmedo. *Turrialba*, 36, 337-344
- Fernandez G. (2008) Efecto de los arbustos sobre el estrato gramíneo y comportamiento hídrico de los Tipos Funcionales de Plantas en pastizales naturales. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, pp 34. Montevideo.
- Ferraro D.O. & Oesterheld M. (2002) Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos*, 98, 125-133
- Fiala K., T ma I. & Holub P. (2009) Effect of manipulated rainfall on root production and plant belowground dry mass of different grassland ecosystems. *Ecosystems*, 12, 906-914
- Gao Y.Z., Giese M., Lin S., Sattelmacher B., Zhao Y. & Brueck H. (2008) Belowground net primary productivity and biomass allocation of a grassland in Inner Mongolia is affected by grazing intensity. *Plant and Soil*, 307, 41-50
- García-Pausas J., Casals P., Romanyà J., Vallecillo S. & Sebastià M.T. (2011) Seasonal patterns of belowground biomass and productivity in mountain grasslands in the Pyrenees. *Plant and Soil*, 340, 315-326
- Grime J.P. (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester, UK
- Hetrick, B.A.Dd; Kitt D.G & Wilson G.T. (1988) Mycorrhizal dependence and growth habit of warm-season and cool-season tallgrass prairie plants. *Canadian Journal of Botany*, 66:1376-1380.
- Himmelbauer M.L., Loiskandl W. & Kastanek F. (2004) Estimating length, average diameter and surface area of roots using two different Image analyses systems. *Plant and Soil*, 260 111-120
- Hofstede R.G.M. & Rossenaar A.J.G.A. (1995) Biomass of grazed, burned, and undisturbed páramo grasslands, Colombia. II. Root Mass and Aboveground: Belowground Ratio. *Arctic and Alpine Research*, 27, 13-18

- Holland J.N., Cheng W. & Crosseley Jr D.A. (1996) Herbivore-induced change in plant carbon allocation: assessment of below-ground C fluxes using carbon-14 *Oecologia*, 107, 87-94
- Hui D. & Jackson R.B. (2006) Geographic and interannual variability in biomass partitioning in grassland ecosystems: a synthesis of field data *New Phytologist*, 169, 85-93
- Hunter M. (2001) Out of sight, out of mind: the impacts of root-feeding insects in natural and managed systems. *Agricultural and Forest Entomology*, 3, 3-9
- INIA La Estanzuela 2010. Banco de datos agroclimáticos (1965-2010).
- Jackson R.B., Canadell J., Ehleringer J.R., Mooney H.A., Sala O.E. & Schulze E.D. (1996) A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 108, 389-411
- James J. J., Tiller R. L. & Richards J. H. (2005) Multiple resources limit plant growth and function in a saline-alkaline desert community. *Journal of Ecology*, 93, 113-26.
- Jaramillo, V. J. & Detling J. K. (1988) Grazing history, defoliation, and competition: effects on short grass production and nitrogen accumulation. *Ecology*, 69, 1599-1608
- Jobbagy E.G. & Jackson R.B. (2000) The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 10, 423-436
- Karel M. & Julian A. (2008) Are traits measured on pot grown plants representative of those in natural communities? *Journal of Vegetation Science*, 19, 119-126
- Kitchen D., Blair J. & Callaham M. (2009) Annual fire and mowing alter biomass, depth distribution, and C and N content of roots and soil in tallgrass prairie. *Plant and Soil*, 323, 235-247
- Lambers H., Chapin III F. S. & Pons T. L. (2008) *Plant Physiological Ecology*. Springer Science, New York.
- Lauenroth W.K. (2000) Methods of estimating belowground net primary production. In: *Methods in ecosystem science* (eds. Sala OE, Jackson RB, Mooney HA & Howarth R), pp. 58-71. Springer, New York, USA
- Lauenroth W.K. & Sala O.E. (1992) Long-term forage production of North American shortgrass steppe. *Ecological Applications*, 2, 397-403
- Lauenroth W.K. & Whitman W.C. (1971) A rapid method for washing roots. *Journal of Range Management*, 24, 308-309
- Lavorel S. & Garnier E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545-556

- Leoni E., Altesor A. & Paruelo J.M. (2009) Explaining patterns of primary production from individual level traits. *Journal of Vegetation Science*, 20, 612-619
- Lezama F., Altesor A., Pereira M. & Paruelo J.M. (2011) Descripción de la heterogeneidad florística de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. En *Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales* (eds. Altesor A, Ayala W & Paruelo JM), pp 15-32. INIA Montevideo
- Lopushinsky W. (1957) Observing Plant Roots. *The American Biology Teacher*, 19, 15-16
- Lund Z.F., Pearson R.W. & Buchanan G.A. (1970) An Implanted Soil Mass Technique to Study Herbicide Effects on Root Growth. *Weed Science*, 18, 279-281
- McCulley R.L., Burke I.C., Nelson J.A., Lauenroth W.K., Knapp A.K. & Kelly E.F. (2005) Regional patterns in carbon cycling across the Great Plains of North America. *Ecosystems*, 8, 106-121
- McNaughton S.J. (1979) Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist*, 113, 691-703
- McNaughton S.J., Wallace L.L. & Coughenour W.B. (1983) Plant adaptation in an ecosystem context: Effects of defoliation, nitrogen, and water on growth of an African C₄ sedge. *Ecology*, 64, 307-318
- McNaughton S.J. (1985) Ecology of the grazing ecosystem: the Serengety. *Ecological Monographs*, 55, 259-294
- McNaughton S.J., Banyikwa F.F. & McNaughton M.M. (1998) Root biomass and productivity in a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecology*, 79, 587-592
- McNaughton S.J., Milchunas D.G. & Frank D.A. (1996) How can net primary productivity be measured in grazing ecosystems? *Ecology*, 77, 974-977
- McNaughton, S. J., Oesterheld, M., Frank, D. A. & Williams, K. J. (1989) Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature*, 341, 142-144
- Mikola J., Barker G.M. & Wardle D.A. (2000) Linking above-ground and below-ground effects in autotrophic microcosms: effects of shading and defoliation on plant and soil properties. *Oikos*, 89, 577-587
- Millot J.C., Risso D. & Methol, R. (1987) Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Informe Técnico, Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca, Montevideo.

- Milchunas D.G. & Lauenroth W.K. (1992) Carbon dynamics and estimates of primary production by harvest, ^{14}C dilution, and ^{14}C turnover. *Ecology*, 73, 593-607
- Milchunas D.G. & Lauenroth W.K. (1993) Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, 63, 327-366
- Milchunas D.G. & Lauenroth W.K. (2001) Belowground primary production by carbon isotope decay and long-term root biomass dynamics. *Ecosystems*, 4, 139-150
- Milchunas D. (2009) Estimating root production: comparison of 11 methods in shortgrass steppe and review of biases. *Ecosystems*, 12, 1381-1402
- Molyneux D. & Davies W. (1983) Rooting pattern and water relations of three pasture grasses growing in drying soil. *Oecologia*, 58, 220-224
- Morón-Ríos A., Dirzo R. & Jaramillo V.J. (1997) Defoliation and below-ground herbivory in the grass *Muhlenbergia quadridentata*: Effects on plant performance and on the root-feeder *Phyllophaga* sp. (Coleoptera, Melolonthidae). *Oecologia*, 110, 237-242
- Nadelhoffer K.J. & Raich J.W. (1992) Fine root production estimates and belowground carbon allocation in forest ecosystems. *Ecology*, 73, 1139-1147
- Neill C. (1992) Comparison of soil coring and ingrowth methods for measuring belowground production. *Ecology*, 73, 1918-1921
- Oesterheld M. (1992) Effect of defoliation intensity on aboveground and belowground relative growth rates. *Oecologia*, 92, 313-316
- Panario D. (1988) Geomorfología del Uruguay. Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- Paruelo J. & Sala O. (1995) Water losses in the Patagonian Steppe: a modelling approach. *Ecology*, 76, 510-520
- Paruelo J.M., Jobbagy E.G., Oesterheld M., Golluscio R.A. & Aguiar M.R. (2007) The grasslands and steppes of Patagonia and the Río de la Plata plains. In: *The Physical Geography of South America* (eds. Veblen T & Young K), pp 232-248. Oxford University Press, Oxford
- Paruelo J.M., Piñeiro G., Baldi G., Baeza S., Lezama F., Altesor A. & Oesterheld M. (2010) Carbon stocks and fluxes in rangelands of the Rio de la Plata basin. *Rangeland Ecology & Management*, 63, 94-108
- Pérez C.A. & Frangi J.L. (2000) Grassland biomass dynamics along an altitudinal gradient in the Pampa. *Journal of Range Management*, 53, 518-528

- Piñeiro G., Paruelo J.M., Jobbágy E.G., Jackson R.B. & Oesterheld M. (2009) Grazing effects on belowground C and N stocks along a network of cattle exclosures in temperate and subtropical grasslands of South America. *Global Biogeochemical Cycles* 23, 1-14
- Pucheta E., Bonamici I., Cabido M. & Díaz S. (2004) Below-ground biomass and productivity of a grazed site and a neighboring ungrazed exclosure in a grassland in central Argentina. *Austral Ecology*, 29, 201–208
- Pucheta E., Cabido M., Diaz S. & Funes G. (1998) Floristic composition, biomass, and aboveground net plant production in grazed and protected sites in a mountain grassland of central Argentina. *Acta Oecologica*, 19, 97-105
- Rodríguez C., Leoni E., Lezama F. & Altesor A. (2003) Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science*, 14, 433-440
- Rusch G.M. & Oesterheld M. (1997) Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grasslands. *Oikos*, 78, 519-526
- Sala O.E. & Austin A.T. (2000) Methods of estimating aboveground net primary productivity. In *Methods in Ecosystem Science* (eds. Sala, O. Jackson, RB. Mooney, HA. & Howarth RW), pp 31-43. Springer Verlag, New York.
- Sala O.E. & Paruelo J.M. (1997) Ecosystem services in grasslands. In: *Nature's services: societal dependence on natural ecosystems* (ed. Daily G, C.), pp. 237-252. Island Press, Washington
- Schlesinger W.H. (1997) *Biogeochemistry: an analysis of global change*. pp 588. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Schuman G.E., Reeder J.D., Manley J.T., Hart R.H. & Manley W.A. (1999) Impact of grazing management on the carbon and nitrogen balance of a mixed-grass rangeland. *Ecological applications*, 9, 65-71
- Semmartin M. & Oesterheld M. (1996) Effects of grazing pattern on primary productivity. *Oikos*, 75, 431-436.
- Semmartin M. & Oesterheld M. (2001) Effects of grazing pattern and nitrogen availability on primary productivity. *Oecologia*, 126, 225-230
- Semmartin M., Oyarzabal M., Loreti J. & Oesterheld M. (2007) Controls of primary productivity and nutrient cycling in a temperate grassland with year-round production. *Austral Ecology*, 32, 416-428

- Shaver G.R., Johnson L.C., Cades D.H., Murray G., Laundre J.A., Rastetter E.B., Nadelhoffer K.J. & Giblin A.E. (1998) Biomass and CO₂ flux in wet sedge tundras: responses to nutrients, temperature, and light. *Ecological Monographs*, 68, 75-97
- Sims P.L. & Singh J.S. (1978a) The structure and function of ten western North American grasslands. II. Intra-seasonal dynamics in primary producer compartments. *Journal of Ecology*, 66, 547-572
- Sims P.L. & Singh J.S. (1978b) The structure and function of ten western North American grasslands. III. Net primary productivity, turnover and efficiencies of energy capture and water use. *Journal of Ecology*, 66, 573-597
- Sims P.L. & Singh J.S. (1978c) The structure and function of ten western North American grasslands: IV. Compartmental transfers and energy flow within the ecosystem. *Journal of Ecology*, 66, 983-1009
- Sims P.L., Singh J.S. & Lauenroth W.K. (1978) The structure and function of ten western North American grasslands: I. Abiotic and vegetational characteristics. *Journal of Ecology*, 66, 251-285
- Singh J.S. & Yadava P.S. (1974) Seasonal variation in composition, plant biomass, and net primary productivity of a tropical grassland at Kurukshetra, India. *Ecological Monographs*, 44, 351-376
- Smolik, J.D. & Rogers, L.E. (1976). Effects of cattle grazing and wildfire on soil-dwelling nematodes of the shrub-steppe ecosystem. *Journal of Range Management*, 29, 304-306.
- Soriano A., Golluscio R.A. & Satorre E. (1987) Spatial heterogeneity of the root system of grasses in the patagonian arid steppe. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 114, 103-108
- Soriano A., León R.J.C., Sala O.E., Lavado R.S., Deregibus V.A., Cauhépé M.A., Scaglia O.A., Velázquez C.A. & Lemcoff J.H. (1991) Rio de la Plata grasslands. In: *Natural grasslands: introduction and western hemisphere* (ed. Coupland R), pp. 367-407. Elsevier, Amsterdam, London, New York, Tokyo
- Stewart A. & Frank D. (2008) Short sampling intervals reveal very rapid root turnover in a temperate grassland. *Oecologia*, 157, 453-458
- Strugnell R.G. & Pigott C.D. (1978) Biomass, shoot-production and grazing of two grasslands in the Rwenzori National Park, Uganda. *Journal of Ecology*, 66, 73-96
- Thornton B. & Millard P. (1996) Effects of severity of defoliation on root functioning in grasses. *Journal of Range Management*, 443-447

- Upchurch D.R. & Ritchie J.T. (1983) Root observations using a video recording system in mini-rhizotrons. *Agronomy Journal.*, 75, 1009-1015
- Van der Putten W., Vet L., Harvey J. & Wäckers F. (2001) Linking above- and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their antagonists. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 547-554.
- Vogt K.A., Vogt D.J. & Bloomfield J. (1998) Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level. *Plant and Soil*, 200, 71-89
- Wong C.C. & Stür W.W. (1994) Mechanisms of persistence in tropical forage to defoliation under shade. In *Integration of ruminants into plantation systems in southeast Asia* (Eds. Mullen B.F. & Shelton H.M.) pp 37-41
- de Wysiecky M.L. & Perez C. (1994) Producción de raíces de dos pastizales pastoreados de la Sierras de la Ventana, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ecología Austral*, 4, 95-99
- Zerbino, M. (2005) Evaluación de la densidad, biomasa y diversidad de la macrofauna del suelo en diferentes sistemas de producción. Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, pp 34. Montevideo.
- Zhao W., Chen S.P. & Lin G.H. (2008) Compensatory growth responses to clipping defoliation in *Leymus chinensis* (Poaceae) under nutrient addition and water deficiency conditions. *Plant Ecology*, 196, 85-99

ANEXO 1: Estudios en la región de los pastizales del Río de la Plata sobre biomasa subterránea y productividad primaria neta subterránea (PPNS)

Referencia	Método de muestreo	Biomasa subterránea		PPNS		Sitio de estudio	Observación
		Pastoreo	Clausura	Pastoreo	Clausura		
Doll & Deregibus 1986	Pozos 20 cm	1629	1592 ¹ y 1418 ²			Pampa inundable	Clausura de 2 ¹ y 5 ² años
Doll 1991	Pozos 20 cm			498 y 585	407 ¹ y 564 ²	Pampa inundable	Clausura 2 años. PPNS=Max-min ¹ y suma incrementos ²
Doll 1991	Pozos 20 cm				696 ¹ y 815 ²	Pampa inundable	Clausura 5 años. PPNS=Max-min ¹ y suma incrementos ²
Soriano 1991	Pozos 70 cm	1688	1956	623	496	Pampa inundable	
de Wysiecky & Pérez 1994	Ruleros 20 cm			560 ¹ y 565 ²		Pampa austral	Msnm: 450 ¹ y 850 ²
Pérez & Frangi 2000	Pozos 20 cm	410 ¹ , 615 ² y 904 ³		669 ¹ , 695 ² y 779 ³		Pampa austral	Msnm: 450 ¹ , 850 ² y 1025 ³
Altesor <i>et al</i> 2006	Pozos 30 cm	≈ 1200	≈ 800			Campos sur	
López Mársico 2011	Pozos 100 cm	1417	945	447 ¹ y 358 ²	336 ¹ y 238 ²	Campos sur	PPNS=Max-min ¹ y suma incrementos ²
López Mársico 2011	Ruleros 25 cm			504	371	Campos sur	