



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DOCTOR EN AGRONOMÍA

**EFFECTOS DE LA DEFOLIACIÓN LUEGO DE LA QUEMA DE
GRAMÍNEAS PERENNES NATIVAS, PALATABLES Y NO
PALATABLES, EN EL SUDOESTE BONAERENSE**

LETICIA SOLEDAD ITHURRART

BAHÍA BLANCA

ARGENTINA

2015

PREFACIO

Esta Tesis se presenta como parte de los requisitos para optar al grado académico de Doctor en Agronomía, de la Universidad Nacional del Sur, y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el Laboratorio de Ecología, perteneciente al Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur, el Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semiárida (CERZOS-CONICET) y en la Chacra Experimental Patagones, dependiente del Ministerio de Asuntos Agrarios de la Provincia de Buenos Aires, durante el período comprendido entre el 30 de junio de 2009 y el 27 de noviembre de 2014, bajo la dirección del Dr. Carlos Alberto Busso, Investigador Principal del CONICET y Profesor Titular de la cátedra de Ecología y la co-dirección del Dr. Daniel Valerio Peláez, Investigador Independiente de la CIC y Profesor Titular de la cátedra Producción y Utilización de Pasturas.

Ing. Agr. Leticia Soledad Ithurrart



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR
Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

La presente tesis ha sido aprobada el/....../..... , mereciendo la calificación de (.....)

A mis padres, Graciela y Alberto...

A mis hijos, Martín y Mailén...

AGRADECIMIENTOS

A mi director, Dr. Carlos Busso, por brindarme sus conocimientos y apoyo, pero sobre todas las cosas, por ser una excelente persona, con una gran calidez humana.

A mi co-director, Dr. Daniel Peláez, por su gran predisposición y valiosos aportes durante el transcurso de la Tesis.

A Martín, por sus palabras siempre positivas, y por brindarme su apoyo incondicional, contención, paciencia y afecto.

A mis padres y abuelos, por los valores inculcados que permitieron formarme como persona, y por cuidar con mucho amor a mis dos tesoros más preciados para que pudiera llevar a cabo esta Tesis.

A las autoridades del CONICET, CERZOS y Departamento de Agronomía (UNS) por facilitarme los recursos económicos, equipos e instalaciones para desarrollar esta investigación.

Al personal de la Chacra Experimental Patagones, Ing. Agr. Hugo Giorgetti, Damián Ponce, Gustavo Rodríguez, y especialmente al Ing. Agr. Oscar Montenegro, por permitirme trabajar en las instalaciones con total libertad, y por su colaboración y compromiso en los trabajos de campo y laboratorio.

Al Lic. Ricardo Camina y especialmente a la Dra. Nélide Winzer por el asesoramiento en el diseño experimental y los análisis estadísticos, y sobre todo por su paciencia y buena predisposición para atender mis consultas.

A la Dra. Yanina Torres, por su colaboración y compromiso con el trabajo, y por su gran calidez humana.

A la Lic. Paula Costilla, por su colaboración en los trabajos de campo y laboratorio, pero principalmente por su contención, y por estar siempre presente y dispuesta a ayudar en los momentos más críticos.

Al Ing. Agr. Tomás Montani, Dra. Cecilia Pellegrini, Ing. Agr. Mirta Mayor, Ing. Agr. Omar Elía, Lic. Daniela Cardillo, Ing. Agr. Francisco Blázquez, Lic. Mariela Ambrosino, Dra. M. Inés Amela y a todas las personas que contribuyeron directa o indirectamente en la realización de este trabajo.

En Argentina, gran parte de los sistemas de producción de cría bovina y ovina, se basan en el pastoreo de la vegetación nativa de pastizales áridos y semiáridos, que ocupan aproximadamente las tres cuartas partes del territorio nacional. Estos pastizales están sujetos a múltiples influencias bióticas (ej. pastoreo) y/o abióticas (ej. fuego), que determinan su composición actual y futura, modificando el crecimiento, productividad y supervivencia de la vegetación, y las condiciones del microambiente en donde ésta se desarrolla. Cualquier disturbio como el fuego o la defoliación que reduzca los componentes del crecimiento aéreo o subterráneo, podrían limitar la capacidad de rebrote en las plantas de gramíneas perennes. *Poa ligularis*, *Nassella tenuis* y *Amelichloa ambigua* son tres especies de gramíneas perennes nativas, abundantes en los pastizales de la Provincia Fitogeográfica del Monte. *Poa ligularis* y *N. tenuis* son especies palatables, pertenecientes a etapas serales tardías e intermedias, respectivamente. Sin embargo, *A. ambigua* es una especie no palatable, de etapas serales tempranas. La dominancia de estas especies en el pastizal está condicionada, al menos en parte, por la historia de pastoreo y la frecuente e intensidad de los fuegos.

En este estudio se evaluaron los efectos de la quema con o sin defoliación en los estadios vegetativo, elongación de entrenudos o ambos estadios, en plantas de *P. ligularis*, *N. tenuis* y *A. ambigua*, sobre: (a) los componentes de producción de área foliar; (b) el número de yemas axilares metabólicamente activas, dormantes o muertas; (c) el contenido de nitrógeno disponible del suelo; (d) la densidad de longitud de raíces; (e) la proliferación radical; (f) el porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares y (g) la producción de materia seca, durante dos años sucesivos; y en base a estos mecanismos de respuesta, se desarrollaron pautas de manejo del pastoreo apropiadas luego de quemadas controladas. La quema se realizó en una clausura de la Chacra Experimental Patagones (Buenos Aires). Las plantas quemadas fueron defoliadas en los estadios vegetativo, elongación de entrenudos o ambos estadios, durante el segundo o los dos años posteriores a la quema; o permanecieron sin defoliar. Plantas no quemadas ni defoliadas se utilizaron como control.

De las especies estudiadas, *P. ligularis* produjo mayor biomasa aérea/cm² cuando se defolió durante la elongación de entrenudos en el segundo ciclo de crecimiento luego de la quema, disminuyendo su rendimiento con el incremento en el número de defoliaciones. Sin embargo, las plantas de *N. tenuis* presentaron valores

similares en todos los tratamientos. Esto denota una mayor plasticidad adaptativa ante distintas frecuencias y momentos de defoliación. Como contrapartida, *A. ambigua* redujo su producción aérea bajo condiciones de pastoreo y presentó la máxima productividad en el control. La respuesta positiva en los parámetros aéreos y subterráneos de las especies palatables al fuego y la defoliación, sugieren la presencia de características adaptativas que les otorgarían cierta tolerancia a dichos disturbios. Estos atributos contribuirían a explicar el mantenimiento o incremento de la productividad, encontrado en los tratamientos. En contraste, *A. ambigua* respondió a la combinación de disturbios deprimiendo su crecimiento, reproducción y producción forrajera. En condiciones naturales, esta especie no es consumida por el ganado doméstico. Sin embargo, su rebrote suele ser despuntado luego de una quema. En base a esto, las estrategias de manejo para el mejoramiento de pastizales dominados por esta especie, deberían incluir la realización de quemas controladas, dejando un tiempo que permita la recuperación de las especies deseables antes del pastoreo. Las posteriores defoliaciones permitirían la utilización del nuevo crecimiento de las plantas de *A. ambigua*, deprimiendo su desarrollo, y a su vez favoreciendo el crecimiento y productividad de las gramíneas deseables del pastizal.

Most of the sheep and cattle production systems are based on rangeland grazing in Argentina. These systems occupy approximately 75% of the continental territory. These rangelands are exposed to multiple biotic (i.e., grazing) and/or abiotic (i.e., fire) influences that determine their community structure, modifying vegetation growth, productivity and survival, and the microenvironmental conditions where it develops. Any disturbance such as fire or defoliation that reduces the above- or belowground growth components could limit the regrowth capacity of the perennial grass species. *Poa ligularis*, *Nassella tenuis* and *Amelichloa ambigua* are three native, abundant perennial grasses in the Phytogeographical Province of the Monte. *Poa ligularis* and *N. tenuis* are palatable, late- and intermediate-seral species, respectively. *Amelichloa ambigua*, however, is a non-palatable, early-seral species. Dominance of any of these species in the community is determined, at least partially, by the grazing and fire history of the plant community.

The effects of fire without or with defoliation at the vegetative, internode elongation or both morphological developmental stages were evaluated on plants of *P. ligularis*, *N. tenuis* and *A. ambigua* on the : (a) leaf area production components; (b) numbers of total, metabolically active, dormant or dead axillary buds; (c) soil available nitrogen; (d) root length density; (e) root proliferation; (f) percentage colonization by arbuscular mycorrhizae, and (g) two-year-accumulated dry matter production on each treatment. Based on these response mechanisms, appropriate grazing guidelines after controlled fires were developed. The burning treatment was conducted within a 13-year-old enclosure to domestic animals. Unburnt or burnt plants were defoliated at the above mentioned morphological developmental stages during the second or both study years (2011 and 2012). Unburnt, undefoliated plants were used as controls.

The greatest biomass production ($/\text{cm}^2$) in *Poa ligularis* occurred when this species was defoliated during internode elongation in the second growing season after fire. Its yield was reduced with an increased number of defoliations. *Nassella tenuis*, however, showed similar biomass values in all treatments; this suggests that this species has a greater plasticity to the various study timing and frequencies of defoliation. *Amelichloa ambigua* reduced its aboveground production when it was exposed to defoliation and its greatest productivity was shown in the control. When there were positive responses of the measured above- and belowground study parameters to

VIII

defoliation after fire, it suggests that the study species may possess adaptive traits to tolerate both disturbances. These traits would contribute to explain the either maintenance or increase in productivity in the various study treatments. In contrast, *A. ambigua* responded reducing its growth, reproduction and forage production to the combination of both study disturbances. This species is not often grazed neither by cattle nor sheep under natural conditions. Its regrowth, however, might be consumed after fire. Management strategies to improve rangelands dominated by this unpalatable species should include use of controlled fires, leaving enough time for recuperation of the desirable perennial grasses before grazing. Subsequent defoliations would allow utilization of new growth in plants of *A. ambigua*, reducing its growth and development, favouring growth and productivity of the desirable perennial grasses at the same time in the plant community.

PREFACIO	I
AGRADECIMIENTOS	III
RESUMEN	V
ABSTRACT	VII
CAPÍTULO 1	1
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1 Introducción.....	1
1.2 Hipótesis	10
1.3 Objetivos.....	12
CAPÍTULO 2	13
ÁREA DE ESTUDIO	13
2.1 Clima	14
2.2 Suelo	16
2.3 Vegetación.....	17
2.4 Caracterización de las especies en estudio	18
CAPÍTULO 3	21
DISEÑO EXPERIMENTAL - TRATAMIENTOS	21
3.1 Diseño experimental	21
3.2 Tratamientos	22
3.2.1 Quema controlada.....	22
3.2.2 Tratamientos de defoliación	24
CAPÍTULO 4	25
DEMOGRAFÍA Y CRECIMIENTO DE MACOLLAS	25
4.1 Introducción.....	25
4.2 Materiales y métodos.....	29
4.2.1 Mediciones	29
4.2.2 Análisis estadísticos.....	30
4.3 Resultados.....	31
4.3.1 Área basal	31
4.3.2 Número de macollas totales (verdes + secas) /planta.....	33
4.3.3 Número de macollas totales (verdes + secas)/cm ²	34
4.3.4 Número de macollas verdes/cm ²	38

4.3.5 Número de macollas reproductivas/cm ²	40
4.3.6 Altura de planta	43
4.3.7 Número de macollas hijas/macolla progenitora	48
4.3.8 Número de hojas (verdes + secas)/macolla	48
4.3.9 Longitud total de hojas (láminas + vainas, verdes + secas)/macolla.....	53
4.3.10 Relación longitud de hoja verde / seca por macolla	58
4.3.11 Tasas Relativas de Crecimiento para longitud de hoja.....	60
4.3.12 Fenología	63
4.4 Discusión	66
CAPÍTULO 5	76
VIABILIDAD DE YEMAS AXILARES.....	76
5.1 Introducción.....	76
5.2 Materiales y métodos.....	79
5.2.1 Mediciones	79
5.2.2 Análisis estadísticos.....	81
5.3 Resultados.....	83
5.3.1 Número de yemas por macolla	83
5.3.2 Viabilidad de yemas	83
5.4 Discusión	85
CAPÍTULO 6	88
NITRÓGENO DISPONIBLE EN EL SUELO	88
6.1 Introducción.....	88
6.2 Materiales y métodos.....	92
6.2.1 Mediciones	92
6.2.2 Análisis estadísticos.....	92
6.3 Resultados.....	94
6.4 Discusión	97
CAPÍTULO 7	102
DENSIDAD DE LONGITUD DE RAÍCES	102
7.1 Introducción.....	102
7.2 Materiales y métodos.....	105
7.2.1 Mediciones	105
7.2.2 Análisis estadísticos.....	106
7.3 Resultados.....	107

7.4 Discusión	108
CAPÍTULO 8	111
PROLIFERACIÓN DE RAÍCES	111
8.1 Introducción.....	111
8.2 Materiales y métodos.....	114
8.2.1 Mediciones	114
8.2.2 Análisis estadísticos.....	116
8.3 Resultados.....	117
8.3.1 Densidad de longitud de raíces	117
8.3.2 Peso radical.....	117
8.3.3 Proliferación radical	118
8.4 Discusión	120
CAPÍTULO 9	122
MICORRIZAS ARBUSCULARES	122
9.1 Introducción.....	122
9.2 Materiales y métodos.....	125
9.2.1 Mediciones	125
9.2.2 Análisis estadístico	126
9.3 Resultados.....	127
9.4 Discusión	129
CAPÍTULO 10	131
PRODUCCIÓN DE BIOMASA AÉREA	131
10.1 Introducción.....	131
10.2 Materiales y métodos.....	134
10.2.1 Mediciones	134
10.2.2 Análisis estadísticos.....	134
10.3 Resultados.....	135
10.3.1 Producción de biomasa aérea (g MS/planta)	135
10.3.2 Producción de biomasa aérea en relación con el área basal (g MS/cm ² de área basal).....	135
10.4 Discusión	137
CAPÍTULO 11	140
SÍNTESIS E INVESTIGACIONES FUTURAS.....	140
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	148

APÉNDICE 195

Figura 2.1. Ubicación geográfica del sitio de estudio	13
Figura 2.2. Ubicación de la clausura donde se efectuó el trabajo en un mapa de la Chacra Experimental Patagones	14
Figura 2.3. Datos registrados por la estación meteorológica de la Chacra Experimental Patagones.....	15
Figura 2.4. Fotografía de la clausura en donde se realizó el estudio.....	18
Figura 2.5. Fotografía de una planta de <i>Poa ligularis</i> ubicada en el sitio de estudio....	19
Figura 2.6. Fotografía de una planta de <i>Nassella tenuis</i> ubicada en el sitio de estudio	19
Figura 2.7. Fotografía de (a) una planta de <i>Amelichloa ambigua</i> ubicada en el sitio de estudio y (b y c) los frutos cleistógamos ubicados en las bases de las cañas	20
Figura 3.1. Diagrama esquemático del diseño experimental empleado	21
Figura 3.2. Fotografía de los parches de vegetación durante y después de la quema. ..	23
Figura 3.3. Curva de temperaturas alcanzadas durante la quema.....	23
Figura 3.4. Fotografías del datalogger conectado a las termocuplas tipo K, empleados para el registro de las temperaturas de la quema	24
Figura 4.1. Fotografía de una planta de <i>Poa ligularis</i> (a) quemada y (b) no quemada en el sitio de estudio	29
Figura 4.2. Variación del área basal (cm ²) de plantas de <i>P. ligularis</i> , <i>A. ambigua</i> y <i>N. tenuis</i> a lo largo de dos ciclos de crecimiento	32
Figura 4.3. Variación del área basal (cm ²) de plantas de <i>P. ligularis</i> , <i>A. ambigua</i> y <i>N. tenuis</i> expuestas o no a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1) a lo largo de dos ciclos de crecimiento	32
Figura 4.4. Número de macollas / planta de <i>A. ambigua</i> , <i>N. tenuis</i> y <i>P. ligularis</i> a lo largo de dos ciclos de crecimiento.....	33
Figura 4.5. Variación del número de macollas totales/cm ² en plantas de <i>A. ambigua</i> (A), <i>N. tenuis</i> (B) y <i>P. ligularis</i> (C) expuestas a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3,1) a lo largo del tiempo	37
Figura 4.6. Variación del número de macollas verdes / cm ² de plantas de <i>P. ligularis</i> , <i>A. ambigua</i> y <i>N. tenuis</i> a lo largo de dos ciclos de crecimiento	39
Figura 4.7. Variación del número de macollas verdes / cm ² de plantas de <i>P. ligularis</i> , <i>A. ambigua</i> y <i>N. tenuis</i> expuestas o no a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1) a lo largo de dos ciclos de crecimiento	40

Figura 4.8. Variación de la altura (cm) de plantas de <i>P. ligularis</i> , <i>A. ambigua</i> y <i>N. tenuis</i> a lo largo de dos ciclos de crecimiento	47
Figura 4.9. Número de macollas hijas por macolla progenitora en plantas de <i>A. ambigua</i> , <i>N. tenuis</i> y <i>P. ligularis</i> expuestas a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3,1).....	48
Figura 4.10. Variación del número total de hojas / macolla de plantas de <i>P. ligularis</i> , <i>A. ambigua</i> y <i>N. tenuis</i> a lo largo de dos ciclos de crecimiento	52
Figura 4.11. Variación de la longitud total de hoja (láminas + vainas, verdes + secas) / macolla de plantas de <i>P. ligularis</i> , <i>A. ambigua</i> y <i>N. tenuis</i> a lo largo de dos ciclos de crecimiento	57
Figura 4.12. Variación de la relación entre longitud de hoja verde y seca en plantas de <i>A. ambigua</i> , <i>N. tenuis</i> y <i>P. ligularis</i> durante dos ciclos de crecimiento	58
Figura 4.13. Variación de la relación entre longitud de hoja verde y seca en gramíneas perennes expuestas a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3,1), durante dos ciclos de crecimiento	60
Figura 4.14. Tasas Relativas de Crecimiento para la longitud total de hoja en plantas de <i>A. ambigua</i> , <i>N. tenuis</i> y <i>P. ligularis</i> expuestas a tratamientos (T) de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1) en las distintas fechas de muestreo	62
Figura 4.15. Tasas Relativas de Crecimiento para la longitud total de hoja en el período completo de estudio en plantas de <i>A. ambigua</i> , <i>N. tenuis</i> y <i>P. ligularis</i> expuestas a tratamientos (T) de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1)	63
Figura 4.16. Porcentaje de los estados fenológicos observados en macollas de plantas de <i>A. ambigua</i> , <i>N. tenuis</i> y <i>P. ligularis</i> expuestas a tratamientos (T) de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1), en las distintas fechas de muestreo	65
Figura 5.1. Corte longitudinal de una base de tallo en una macolla de gramíneas	81
Figura 5.2. Vista a la lupa de una yema en una macolla de <i>Amelichloa ambigua</i>	81
Figura 5.3. Vista al microscopio (1000X) de células de yemas de <i>A. ambigua</i> (a) metabólicamente activas, (b) dormantes y (c) muertas	81
Figura 5.4. Número de yemas por macolla para: (A) cada especie en promedio sobre las fechas de muestreo y los tratamientos, y (B) cada fecha de muestreo en promedio sobre las especies y tratamientos; en plantas expuestas o no a las distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1).....	83

Figura 5.5. Número de yemas metabólicamente activas y muertas por macolla para cada especie (A) y fecha de muestreo (B) en plantas expuestas o no a las distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1)	84
Figura 6.1. Nitrógeno disponible ($\text{N-NH}_4^+ + \text{N-NO}_3^-$; ppm) debajo de plantas de <i>P. ligularis</i> , <i>A. ambigua</i> y <i>N. tenuis</i> , expuestas o no a distintos tratamientos de quema y defoliación (ver Tabla 6.1)	95
Figura 7.1. Fotografías del cilindro hoyador empleado para tomar las muestras de suelo + raíces.....	105
Figura 7.2. Imagen de raíces escaneadas de <i>Poa ligularis</i> lista para realizar las mediciones de longitud radical.....	106
Figura 7.3. Densidad de longitud de raíces (cm raíces/cm ³ suelo) para cada fecha de muestreo en plantas de <i>P. ligularis</i> , <i>A. ambigua</i> y <i>N. tenuis</i> expuestas o no a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1).	107
Figura 8.1. Fotografía de la perforadora a motor empleada para enterrar los cilindros.	115
Figura 8.2. Vista de la estructura cilíndrica empleada en las mediciones de proliferación radical	116
Figura 8.3. Densidad de longitud de raíces (cm raíz / cm ³ de suelo) de plantas de <i>P. ligularis</i> , <i>A. ambigua</i> y <i>N. tenuis</i>	117
Figura 8.4. Peso radical (g) en plantas de <i>P. ligularis</i> , <i>A. ambigua</i> y <i>N. tenuis</i> expuestas o no a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1). .	118
Figura 8.5. Longitud por unidad de peso radical (m/g) en plantas de <i>P. ligularis</i> , <i>A. ambigua</i> y <i>N. tenuis</i> expuestas o no a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1).....	119
Figura 9.1. Vista al microscopio de hifas, vesículas y arbusculas de hongos micorrízicos arbusculares.	126
Figura 9.2. Porcentaje de colonización por micorrizas vesículo-arbusculares en plantas de <i>P. ligularis</i> , <i>A. ambigua</i> y <i>N. tenuis</i>	127
Figura 9.3. Variación del porcentaje de colonización por micorrizas vesículo-arbusculares en las distintas fechas de muestreo	128
Figura 10.1. Producción de biomasa aérea (g MS/planta) en plantas de <i>P. ligularis</i> , <i>A. ambigua</i> y <i>N. tenuis</i> , expuestas o no a las distintas combinaciones de quema y defoliación.	135

Figura 10.2. Producción de biomasa aérea (g MS/cm²) en plantas de *P. ligularis*, *A. ambigua* y *N. tenuis* expuestas o no a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1)..... 136

Tabla 2.1. Características del perfil de suelo de la clausura en donde se llevó a cabo el estudio.....	16
Tabla 3.1. Detalle de los tratamientos aplicados a los parches (n=6) para cada especie	22
Tabla 4.1. Área basal (cm ²) de plantas control y aquellas expuestas a tratamientos (T) de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1) en las distintas fechas de muestreo	31
Tabla 4.2. Número de macollas totales /cm ² en plantas de <i>A. ambigua</i> , <i>N. tenuis</i> y <i>P. ligularis</i> expuestas a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3,1).....	35
Tabla 4.3. Número de macollas verdes / cm ² de plantas control y aquellas expuestas a los tratamientos (T) de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1) en las distintas fechas de muestreo.....	39
Tabla 4.4. Número de macollas reproductivas /cm ² en plantas de <i>A. ambigua</i> , <i>N. tenuis</i> y <i>P. ligularis</i> expuestas a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3,1).....	42
Tabla 4.5. Altura (cm) de plantas de <i>A. ambigua</i> , <i>N. tenuis</i> y <i>P. ligularis</i> expuestas a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3,1).....	45
Tabla 4.6. Número de hojas / macolla en plantas de <i>A. ambigua</i> , <i>N. tenuis</i> y <i>P. ligularis</i> expuestas a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3,1).	50
Tabla 4.7. Longitud total de hoja (láminas + vainas, verdes + secas) por macolla en plantas de <i>A. ambigua</i> , <i>N. tenuis</i> y <i>P. ligularis</i> expuestas a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3,1).....	54
Tabla 4.8. Relación entre longitud de hoja verde y seca de plantas control y aquellas expuestas a tratamientos (T) de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1) en las distintas fechas de muestreo.	59
Tabla 6.1. Detalle de los tratamientos aplicados a los parches (n=6) para cada especie.	92
Tabla 6.2. Variación en el tiempo del nitrógeno disponible (N-NH ₄ ⁺ + N-NO ₃ ⁻ ; ppm) debajo de plantas de <i>P. ligularis</i> , <i>A. ambigua</i> y <i>N. tenuis</i> , expuestas o no a distintos tratamientos de quema y defoliación (ver Tabla 6.1).	96

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 Introducción

En Argentina, la industria de producción del ganado de carne, se basa en el pastoreo de la vegetación nativa de los pastizales áridos y semiáridos, que ocupan aproximadamente las tres cuartas partes del territorio nacional (Fernández y Busso, 1999). Estos pastizales están sujetos a múltiples influencias bióticas (ej. pastoreo) y abióticas (ej. sequías, fuegos, suelos poco profundos y/o con bajos niveles de nutrientes) que determinan su composición actual y futura (Anderson, 1984). Dichas influencias, además, generan cambios en la distribución, crecimiento y supervivencia de la vegetación, y en las condiciones del microambiente en donde ésta se desarrolla (Anderson, 1983). Mientras que las sequías son eventos naturales totalmente imprevisibles, el fuego y el pastoreo son disturbios relativamente más controlables por el hombre, por lo que resulta crucial el estudio de la dinámica de los mismos, su interacción con el medio circundante (clima, suelo, microorganismos, etc.), y sus consecuencias sobre las especies presentes en el pastizal (Anderson, 1984). Así, estos factores externos, que en condiciones naturales podrían ocasionar daños considerables y hasta la muerte de muchas gramíneas perennes (Bogen *et al.*, 2003), podrían ser utilizados como una herramienta de manejo para el mejoramiento de los pastizales naturales, permitiendo incrementar la eficiencia de estos sistemas de producción.

El fuego es un componente natural de muchos ecosistemas, ya que controla distintos aspectos de la estructura de la vegetación (Skarpe, 1992). En regiones áridas y semiáridas, es común que se produzcan quemadas de grandes extensiones como resultado de procesos voluntarios o accidentales, favorecidos por las condiciones climáticas locales (González *et al.*, 1999). En ambientes naturales, el fuego es un disturbio natural que elimina la biomasa vegetal y puede ser caracterizado mediante su intensidad, severidad, frecuencia y tiempo de retorno, entre otros atributos (Brown, 2000; White y Jentsch, 2001; Platt y Connell, 2003). Más aún, se lo podría considerar equivalente a

otros disturbios naturales, (ejemplo: las inundaciones y la herbivoría de la fauna silvestre) y antrópicos, (ejemplo: el pastoreo del ganado doméstico; Kunst, 2011).

La defoliación puede definirse como cualquier remoción de material vegetal, principalmente fisiológicamente activo. Dicha remoción puede ser por corte, pisoteo, fuego o alimentación por parte de organismos herbívoros, lo que determina un cambio inmediato (1) en la estructura de la vegetación (Heady y Child, 1994), (2) del microclima en especial, y (3) del microambiente en general (Anderson, 1983; Orbea *et al.*, 1985). Pese a que el fuego y el pastoreo son dos disturbios que originan en común la defoliación de las plantas, sus consecuencias sobre los pastizales pueden ser muy diferentes, ya que involucran distintos mecanismos de respuesta en la vegetación (McNaughton, 1983; Knapp *et al.*, 1999).

La quema y la herbivoría, son dos disturbios que además de modificar la estructura de las comunidades vegetales, afectan el funcionamiento y los procesos ecológicos en los pastizales naturales (Milchunas y Lauenroth, 1993; Frank *et al.*, 1998; Knapp *et al.*, 1998; Bond y Keeley, 2005). Los disturbios forman parte de los ecosistemas, por lo que deben tenerse en cuenta si se quiere hacer un uso sustentable de los mismos (Kunst, 2011). Debido a esto, el conocimiento de las características de los disturbios, resulta esencial para el manejo de sistemas tan complejos como los ecosistemas naturales (Naveh, 2004). Además, el fuego y el pastoreo pueden interactuar, originando respuestas que no siempre resultan equivalentes a la sumatoria de sus efectos individuales (Noy Meir, 1995; Knapp *et al.*, 1999). Uno de los efectos más notorios de esta interacción es la alteración de la frecuencia de ocurrencia mutua. El pastoreo puede reducir la cantidad de combustible fino de los pastizales, provocando una disminución en la probabilidad de ocurrencia de los fuegos o reduciendo la intensidad de los mismos (Daubenmire, 1968). Como contrapartida, el fuego estimula el rebrote de las plantas, proveyendo forraje más palatable y rico en nutrientes para los animales a pastoreo (Knapp *et al.*, 1999).

Si bien se han efectuado algunos estudios sobre los efectos de la defoliación (pastoreo simulado) o la quema sobre los mecanismos de respuesta de distintas especies de gramíneas perennes (Becker *et al.*, 1997a, b, c; Peláez *et al.*, 1997; Saint Pierre *et al.*, 2002, 2004 a, b, c), son muy escasos los trabajos en donde se hayan estudiado los

efectos combinados de ambos disturbios sobre dichos mecanismos, en plantas en las que los niveles de ambos disturbios hayan sido medidos. Además, muchos de estos estudios sólo tienen un valor predictivo limitado para entender los mecanismos de la interacción entre el fuego y la defoliación, ya que no se midieron las características de ambos disturbios (ej. intensidad, frecuencia, etc.), no se utilizaron plantas control (Cuomo *et al.*, 1996; Bork *et al.*, 2002; Bogen *et al.*, 2003), o se analizaron los efectos de cada disturbio en forma independiente (Collins y Gibson, 1990; Hobbs *et al.*, 1991). El conocimiento de las características de la defoliación o de la temperatura alcanzada durante el fuego, es esencial para entender las respuestas de la vegetación a ambos disturbios. Este conocimiento resulta crítico para predecir la respuesta de las plantas cuando las mismas son expuestas a niveles similares de los disturbios en estudio. Debido a que el fuego es considerado un factor natural clave en los pastizales del centro de Argentina (Bóo, 1990) se necesita información para desarrollar pautas de manejo del pastoreo apropiadas luego de la ocurrencia de los mismos.

Poa ligularis Ness. (perteneciente a etapas serales tardías: Distel y Bóo, 1996), *Nassella tenuis* (Phil.) Barkworth y *Amelichloa ambigua* (Speg.) Arriaga & Barkworth (pertenecientes a etapas serales más tempranas: Saint Pierre *et al.*, 2002), son tres especies de gramíneas perennes C₃ nativas en la Provincia Fitogeográfica del Monte, que abarca aproximadamente 554.138 hectáreas en el Partido de Patagones, Provincia de Buenos Aires. La dominancia de estas especies en el pastizal está condicionada, al menos en parte, por la historia de pastoreo y la frecuencia e intensidad de fuegos (Distel y Bóo, 1996). El manejo característico de los pastizales naturales en el sur de esta región, es el pastoreo continuo con excesiva carga animal (Bóo y Peláez, 1991). *Amelichloa ambigua* tiene baja preferencia animal (Cano, 1988); mientras que, *N. tenuis* y *P. ligularis* tienen alta preferencia animal, por lo que suelen ser pastoreadas luego de quemas accidentales, en distintos momentos de su ciclo de crecimiento. Sin embargo, los efectos de la quema con o sin defoliación en los distintos estadios fenológicos de las plantas, todavía no se han cuantificado en la autoecología de estas especies. Esta información es imprescindible para efectuar un manejo del pastoreo más apropiado de *N. tenuis* y *P. ligularis*, que constituyen un recurso forrajero tan importante en las zonas áridas y semiáridas del Monte argentino.

La respuesta de las plantas ante eventos de defoliación luego de una quema, dependerá en gran medida, de la capacidad competitiva de cada especie. Algunos de los mecanismos que contribuyen a determinar la capacidad competitiva de las especies incluyen (1) la producción de biomasa aérea, (2) el número de yemas axilares totales, viables, dormantes y muertas, (3) los componentes del crecimiento vegetal (ejemplo: altura y número de macollas verdes y totales por planta, número de hojas verdes y longitud total de hojas verdes por macolla, producción de macollas hijas, número de macollas reproductivas), (4) la densidad de longitud de raíces, (5) el peso y la proliferación radical, (6) el grado de asociación de las raíces con los hongos formadores de micorrizas arbusculares y (7) la absorción de nutrientes (Busso y Richards, 1989, 1993; Busso *et al.*, 1990; Busso *et al.*, 1993; Casper y Jackson, 1997; Becker *et al.*, 1997a, b, c; Busso *et al.*, 2001; Flemmer *et al.*, 2002a, b; Saint Pierre *et al.*, 2002; Busso *et al.*, 2003; Saint Pierre *et al.*, 2004a, b; Torres *et al.*, 2011; 2013a y b; 2014). Cualquier disturbio, como el fuego y/o la defoliación, que altere estos parámetros podría afectar la capacidad de rebrote en las plantas de gramíneas perennes (Busso y Richards, 1989; Becker *et al.*, 1997a, b, c). Por ello, diferencias entre especies en estos mecanismos, podrían contribuir a explicar potenciales diferencias en su capacidad competitiva y supervivencia luego de reiterados eventos de fuegos con o sin defoliación (Crick y Grime, 1987; Eissenstat y Caldwell, 1989; Caldwell *et al.*, 1991a, b).

Investigaciones previas sobre los efectos del pastoreo y/o fuego en la producción herbácea y sus componentes de producción de área foliar, han dado resultados contradictorios (Whelan, 1995; Becker *et al.*, 1997b; Peláez *et al.*, 2003; Bóo *et al.*, 2007). En el caso del fuego, los incrementos en productividad se hallaron en zonas de elevadas precipitaciones, cuando el mismo ocurrió después de varios años de poca o ninguna remoción de forraje (Knapp, 1985; Svejcar, 1989). Sin embargo, otros autores también informaron incrementos en los rendimientos de la vegetación, luego de quemas en años de precipitaciones similares a la media para los respectivos sitios de estudio (Sharrow y Wright, 1977a, b; Wright y Bailey, 1982). Los fuegos en años secos reducen la producción de forraje en los pastizales naturales (Wink y Wright, 1973). Esto es debido a que la humedad, y no la temperatura del suelo o la producción de nitrato asociada, limita el rendimiento de algunas especies de gramíneas perennes (Sharrow y Wright, 1977a, b). Una utilización adecuada de los pastizales naturales debería permitir la recuperación de las especies de gramíneas perennes luego del fuego, antes que las

mismas sean pastoreadas (Wright, 1974). Por lo tanto, si se desea obtener una máxima supervivencia de macollas y producción de forraje, se debería permitir la producción de semillas de las plantas luego del fuego, previo a su pastoreo (White y Terry, 1979).

El conocimiento del ciclo fenológico de las especies resulta valioso para (1) el análisis y manejo ecológico de los sistemas naturales (Lieth, 1974) y (2) contribuir a explicar la adaptación de las mismas a los ambientes en los que se encuentran (DeSteven *et al.*, 1987). La mayor parte de la literatura en pastizales naturales, ilustra claramente que el pastoreo severo durante el desarrollo de tallos reproductivos, es muy perjudicial a las plantas de gramíneas perennes (Becker *et al.*, 1997b). La senescencia de las macollas de *N. tenuis* y *Piptochaetium napostaense* se adelantó cuando las plantas fueron defoliadas en etapas fenológicas tardías, bajo condiciones de elevadas temperaturas y reducidos contenidos de humedad (Becker *et al.*, 1997a). Por lo tanto es de esperar, que los efectos más perjudiciales de la defoliación luego de una quema controlada, se produzcan cuando las plantas sean defoliadas después de la elongación de los entrenudos.

La velocidad y la magnitud del reestablecimiento de la superficie fotosintética luego de la defoliación dependen del número y la ubicación de los meristemas removidos (Briske, 1991; Korner, 1991; Briske y Richards, 1995). El nuevo crecimiento foliar será más rápido desde los meristemas intercalares, ya que la división celular ha ocurrido previamente dentro del primordio foliar, por lo que sólo hará falta la expansión celular (Hyder, 1972; Briske, 1991). El crecimiento a partir de los meristemas apicales ocurrirá a una velocidad menor, debido al tiempo requerido para que las células se diferencien antes de la expansión (Skinner y Nelson, 1994). Finalmente, el crecimiento a partir de las yemas axilares será el más lento, debido al tiempo requerido para la activación de dichas yemas y la posterior diferenciación del primordio foliar (Busso *et al.*, 1989; Busso y Richards, 1995). La contribución relativa de estas fuentes meristemáticas al crecimiento varía entre las especies y es influida por variables ambientales y el estado fenológico de las especies al momento de la defoliación (Olson y Richards, 1988 a y b).

Luego de una quema, la muerte de las yemas axilares en la corona de las gramíneas perennes puede ocurrir en un amplio rango de temperaturas, si una cierta

temperatura es mantenida por un período apropiado de tiempo (Peláez *et al.*, 1997, 2001). Sin embargo, varios trabajos han informado que la disponibilidad de agua en el suelo tiene un efecto más significativo que el daño directo por el fuego, en el rebrote de varias especies de gramíneas perennes (Defossé y Robberecht, 1996; Peláez *et al.*, 2003). Busso *et al.*, (1993) informaron que el porcentaje de yemas dormantes en la corona de plantas de *N. tenuis* dependió de si las bases de tallos tuvieron o no macollas verdes luego de una quema controlada. Por otra parte, se ha informado que inmediatamente luego de los eventos de defoliación, gran parte de las yemas axilares basales se encuentran inactivas, debido a que por efecto del sombreado permanecen en estado de dormición, o perdieron viabilidad por lignificación de sus tejidos (Cuesta Muñoz, 2005). En consecuencia, no solamente es importante contar con información acerca de los efectos de ambos disturbios sobre el número total de yemas de cada especie, sino también es necesario conocer el grado de actividad metabólica de las mismas.

Se conoce muy poco cómo responde el crecimiento radical después de fuegos con o sin pastoreo. El crecimiento y la densidad de raíces están ligadas a la absorción de nutrientes y agua (Caldwell y Richards, 1986). Los incrementos en la longitud de raíces en los sitios quemados, indican un crecimiento rápido de raíces finas durante las etapas tempranas luego de la quema (Dhillion, 1991). En un pastizal dominado por *Schizachyrium scoparium*, se encontró una mayor productividad de raíces a principios de la estación de crecimiento en los sitios quemados, respecto a los no quemados. Esta elevada tasa de crecimiento radical, provocó una disminución en la colonización por micorrizas arbusculares. Sin embargo, el porcentaje de colonización del sistema radical de dicha poácea perenne, se incrementó hacia el final de la estación de crecimiento, cuando la longitud radical disminuyó (Dhillion y Anderson, 1993).

Los hongos que forman las micorrizas arbusculares colonizan más del 85% de las plantas terrestres, y son un componente importante e integral de los ecosistemas naturales (Smith y Read, 2008). Bajo las múltiples influencias a las que están expuestos los pastizales áridos y semiáridos del sudoeste bonaerense, las hifas de los hongos micorrízicos arbusculares son fisiológicamente más efectivas para la absorción de agua y nutrientes que las raíces de las plantas (Montaño *et al.*, 2007). En suelos pobres en contenido de nutrientes, la formación de micorrizas puede ser esencial, mejorando la

absorción de agua y nutrientes de plántulas y plantas establecidas (Harley y Smith, 1983). Por lo tanto, en estos ecosistemas, las micorrizas arbusculares cumplen un rol fundamental en el crecimiento y supervivencia de las plantas y en el mantenimiento de la diversidad y productividad vegetal (Martínez García, 2011).

De todos los factores que influyen la dinámica de la comunidad de micorrizas y las asociaciones con las plantas, el fuego y el pastoreo se encuentran entre los disturbios más importantes. Se ha informado que plantas no quemadas de *N. tenuis* y *A. ambigua* tuvieron un porcentaje de colonización similar luego de ser defoliadas o no durante los estadios fenológicos vegetativo y a principios de la elongación de los entrenudos en la estación de crecimiento (Saint Pierre *et al.*, 2004c). Respecto al fuego, se podría esperar que el calor reduzca el tamaño de las poblaciones de los hongos que forman parte de la simbiosis (Wicklow Howard, 1989). Sin embargo, otros autores informaron que es improbable que el fuego afecte directamente a las micorrizas arbusculares. Esto es debido a que, aunque la temperatura en la superficie del suelo durante la quema de pastizales naturales del centro de Argentina puede superar los 300 °C (Bóo *et al.*, 1996), aproximadamente 1 cm debajo de la superficie del suelo no se producirán cambios en su temperatura debido al efecto aislante del mismo (Anderson, 1982). Entonces, la mayoría de las variaciones en la respuesta de las micorrizas entre áreas quemadas y no quemadas serían una función de las diferencias en las respuestas del crecimiento de las plantas en dichas áreas (Dhillion *et al.*, 1988). Por otra parte, el pulso de nutrientes generado luego de un fuego a principios de la estación de crecimiento, puede reducir la colonización por micorrizas arbusculares (Janos, 1980). Se han documentado reducciones en la actividad de los hongos micorrízicos asociados con las raíces de las plantas en sitios quemados comparados a otros no quemados, durante la primera estación de crecimiento luego de la quema. Sin embargo, no se hallaron diferencias durante el segundo año (Dhillion y Anderson, 1993; Ahn Heum *et al.*, 1999).

La influencia del fuego en la economía del nitrógeno de los ecosistemas ha sido ampliamente estudiada. El fuego actúa como un potente agente en la mineralización de la materia orgánica, causando la rápida transformación del nitrógeno orgánico en formas inorgánicas (Dunn *et al.*, 1979). En ecosistemas de pastizales naturales, por ejemplo, Hobbs y Schimel (1984) hallaron que las concentraciones de nitrato, nitrito y amonio

eran mayores en áreas quemadas que en no quemadas diez meses luego de la quema, debido a las mayores temperaturas del suelo después de la misma. Castelli y Lazzari (2002) hallaron que cinco días luego de una quema controlada (la temperatura de la superficie del suelo durante la quema varió entre 458 y 613°C) la concentración de nitratos se incrementó en todas las profundidades estudiadas (0-1, 1-3 y 3-5 cm desde la superficie del suelo) en áreas debajo de gramíneas perennes. Sin embargo, en un muestreo posterior que se hizo cerca de un año después, se observó una gradual disminución en la concentración de nitratos del suelo en las áreas quemadas.

Shariff *et al.* (1994) hallaron que el nitrógeno del suelo (amonio y nitrato) fue mayormente inmovilizado en los tratamientos control y pastoreo severo en un pastizal dominado por gramíneas perennes. La absorción microbiana es típicamente mayor cuando el contenido de nitrógeno de la biomasa muerta es limitante (Holland y Detling, 1990), y así es uno de los factores que determina si la biomasa microbiana del suelo mineraliza o inmoviliza nitrógeno (Pastor *et al.*, 1987). Por otra parte, Smoliak *et al.* (1972) informaron que la concentración de nitrato del suelo en el que crecieron especies de gramíneas perennes no difirió entre áreas no pastoreadas y aquellas pastoreadas a varias intensidades. Moretto y Distel (2002) demostraron que en siete de nueve diferencias significativas, la concentración de amonio y nitrato fue mayor en suelo bajo la parte aérea de la poácea palatable *P. ligularis* que bajo la parte aérea de la poácea no palatable *N. tenuíssima*.

En el presente estudio se examinaron varios parámetros importantes de la respuesta de las especies de gramíneas perennes, ante sucesivos eventos de defoliación luego de una quema controlada, en plantas experimentalmente expuestas a niveles controlados de ambos disturbios. Los experimentos se condujeron a campo en plantas de tamaño similar de *P. ligularis*, *N. tenuis* y *A. ambigua* que fueron elegidas al azar de la población de plantas de cada especie dentro de una clausura al acceso de animales domésticos. Este estudio contribuirá a explicar los factores determinantes de la capacidad competitiva, y las estrategias de resistencia al pastoreo de estas especies. Estos atributos son importantes, ya que contribuirán a entender la capacidad de dichas especies para sobrevivir, crecer y producir en sistemas tan frágiles, caracterizados por la presencia de disturbios recurrentes como el fuego y la herbivoría, y bajo las condiciones edafo-climáticas particulares del Monte argentino. La comprensión de estos

mecanismos adaptativos, contribuirá a determinar el momento apropiado para la defoliación, luego de quemas controladas, que maximice la productividad de las especies nativas estudiadas, dentro de un marco de sustentabilidad, con el fin de optimizar los sistemas de producción ganaderos.

1.2 Hipótesis

En base a los antecedentes expuestos se formularon las siguientes hipótesis de trabajo:

H1: Los componentes de producción de área foliar son menores en macollas de plantas quemadas de *P. ligularis*, *N. tenuis* y *A. ambigua* que en aquellas de plantas no quemadas ni defoliadas, durante el primer año de estudio.

H2: Las macollas de plantas defoliadas el primer y segundo año luego de la quema, tienen menores valores de las variables investigadas [(1) componentes de producción de área foliar, (2) número de yemas totales, metabólicamente activas, dormantes y muertas, (3) contenido de nitrógeno disponible del suelo, (4) densidad de longitud de raíces, (5) proliferación radical, (6) porcentaje de colonización radical por micorrizas arbusculares y (7) producción de materia seca] que las macollas de plantas no quemadas o quemadas, no defoliadas en el primer año.

H3: Los menores valores de (1) producción de materia seca total, (2) sus componentes de producción de área foliar y (3) número de yemas metabólicamente activas, se obtienen en las macollas de plantas defoliadas dos veces (vegetativo y elongación de entrenudos) después de la quema en los dos años investigados.

H4: Las macollas de plantas quemadas y sin defoliar de las tres especies tienen (1) mayores tasas relativas de crecimiento, (2) similar proliferación y densidad de longitud de raíces y (3) similares o menores porcentajes de colonización por micorrizas arbusculares que las macollas de plantas sin quemar, o quemadas y defoliadas en los distintos tratamientos de defoliación, hacia el final de la segunda estación de crecimiento.

H5: La concentración de nitrógeno disponible en el suelo es mayor debajo de plantas quemadas que de plantas no quemadas, inmediatamente luego de la quema. Sin embargo, estas diferencias entre tratamientos desaparecen posteriormente durante el segundo año luego de la quema.

H6: Las plantas de *P. ligularis* tienen (1) mayores valores para los componentes de producción de área foliar, tasas relativas de crecimiento, proliferación y densidad de longitud de raíces, y nitrógeno disponible en el suelo, y (2) valores similares en el número total de yemas metabólicamente activas, dormantes o muertas y en el porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares, que las plantas de *N. tenuis* y *A. ambigua* en todos los tratamientos y años estudiados.

1.3 Objetivos

Objetivo general:

Determinar el momento apropiado para la defoliación de las especies en estudio (*Poa ligularis*, *Nassella tenuis* y *Amelichloa ambigua*), componentes abundantes en los pastizales naturales del centro de Argentina, luego de una quema controlada, y los mecanismos responsables de la respuesta de las plantas. Estos redundarán en un mejor manejo de la vegetación y contribuirán a la conservación del recurso forrajero.

Objetivos específicos:

Determinar los efectos de la quema controlada con o sin defoliación en los estadios vegetativo, elongación de entrenudos o ambos estadios en tres especies de gramíneas perennes de diferente palatabilidad a los herbívoros domésticos (*Poa ligularis* y *Nassella tenuis*, palatables; *Amelichloa ambigua*, no palatable) sobre:

- (1) los componentes de producción de área foliar
 - (2) el número de yemas axilares totales, metabólicamente activas, dormantes o muertas
 - (3) la concentración de nitrógeno disponible del suelo
 - (4) la densidad de longitud de raíces (longitud de raíces por unidad de volumen de suelo)
 - (5) la proliferación radical
 - (6) el porcentaje de colonización del sistema radical por micorrizas arbusculares
- y,
- (7) la producción de materia seca, durante 2 años sucesivos.

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo durante los años 2011 y 2012 en una clausura de 15 años al acceso de herbívoros domésticos ubicada en la Chacra Experimental Patagones, en el Sudoeste de la Provincia de Buenos Aires ($40^{\circ} 39' 49,7''$ S, $62^{\circ} 53' 6,4''$ O; 40 m snm; Fig. 2.1 y 2.2), dentro de la Provincia Fitogeográfica del Monte (Cabrera, 1976).

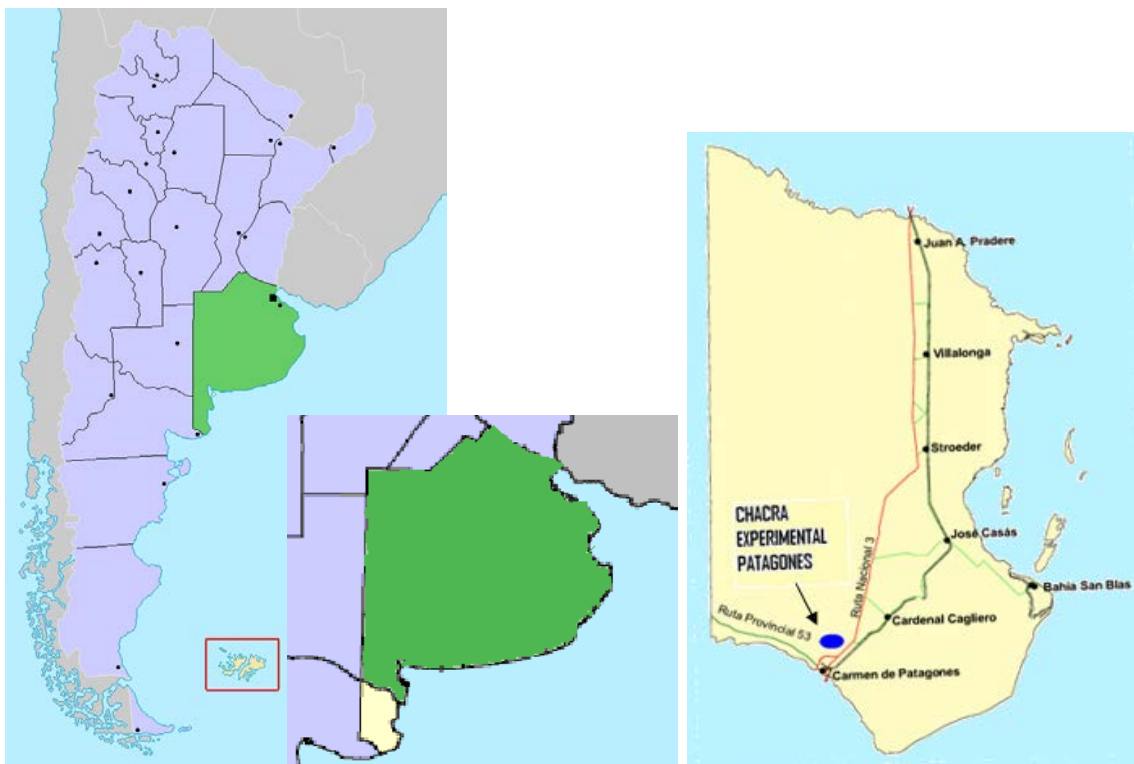


Figura 2.1. Ubicación geográfica del sitio de estudio: Chacra Experimental Patagones, perteneciente al Ministerio de Asuntos Agrarios de la provincia de Buenos Aires.

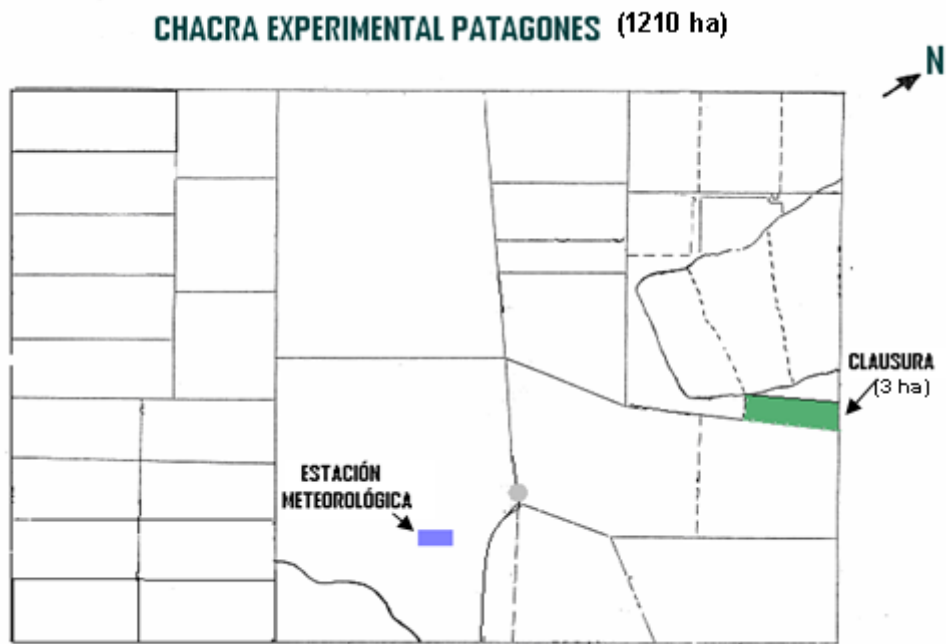


Figura 2.2. Ubicación de la clausura donde se efectuó el trabajo en un mapa de la Chacra Experimental Patagones.

2.1 Clima

El clima es templado semiárido, con precipitaciones concentradas en verano y otoño. La precipitación promedio anual, para el período 1981-2012 fue de 421 mm., con valores máximos y mínimos de 877 mm. (1984) y 196 mm. (2009), respectivamente (Ing. Montenegro, Chacra Experimental Patagones, Ministerio de Asuntos Agrarios de la Provincia de Bs. As., comunicación personal). Las precipitaciones, temperaturas del aire y suelo y humedad relativa (Fig. 2.3), fueron provistas por una estación meteorológica automática ubicada a 1 km de la clausura. Los valores de precipitación para los años 2011 y 2012 fueron de 444 mm y 513 mm, respectivamente.

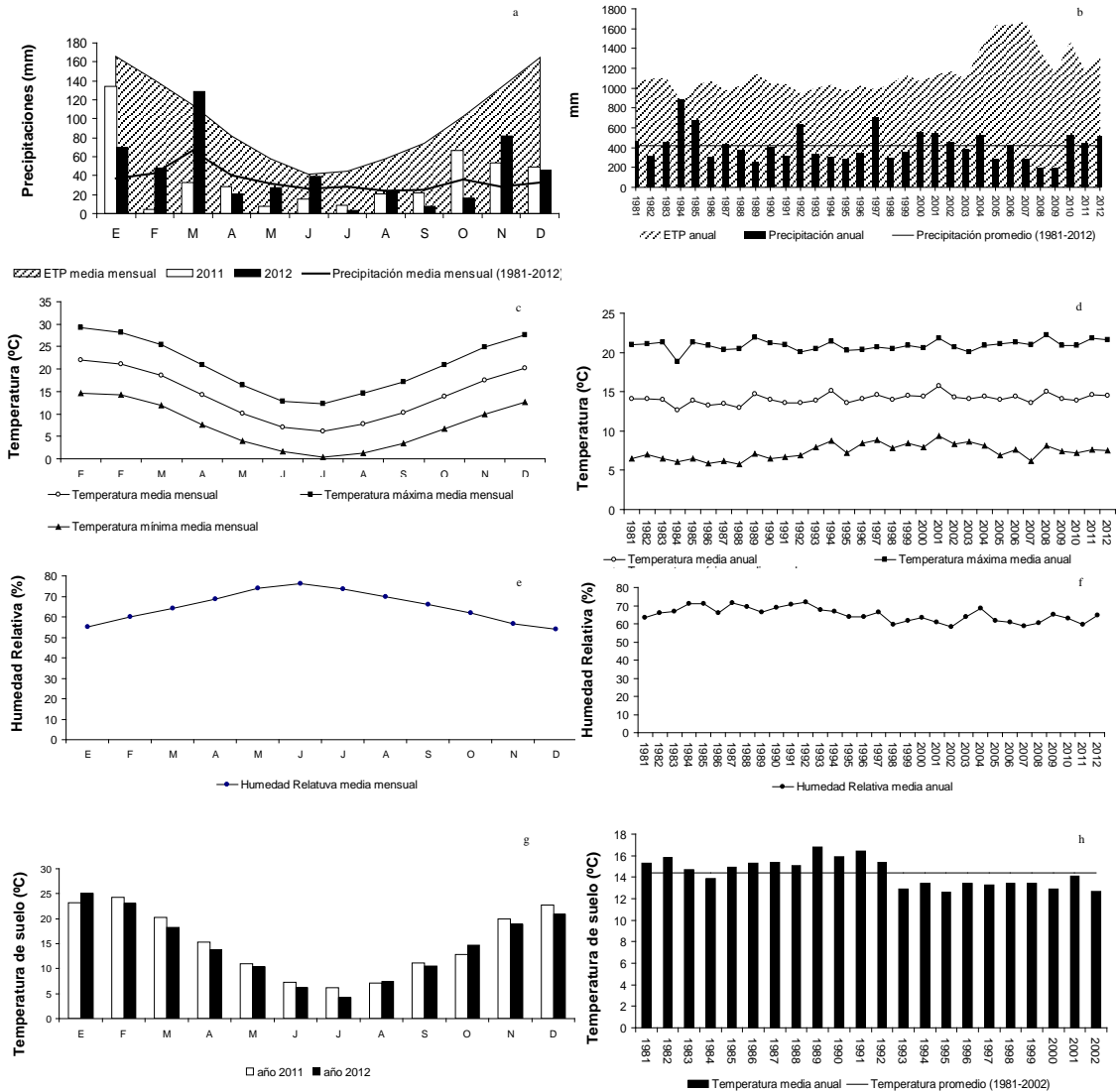


Figura 2.3. Datos registrados por la estación meteorológica de la Chacra Experimental Patagones de: (a) precipitación y evapotranspiración media mensual, (b) precipitación y evapotranspiración media anual, (c) temperatura del aire máxima, mínima y media mensual, (d) temperatura del aire máxima, mínima y media anual, (e) humedad relativa media mensual, (f) humedad relativa media anual, (g) temperatura del suelo media mensual y (h) temperatura del suelo media anual. Los valores graficados en (a), (b), (c), (d), (e) y (f) corresponden al período 1981-2012. El gráfico (g) corresponde a los años estudiados (2011 y 2012) y el (h) al período 1981-2002.

2.2 Suelo

El paisaje de la región comprende vastas llanuras con ondulaciones bien marcadas y microdepresiones aisladas. Los materiales originarios de los suelos predominantes son arenas finas, transportadas por el viento y depositadas sobre tosca, y rodados líticos o materiales limo-arenosos más antiguos, débilmente consolidados (INTA-CIRN, 1989). En la Chacra Experimental de Patagones el suelo fue clasificado como Haplocalcid típico (Nilda Mabel Amiotti, Dpto. de Agronomía UNSur, comunicación personal). El pH promedio es 7 y el perfil no presenta limitantes de profundidad. En la tabla 2.1 se presentan algunas características del perfil del suelo en el área de estudio.

Tabla 2.1. Características del perfil de suelo de la clausura en donde se llevó a cabo el estudio (Tomado de Saint Pierre, 2001).

HORIZONTE	A		Bw	Bck	Ck
Características	Pardo (10 YR 5/3) y pardo grisáceo oscuro (10 YR 4/2); franco arenoso; masivo que rompe a laminar grueso; duro; sin reacción al HCl 10%; raíces escasas; claro y plano.		Pardo amarillento oscuro (10 YR 4/4) y pardo a pardo oscuro (10 YR 4/3); franco arcilloso; bloques subangulares, medios y finos, moderados; ligeramente duro a duro; ligera reacción al HCl 10% en la base; raíces escasas; gradual y plano.	Pardo claro (10 YR 6/3) y pardo (10 YR 5/3); franco arcilloso; bloques subangulares, medios, moderados a débiles; duro; fuerte reacción al HCl 10%, raíces escasas; gradual y plano.	Pardo muy claro (10 YR 7/3) y pardo amarillento (10 YR 5/4); franco arcilloso; bloques subangulares medios y gruesos, débiles; blando; fuerte reacción al HCl 10%, raíces muy escasas.
Profundidad	0-20 cm		20-28 cm	28-43 cm	43 a+ cm
%arcilla	A (0-3 cm)	A (3-20 cm)			
	25,94	28,77	38,28	17,54	24,38
%limo (2-20 μ)	9,56	8,23	5,22	10,21	10,62
%limo (2-50 μ)	7,88	6,73	7,99	16,88	9,31

% arena	56,62	56,27	48,52	55,37	55,70
textura	Franco arcillo arenosa	Franco arcillo arenosa	Arcillo arenoso	Franco arenoso	Franco arcillo arenoso
% N total	0,076	0,052	0,053	0,112	0,123
Pextractable (ppm)	28,7	9,9	9,8	5,3	4,0

2.3 Vegetación

La comunidad vegetal se caracteriza por un estrato arbustivo abierto que incluye especies herbáceas de diferente calidad para la producción de ganado (Giorgetti *et al.*, 1997). *Nassella longiglumis* y *Poa ligularis* son gramíneas perennes C₃ deseables y dominantes en la comunidad en áreas clausuradas al pastoreo por varios años. Bajo pastoreo moderado y continuo, estas especies son reemplazadas por otras gramíneas C₃ deseables, como por ejemplo *Nassella tenuis* y *Piptochaetium napostaense*. Es común encontrar otras gramíneas perennes deseables como *Bromus catharticus*, *Jarava neaei*, *Jarava plumosa*, *Pappophorum vaginatum*, y *Sporobolus cryptandrus*. También se encuentran especies de palatabilidad intermedia como *Pappostipa speciosa*, *Melica bonariensis*, *Aristida pallens*, *A. spegazzinii* y *A. trachyantha*. Bajo pastoreo continuo y alta carga animal, las especies deseables son reemplazadas por especies no preferidas (indeseables) por el ganado vacuno, como por ejemplo *Amelichloa ambigua*, *N. trichotoma* y *A. brachychaeta* (Cano, 1988; Giorgetti *et al.*, 1997). Asimismo, la baja frecuencia o falta de fuegos, conjuntamente con el pastoreo continuo y severo, la disponibilidad de propágulos de especies arbustivas y condiciones que favorecen el establecimiento de plántulas de especies arbustivas, contribuyen al reemplazo de las especies deseables por especies anuales como *Bromus mollis*, *Medicago minima* y *Erodium cicutarium*, y especies arbustivas tales como *Geoffroea decorticans*, *Brachyclados lycioides*, *Condalia microphylla*, *Chuquiraga erinacea*, *Larrea divaricata*, *Schinus fasciculatus*, *Lycium chilense*, *Prosopidastrum globosum* y *Prosopis alpataco*. En la zona excluida al pastoreo en la cual se realizó este estudio predominan las especies herbáceas, encontrándose plantas leñosas aisladas (Fig. 2.4).



Figura 2.4. Fotografía de la clausura en donde se realizó el estudio.

2.4 Caracterización de las especies en estudio

Poa ligularis Nees ex Steudel (coirón poa): perteneciente a la familia de las POACEAS, dioica, perenne cespitosa, con tallos finos de 30 a 70 cm de altura y hojas en su mayoría basales. Posee vainas blanquecinas en su parte inferior, lígula membranosa de 5 a 10 mm y láminas filiformes, de 10 a 20 cm de largo. De ciclo otoño-inverno-primaveral: rebrota en marzo – abril, vegeta en invierno, florece a mediados de octubre, y fructifica y disemina a fines de primavera y principio de verano. Presenta panojas densas, siendo las femeninas más abultadas que las masculinas (Fig. 2.5). Es una especie de alto valor forrajero, dominante en áreas excluidas al pastoreo y co-dominante en pastizales bien manejados. Crece en suelos franco-arenosos. Su distribución es muy amplia. En Argentina se encuentra desde Santa Fe hasta el sur de la Patagonia y desde los Andes hasta el Atlántico (Cano, 1988; Giorgetti *et al.*, 1997).

Nassella tenuis (Phil.) Barkworth (flechilla fina): perteneciente a la familia de las POACEAS, perenne débilmente cespitosa, con tallos finos, de 10 a 50 cm de altura. Posee láminas planas, cortas, con cierta pilosidad y lígula membranosa, pequeña, con largos pelos a los costados. De ciclo otoño-inverno-primaveral: rebrota en marzo – abril, vegeta en invierno, florece y fructifica en noviembre - diciembre. Presenta panojas erectas, de 10 a 20 cm de largo, con antecios castaños y aristas largas, formando dos ángulos sucesivos (Fig. 2.6). Es una especie de alto valor forrajero, dominante bajo

pastoreo moderado. Crece en suelos arenoso-francos o francos. Se encuentra desde el centro al sur de Argentina, y desde los Andes hasta la costa Atlántica (Cano, 1988).



Figura 2.5. Fotografía de una planta de *Poa ligularis* ubicada en el sitio de estudio.



Figura 2.6. Fotografía de una planta de *Nassella tenuis* ubicada en el sitio de estudio.

Amelichloa ambigua (Speg.) Arriaga y Barkworth (paja vizcachera): perteneciente a la familia de las POACEAS, perenne cespitosa, erecta, forma matas grandes. Cañas glabras, finas, erectas, de 50 a 100 cm de altura. Posee vainas pajizas, glabras, lígula membrano-ciliada y láminas plegadas muy punzantes (Fig. 2.7a). De ciclo otoño-inverno-primaveral: rebrota en otoño, vegeta en invierno, florece y fructifica a principios de verano. Presenta panojas angostas, de 15 a 25 cm de largo, con antecios densamente pilosos, y frutos cleistógamos en las bases de las cañas (Fig. 2.7b y c). Es una especie de bajo a nulo valor forrajero, dominante en áreas sobrepastoreadas. La contribución de esta especie a la producción del estrato herbáceo se incrementa en potreros mal manejados, ya que es despuntada por el ganado doméstico solamente cuando no hay un forraje mejor (Giorgetti *et al.*, 1997). Crece en suelos arenoso-francos y franco-arenosos. Se distribuye en el centro y sur de Argentina (Cano, 1988).



Figura 2.7. Fotografía de (a) una planta de *Amelichloa ambigua* ubicada en el sitio de estudio y (b y c) los frutos cleistógamos ubicados en las bases de las cañas.

DISEÑO EXPERIMENTAL - TRATAMIENTOS

3.1 Diseño experimental

Se siguió un diseño completamente aleatorizado con réplicas balanceadas ($n=6$). Se analizaron como factores las especies, los tratamientos y las fechas de muestreo.

Dentro del área de estudio se seleccionaron 48 parches de vegetación de 1 m^2 aproximadamente para cada una de las 3 especies en estudio [*P. ligularis*, *N. tenuis* y *A. ambigua*]; 48×3 especies = 144 parches]. Cada parche de vegetación conteniendo al menos 6 plantas de alguna de las especies en estudio constituyó una unidad experimental (Fig. 3.1). De los 144 parches, 126 fueron quemados y 1) no defoliados o 2) defoliados el primer, segundo año o los dos años de estudio luego de la quema. Los 18 parches restantes permanecieron sin quemar y sin defoliar utilizándose como control.

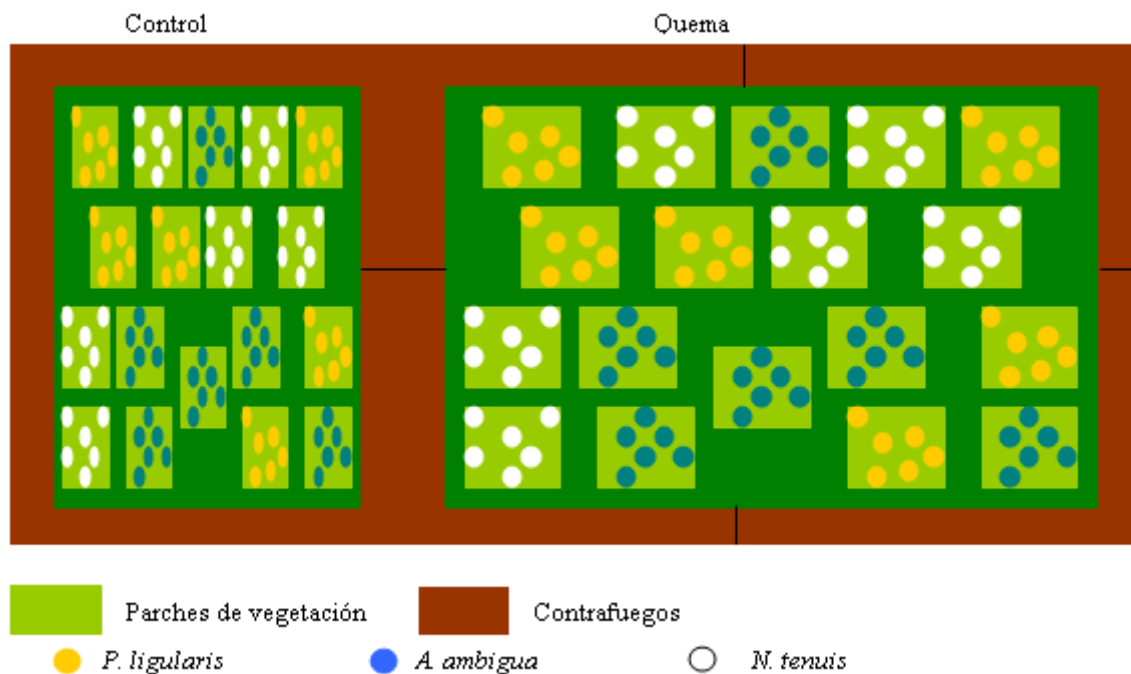


Figura 3.1. Diagrama esquemático del diseño experimental empleado.

3.2 Tratamientos

Cada tratamiento se estableció por una combinación de quema (Q), sin (ND) o con defoliación en los estadios vegetativo (DV), elongación de entrenudos (DE) o ambos estadios (D V+E), durante el primer, segundo año o ambos años de estudio. Parches de vegetación no quemados (NQ) ni defoliados fueron utilizados como control (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Detalle de los tratamientos aplicados a los parches (n=6) para cada especie.

TRATAMIENTOS		1° AÑO	2° AÑO
1 (control)	NQ	ND	ND
2	Q	ND	ND
3	Q	ND	D V
4	Q	ND	D E
5	Q	ND	D (V + E)
6	Q	D V	D V
7	Q	D E	D E
8	Q	D (V + E)	D (V + E)

3.2.1 Quema controlada

En la región estudiada, las quemas controladas se realizan generalmente a fines de verano-principios de otoño, con la finalidad de favorecer a las especies otoño-inverno-primaverales. La quema experimental controlada se efectuó el 23 de marzo de 2011 en un área que incluyó un total de 126 parches (Fig. 3.2). Las condiciones climáticas promedio entre el inicio y el fin (12:30 – 13:00 h) de la quema fueron: 21,8 - 22,4 °C de temperatura, 28% de humedad relativa, velocidad del viento de 19,3 - 20 km/h con dirección NO – ONO.



Figura 3.2. Fotografía de los parches de vegetación durante y después de la quema.

Las temperaturas durante la quema fueron medidas a intervalos de 1 segundo con 8 termocuplas tipo K (chromel-alumel) ubicadas a nivel de la superficie del suelo en áreas con diferente acumulación de combustible fino (alta, intermedia o baja) (Bóo *et al.*, 1996). Las temperaturas se registraron conectando las termocuplas a un datalogger Campbell 21 XL que fue enterrado aproximadamente a un metro de profundidad, alcanzándose un máximo de 560 °C (Fig. 3.3 y 3.4).

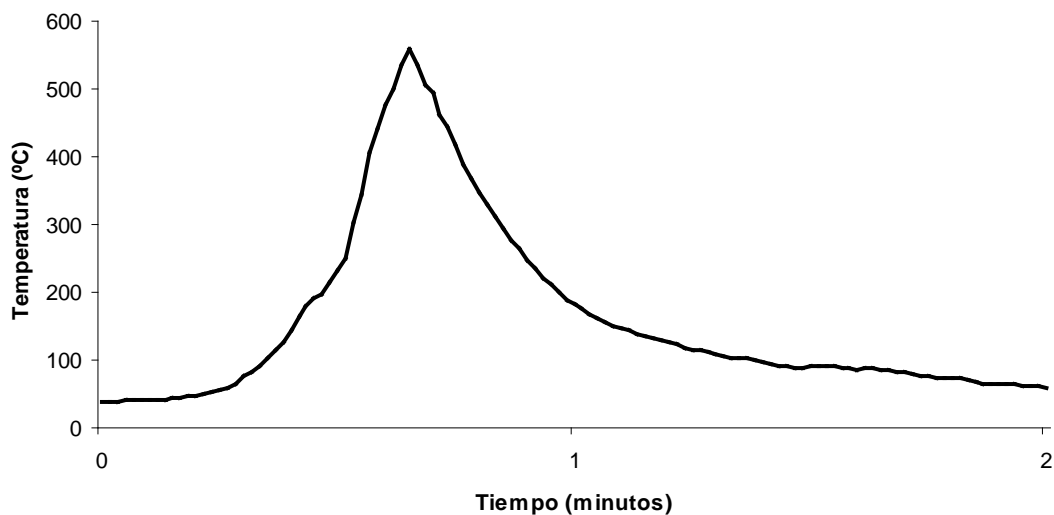


Figura 3.3. Curva de temperaturas alcanzadas durante la quema. Cada dato es un promedio de n=8 termocuplas.



Figura 3.4. Fotografías del datalogger conectado a las termocuplas tipo K, empleados para el registro de las temperaturas de la quema.

Previo a la quema se determinaron el contenido de humedad del suelo (promedio \pm 1EE, $n= 5\pm 0,4\%$, 14) por gravimetría y la cantidad de combustible fino (material vegetal sobre la superficie del suelo, incluyendo broza, de diámetro menor o igual a 3 mm). Este material fue recolectado utilizando 10 parcelas de 1m². Se secó a estufa y se pesó (72 h a 72 °C) obteniéndose un total de 3887,6 kg MS/ha con (promedio \pm 1EE, $n= 9,1\pm 1,5\%$, 10) de humedad.

3.2.2 Tratamientos de defoliación

Las defoliaciones se efectuaron a 5 cm de altura desde el nivel del suelo en los estados fenológicos vegetativo (15/08/2011 y 06/05/2012), durante la elongación de los entrenudos (14/10/2011 y 14/09/2012) o en ambos estadios. Al finalizar cada ciclo de crecimiento (06/01/2012 y 20/12/2012) las plantas fueron defoliadas nuevamente a 5 cm de altura para obtener la producción de biomasa total. Luego de las defoliaciones, el material vegetal fue secado en estufa a 72°C durante 72 h y pesado.

Las plantas vecinas a la planta sobre la cual se efectuaron las mediciones, que también fueron quemadas, se cortaron del mismo modo que las plantas en estudio, para proveer un ambiente competitivo uniforme.

DEMOGRAFÍA Y CRECIMIENTO DE MACOLLAS

4.1 Introducción

La remoción de la superficie fotosintética por disturbios tales como el fuego y/o la defoliación afecta el crecimiento de las gramíneas perennes (Briske y Richards, 1995; Peláez *et al.*, 2003). El número y tamaño de las hojas, la altura de las macollas, la producción de macollas hijas, el número de macollas por planta y las tasas relativas de crecimiento, son los componentes más importantes del mismo que contribuyen al restablecimiento de la superficie fotosintética, y determinan la productividad potencial de las plantas luego de un disturbio (Anslow, 1966; Fitter y Hay, 1983; Murphy y Briske, 1992; Becker *et al.*, 1997). Por lo tanto, si la quema y/o la defoliación provocaran un efecto negativo sobre uno o más de estos componentes del crecimiento, el restablecimiento del material fotosintético podría verse limitado (Busso y Richards, 1995; Becker *et al.*, 1997; Peláez *et al.*, 2011). Si bien existen similitudes en la respuesta de las plantas a la herbivoría y al fuego (Scanlan, 1983; Peláez *et al.*, 2003), los efectos del fuego muchas veces pueden ser opuestos y mayores a los de la herbivoría (Bond y van Wilgen, 1996; Carilla *et al.*, 2011).

La respuesta de las gramíneas al fuego es el resultado de interacciones entre las características intrínsecas del fuego, los atributos de supervivencia de las plantas y los procesos que ocurren luego del fuego, tales como las condiciones climáticas, la herbivoría y la competencia. Por lo tanto, una planta que sobrevive a un fuego puede sufrir daños letales en otro fuego (Peláez *et al.*, 2011). La eliminación de la cobertura aérea vegetal por el fuego, actúa indirectamente sobre el establecimiento, crecimiento y supervivencia de las plantas, reduciendo la competencia e incrementando la penetración de la luz en la superficie del suelo (Frost y Robertson, 1985). El calor y el humo generado durante una quema pueden estimular la germinación de las semillas enterradas en el suelo (Keeley y Fotheringham, 1997), pero también pueden matar otras semillas y diversas plántulas (San José y Farinas, 1983; Hassan y West, 1986; Hoffman, 1996; Gignoux *et al.*, 1997). Se ha informado que los daños ocasionados por el fuego pueden

ser mayores si éste ocurre durante el período de crecimiento activo de las plantas (Lacey *et al.*, 1982). Si a esto le sumamos pastoreos tempranos e intensos durante el primer año post-quema, se pueden ocasionar daños considerables y algunas veces hasta causar la muerte de plantas de algunas especies de gramíneas perennes (Wright y Klemmedson, 1965).

Se ha demostrado que el fuego mejora el valor nutritivo de especies no deseables aproximadamente durante los dos o tres meses y hasta un año luego de la quema (Hughes, 1970; White y Terry, 1979; Yapur *et al.*, 2002; Rabotnikof *et al.*, 2005). Esto permitiría el aprovechamiento del rebrote de estas especies, las que de otra manera, no estarían disponibles para su consumo por el ganado doméstico (Fontana *et al.*, 2007). La realización de quemas controladas durante el estado de reposo de las especies ha reducido hasta en un 30-40% el vigor de las gramíneas perennes, ocasionando divisiones de matas, hojas más cortas respecto a las plantas sin quemar y poca producción de inflorescencias en el año siguiente a dichas quemas (Pechanec *et al.*, 1954). Contrariamente, otros estudios han revelado que las quemas prescriptas estimulan el desarrollo de tallos reproductivos a expensas de la producción de forraje (White y Terry, 1979), debido a la diferenciación de las yemas de crecimiento luego del fuego (Coutinho, 1979). Sin embargo, se ha encontrado que las especies de floración intermedia y tardía, pueden no ser estimuladas en su floración por el fuego (Coutinho, 1976), y que probablemente éste no reduzca el crecimiento vegetativo de estas especies (San José y Medina, 1975). Estos resultados contradictorios sugieren que el efecto del fuego puede ser distinto en especies con distintos ciclos fenológicos (Canales y Silva, 1987).

El impacto de la defoliación sobre el crecimiento de las gramíneas perennes depende principalmente de (1) las características propias de la defoliación (ejemplo: intensidad, frecuencia, tipo de herbívoro: Hilbert *et al.*, 1981; Briske y Richards, 1995) y (2) las condiciones ambientales y del estado de desarrollo de las plantas al momento de la defoliación (Richards, 1993). La edad, el número y el tipo de tejidos removidos también influyen en la velocidad de recuperación (ejemplo: meristemas intercalares, apicales, yemas axilares: Gold y Caldwell, 1989; Briske, 1991; Korner, 1991; Briske y Richards, 1995). Esto está estrechamente relacionado al estado fenológico en el que se encuentran las plantas al momento de la defoliación (Olson y Richards, 1988a). El

crecimiento más rápido ocurre a partir de los meristemas intercalares, y luego desde los meristemas apicales. El crecimiento es más lento cuando el restablecimiento de la superficie fotosintética depende de la activación y subsiguiente crecimiento de las yemas axilares (Briske y Richards, 1995). Una rápida tasa de crecimiento luego de la defoliación, le permite a las plantas restablecer rápidamente el balance raíz/tallo, obtener una mayor proporción de recursos disponibles del suelo, y mantener relaciones competitivas con sus vecinos (Briske y Richards, 1995; Busso y Richards, 1995).

La velocidad de rebrote luego de una defoliación puede diferir entre las distintas especies de gramíneas cuando las plantas son defoliadas bajo condiciones bióticas y abióticas similares (Cox *et al.*, 1992). La producción de macollas hijas no sólo aumenta la densidad de macollas en las plantas, sino que también contribuye al incremento del banco de yemas axilares y a la ganancia de carbono inmediata, ya que son fotosintéticamente activas al momento en que las macollas progenitoras alcanzaron la senescencia (Atkinson, 1986; Olson y Richards, 1988a, b). Las especies de gramíneas tolerantes a la defoliación se caracterizan por restablecer rápidamente el material fotosintético luego de la misma, a través de la producción de un mayor número de macollas hijas y de un crecimiento más rápido del material vegetal remanente que las especies menos tolerantes (Caldwell, *et al.*, 1981; Richards *et al.*, 1988; Busso y Richards, 1995).

Luego de una quema, el pastoreo debe realizarse en el momento apropiado, a fin de no afectar la supervivencia, el crecimiento y el potencial productivo de las gramíneas deseables. Se ha documentado que las plantas cortadas de *A. ambigua* tienen mayor contenido de proteína bruta y menores niveles de lignina que las plantas sin defoliar (Fernández Mayer *et al.*, 2010). La combinación de la quema y el pastoreo luego de la misma, puede tener efectos dañinos sobre la vegetación natural, dependiendo del momento en que la misma es defoliada (Jirik y Bunting, 1994). Por ejemplo, Bogen *et al.* (2003) observaron que al final del primer ciclo de crecimiento, la quema tuvo poco efecto sobre la producción de macollas en plantas de *Festuca campestris*. Sin embargo, el estado fenológico en el que ocurrió la defoliación luego de la quema, alteró marcadamente el macollaje en dicha especie. Así, las plantas que fueron defoliadas durante el desarrollo de la inflorescencia produjeron un menor número de macollas que aquellas defoliadas en estado vegetativo o de reposo. Esta mayor vulnerabilidad ante un

evento de defoliación durante el desarrollo de las inflorescencias, podría deberse a la asignación preferencial de recursos hacia la producción de semillas (Branson, 1953).

Existe gran variabilidad de resultados en la bibliografía respecto de la respuesta de distintas especies de gramíneas perennes, a eventos de defoliación luego de una quema. Gran parte de esa variación está dada por las características intrínsecas de ambos disturbios, muchas veces no medidas o no informadas, y su efecto diferencial en cada ambiente. De aquí la importancia de efectuar nuevas investigaciones que permitan evaluar la supervivencia y el crecimiento de la vegetación luego que la misma ha sido defoliada después de una quema bajo condiciones controladas de dichos disturbios, y bajo las características edafo-climáticas particulares del Monte del sudoeste bonaerense argentino.

En este capítulo se evaluó el efecto de distintas combinaciones de quema con o sin defoliación en los estadios fenológicos vegetativo, elongación de entrenudos o ambos estadios, durante el primer o segundo año de estudio, sobre los componentes del crecimiento de plantas de *P. ligularis*, *N. tenuis* y *A. ambigua*. Parches de vegetación no quemados ni defoliados se utilizaron como control. Las hipótesis de trabajo fueron que (1) los componentes de producción de área foliar son menores en macollas de plantas quemadas que en aquellas de plantas no quemadas ni defoliadas, durante el primer año de estudio; (2) los menores valores de los componentes de producción de área foliar se obtienen en las macollas de plantas defoliadas dos veces (vegetativo y elongación de entrenudos) luego de la quema, al cabo de los dos años evaluados; (3) las macollas de plantas quemadas y sin defoliar de las tres especies, tienen mayores tasas relativas de crecimiento que las macollas de plantas sin quemar, o quemadas y defoliadas en los distintos tratamientos de defoliación, hacia el final de la segunda estación de crecimiento; (4) las plantas de *P. ligularis* tienen mayores valores para los componentes de producción de área foliar y tasas relativas de crecimiento, que las plantas de *N. tenuis* y *A. ambigua* en todos los tratamientos y años estudiados.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Mediciones

Las mediciones se realizaron los días 25/05/11, 22/09/11, 29/12/11, 12/06/12 y 02/11/12 en plantas quemadas y sin quemar (control). Al momento del rebrote de las plantas quemadas, se seleccionaron 144 plantas (6 plantas/tratamiento x 8 tratamientos/especie x 3 especies). En cada planta se marcó una macolla de posición intermedia (entre centro y periferia) con un anillo de cable en su base (Fig. 4.1). Se determinaron a nivel de planta: (a) la circunferencia, a fin de obtener el área basal, (b) el número de macollas verdes y totales, (c) el número de macollas reproductivas y (d) la altura. Además, se cuantificaron a nivel de macolla: (e) el número total de hojas (verdes + secas), (f) la longitud total de hojas (láminas + vainas, verdes + secas), (g) el número de macollas hijas por macolla progenitora y (h) la fenología. La altura se midió desde la superficie del suelo hasta la porción más distal de la hoja más larga, sosteniendo la lámina verticalmente (Busso y Richards, 1995). Los estadios fenológicos considerados fueron: (a) vegetativo, (b) elongación de entrenudos, (c) panoja envainada, (d) floración (anthesis), (e) fructificación, (f) dispersión de semillas, (g) muerte y (h) dormición.



Figura 4.1. Fotografía de una planta de *Poa ligularis* (a) quemada y (b) no quemada en el sitio de estudio. En la parte inferior se observa marcada con cable plástico la macolla empleada en las mediciones de crecimiento y fenología.

Con los datos de longitud total de hoja se calcularon: (1) la relación entre longitud total verde / longitud total seca y (2) las tasas relativas de crecimiento (TRC) para cada especie y tratamiento según la siguiente fórmula:

$$\text{TRC} = (\ln X_{t+1} - \ln X_t) / \Delta t,$$

donde X es la variable medida, t+1 representa la fecha inmediatamente posterior a t (días) y Δt es el intervalo de tiempo entre dos mediciones consecutivas (Hilbert *et al*, 1981).

Debido a que las plantas tuvieron un área basal diferente, algunas variables se debieron expresar por unidad de superficie (cm^2) con propósitos comparativos.

4.2.2 Análisis estadísticos

Los datos se analizaron con el software estadístico INFOSTAT (Di Rienzo *et al*, 2013). Previo al análisis todas las variables fueron transformadas con $\sqrt{(x+1)}$, a excepción del área basal y las tasas relativas de crecimiento que se transformaron con $\ln(x)$, a fin de cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad (Sokal y Rohlf, 1984). En las figuras y tablas se presentan los valores sin transformar. Las variables se analizaron con ANOVA trifactorial tomándose como factores las especies, los tratamientos y las fechas de muestreo. Debido a que los datos corresponden a medidas repetidas, se emplearon modelos lineales mixtos con diferentes estructuras de correlación según la variable considerada. Para el análisis del área basal, número de macollas verdes y totales, número total de hojas y las tasas relativas de crecimiento, se empleó un modelo con una matriz de varianzas y co-varianzas sin estructura y varianzas residuales heterocedásticas. En el caso de la altura, número de macollas reproductivas, número de macollas hijas por macolla progenitora y longitud total de hoja se utilizó un modelo autorregresivo de orden 1 y varianzas residuales heterocedásticas. El análisis de las TRC para el período completo de estudio se realizó con ANOVA bifactorial, tomándose como factores los tratamientos y las especies. La comparación de medias se realizó mediante el test de Fisher (LSD) protegido, con un nivel de significación del 0,05.

4.3 Resultados

4.3.1 Área basal

Se detectaron interacciones significativas ($p \leq 0,05$) entre fechas y especies y entre fechas y tratamientos. Durante todo el estudio, *P. ligularis* presentó mayor ($p \leq 0,05$) área basal que *A. ambigua*, y ésta mayor ($p \leq 0,05$) que *N. tenuis* (Fig. 4.2). Además, *A. ambigua* y *N. tenuis* exhibieron un incremento significativo ($p \leq 0,05$) de su área basal en las últimas fechas de muestreo; mientras que, las plantas de *P. ligularis* tuvieron valores similares ($p > 0,05$) durante los dos ciclos de crecimiento (Fig. 4.2).

Por otra parte, las plantas expuestas a los tratamientos T2, T5, T7 y T8 exhibieron valores similares ($p > 0,05$) a lo largo del tiempo; mientras que, las plantas control y los tratamientos T3, T4 y T6 mostraron un incremento ($p \leq 0,05$) en el área basal al final del segundo ciclo de crecimiento (Fig. 4.3). Además, el control presentó los menores ($p \leq 0,05$) valores de área basal en todas las fechas; mientras que, T5 (fechas 2, 3 y 4), T6 (fechas 4 y 5) y T8 (fechas 1 y 3), presentaron los valores más elevados ($p \leq 0,05$; Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Área basal (cm^2) de plantas control y aquellas expuestas a tratamientos (T) de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1) en las distintas fechas de muestreo. Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de $n=18$. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos.

	25/05/11	22/09/11	29/12/11	12/06/12	02/11/12
Control	78,18 \pm 14,94a	77,38 \pm 14,29a	61,3 \pm 12,82a	81,32 \pm 15,31a	88,19 \pm 17,83a
T2	102,61 \pm 14,94abc	103,84 \pm 14,29ab	104,28 \pm 12,82bc	110,15 \pm 15,31bc	104,39 \pm 17,83ab
T3	87,19 \pm 14,94ab	90,93 \pm 14,29ab	101,69 \pm 12,82bc	111,9 \pm 15,31bc	122,34 \pm 17,83abc
T4	101,05 \pm 14,94abc	100,79 \pm 14,29ab	103,84 \pm 12,82bc	107,47 \pm 15,31abc	121 \pm 17,83bc
T5	128,07 \pm 14,94bc	129,97 \pm 14,29c	143,21 \pm 12,82c	163,13 \pm 15,31c	134,86 \pm 17,83abc
T6	128,38 \pm 14,94bc	110,82 \pm 14,29ab	130,29 \pm 12,82bc	161,94 \pm 15,31c	163,01 \pm 17,83c
T7	101,65 \pm 14,94ab	101,95 \pm 14,29ab	86,06 \pm 12,82ab	92,29 \pm 15,31ab	95,95 \pm 17,83a
T8	128,94 \pm 14,94c	130,27 \pm 14,29bc	126,53 \pm 12,82c	124,7 \pm 15,31bc	149,76 \pm 17,83bc

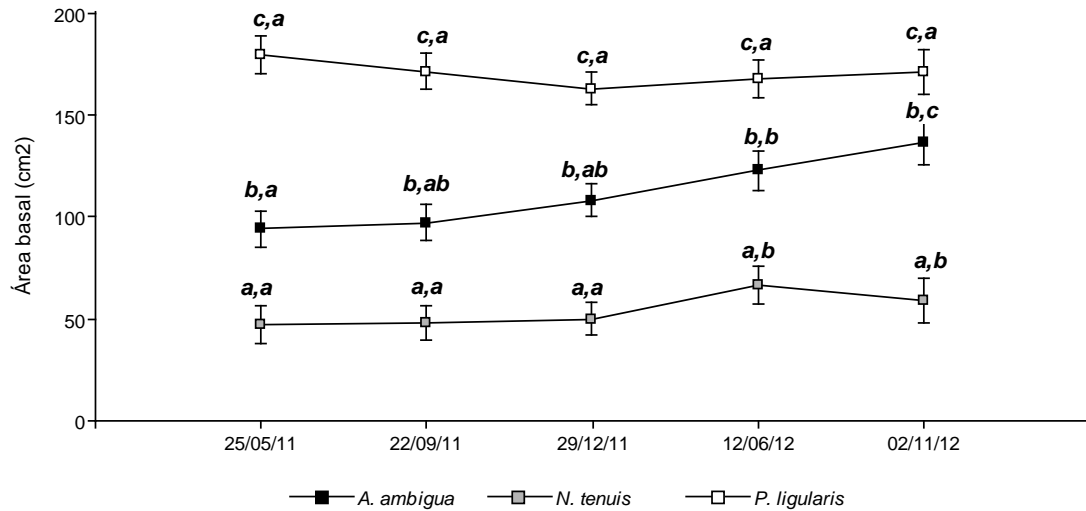


Figura 4.2. Variación del área basal (cm^2) de plantas de *P. ligularis*, *A. ambigua* y *N. tenuis* a lo largo de dos ciclos de crecimiento. Cada dato es el promedio ± 1 error estándar de $n=48$. Letras distintas delante de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies, dentro de cada fecha de muestreo. Letras distintas detrás de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre fechas de muestreo, dentro de cada especie.

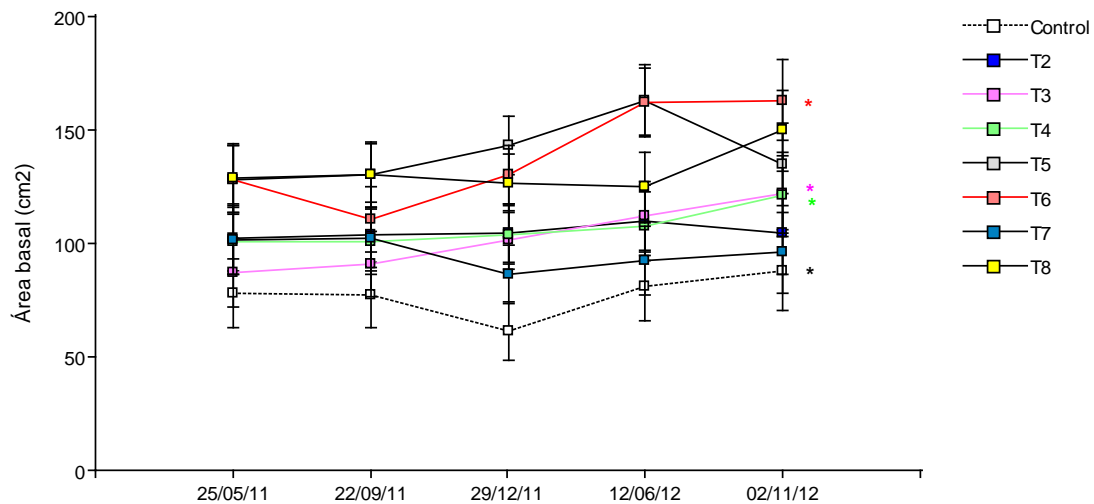


Figura 4.3. Variación del área basal (cm^2) de plantas de *P. ligularis*, *A. ambigua* y *N. tenuis* expuestas o no a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1) a lo largo de dos ciclos de crecimiento. Cada dato es el promedio ± 1 error estándar de $n=18$. Los asteriscos representan un incremento significativo ($p \leq 0,05$) de la variable en la última fecha. Los colores de los asteriscos equivalen a los colores de los tratamientos.

4.3.2 Número de macollas totales (verdes + secas) /planta

No se encontró ($p>0,05$) efecto de tratamiento en el número de macollas/planta. Las especies tuvieron un comportamiento diferencial ($p\leq 0,05$) entre fechas de muestreo (Fig. 4.4). Todas las especies experimentaron un incremento ($p\leq 0,05$) en el número de macollas/planta desde el inicio hasta el final del estudio. Durante el período de estudio, las plantas de *P. ligularis* presentaron mayor ($p\leq 0,05$) número de macollas que *N. tenuis* y *A. ambigua*. Además, en la primera fecha de muestreo, *N. tenuis* produjo mayor ($p\leq 0,05$) número de macollas que *A. ambigua*, mientras que en la última, las plantas de *A. ambigua* exhibieron una mayor ($p\leq 0,05$) cantidad que *N. tenuis*. En las fechas intermedias no se registraron diferencias ($p>0,05$) entre estas especies (Fig.4.4).

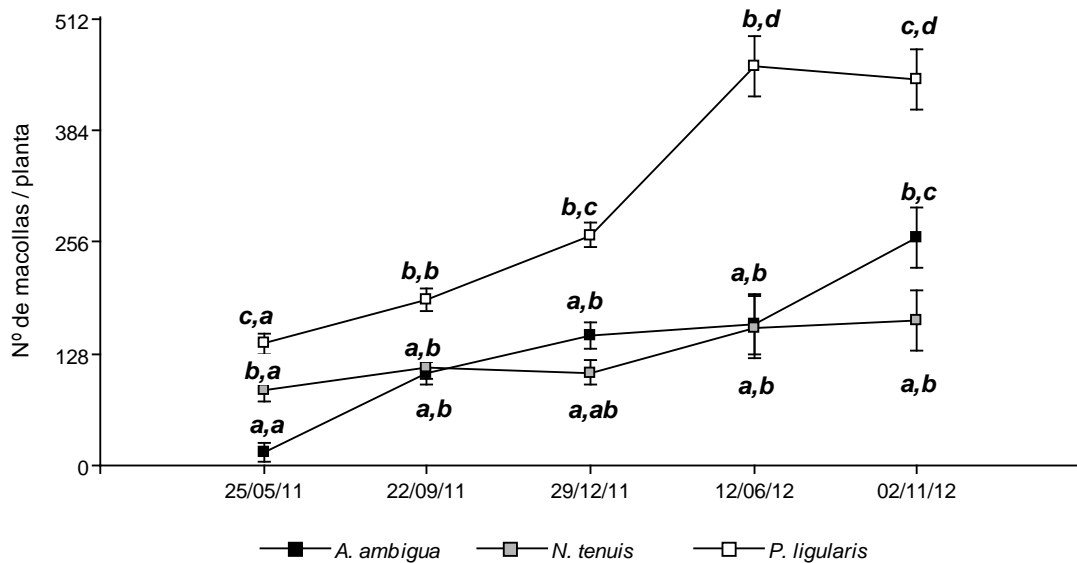


Figura 4.4. Número de macollas / planta de *A. ambigua*, *N. tenuis* y *P. ligularis* a lo largo de dos ciclos de crecimiento. Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de $n=48$. Letras distintas delante de la coma indican diferencias significativas ($p\leq 0,05$) entre especies, dentro de cada fecha. Letras distintas detrás de la coma indican diferencias significativas ($p\leq 0,05$) entre fechas, dentro de cada especie.

4.3.3 Número de macollas totales (verdes + secas)/cm²

El número de macollas/cm² se comportó de manera diferencial ($p \leq 0,05$) en función de las especies, tratamientos y fechas de muestreo. Al finalizar el primer ciclo de crecimiento, el control produjo mayor ($p \leq 0,05$) número de macollas/cm² que cualquiera de los tratamientos en todas las especies. Para junio de 2012, las plantas de las especies palatables en todos los tratamientos excepto en T5 (*N. tenuis*) y en T5 y T8 (*P. ligularis*) igualaron ($p > 0,05$) al control; mientras que al finalizar el estudio (02/11/12), sólo las plantas de *P. ligularis* expuestas a T4 lograron superarlo ($p \leq 0,05$). Sin embargo *A. ambigua* obtuvo valores superiores ($p \leq 0,05$) en el control que en T3, T4, T6 y T8, mientras que las plantas de *N. tenuis* no quemadas ni defoliadas (control) y aquellas defoliadas sólo durante el segundo ciclo de crecimiento en estado vegetativo (T3), exhibieron más ($p \leq 0,05$) macollas que cuando se defoliaron dos veces en el segundo año (T5), o se defoliaron durante el estado vegetativo en ambos ciclos de crecimiento (Tabla 4.2).

En general, hasta diciembre de 2011, las plantas control de *A. ambigua* presentaron mayor ($p \leq 0,05$) o igual ($p > 0,05$) número de macollas/cm² que las especies palatables; mientras que éstas exhibieron un valor mayor ($p \leq 0,05$) o igual ($p > 0,05$) en los tratamientos. En el segundo ciclo de crecimiento, las plantas de *N. tenuis* expuestas a T3 y las de *P. ligularis* expuestas a T2 (Fecha 4) y T4 (Fechas 4 y 5), produjeron mayor ($p \leq 0,05$) cantidad de macollas/cm² que *A. ambigua*, mientras que en el resto de los tratamientos y en el control no se detectaron ($p > 0,05$) diferencias entre especies (Tabla 4.2).

La respuesta de las especies en el tiempo también difirió ($p \leq 0,05$) según los tratamientos. Las plantas control de *A. ambigua* presentaron mayor ($p \leq 0,05$) número de macollas/cm² en la primera fecha y luego dicha variable fue disminuyendo, mientras que en los tratamientos se observó la respuesta inversa, registrándose un incremento ($p \leq 0,05$) hacia las últimas fechas de muestreo. Las plantas control de *N. tenuis* incrementaron ($p \leq 0,05$) el número de macollas/cm² hasta el final del primer ciclo de crecimiento, y luego esta variable descendió en las fechas posteriores; en los tratamientos, el número de macollas/cm² mantuvo un valor similar ($p > 0,05$) durante todo el estudio. Por su parte, *P. ligularis*, incrementó ($p \leq 0,05$) el número de

macollas/cm² durante el segundo año en T2, T3, T4 y T6 (Fecha 4) y en T7 (fecha 5), mientras que las plantas control y las que fueron defoliadas dos veces durante su ciclo de crecimiento (T5 y T8) exhibieron valores similares durante todo el estudio (Fig. 4.5).

Tabla 4.2. Número de macollas totales /cm² en plantas de *A. ambigua*, *N. tenuis* y *P. ligularis* expuestas a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3,1). Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de n=6. Dentro de cada fecha, letras distintas delante de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies, y letras distintas detrás de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos.

Fechas	Tratamiento	<i>A. ambigua</i>	<i>N. tenuis</i>	<i>P. ligularis</i>
25/05/11	Control	11,28 \pm 3,02 b,b	3,26 \pm 0,58 a,a	2,75 \pm 0,66 a,b
	2	0 \pm 0,00 a,a	2,11 \pm 0,59 b,a	0,97 \pm 0,27 ab,a
	3	0 \pm 0,00 a,a	2,46 \pm 0,83 b,a	0,76 \pm 0,19 a,a
	4	0 \pm 0,00 a,a	1,52 \pm 0,35 b,a	0,54 \pm 0,12 ab,a
	5	0 \pm 0,00 a,a	2,11 \pm 0,73 b,a	0,58 \pm 0,15 ab,a
	6	0 \pm 0,00 a,a	2,8 \pm 0,21 b,a	0,49 \pm 0,09 a,a
	7	0,32 \pm 0,32 a,a	2,63 \pm 0,82 b,a	0,61 \pm 0,21 a,a
	8	0 \pm 0,00 a,a	2,24 \pm 0,49 b,a	0,68 \pm 0,19 a,a
22/09/11	Control	5,2 \pm 0,99 a,b	4,35 \pm 0,63 a,b	3,63 \pm 0,46 a,b
	2	1,26 \pm 0,36 a,a	2,74 \pm 0,71 a,ab	1,16 \pm 0,26 a,a
	3	1,01 \pm 0,21 a,a	2,45 \pm 0,67 a,a	0,98 \pm 0,22 a,a
	4	0,54 \pm 0,08 a,a	1,93 \pm 0,11 a,a	1,02 \pm 0,25 a,a
	5	0,8 \pm 0,14 a,a	2,04 \pm 0,55 a,a	1,12 \pm 0,27 a,a
	6	2,07 \pm 1,32 ab,a	2,34 \pm 0,57 b,a	0,86 \pm 0,14 a,a
	7	1,14 \pm 0,36 ab,a	2,63 \pm 0,38 b,ab	0,92 \pm 0,25 a,a
	8	0,69 \pm 0,13 a,a	2,7 \pm 0,87 b,ab	0,79 \pm 0,20 a,a
29/12/11	Control	6,78 \pm 1,03 b,b	5,9 \pm 1,61 ab,b	4,14 \pm 0,73 a,b
	2	1,58 \pm 0,36 a,a	2,14 \pm 0,52 a,a	1,67 \pm 0,26 a,a
	3	1,43 \pm 0,35 a,a	2,45 \pm 0,40 a,a	1,46 \pm 0,43 a,a
	4	1,36 \pm 0,21 a,a	2,07 \pm 0,19 a,a	1,48 \pm 0,26 a,a
	5	0,78 \pm 0,14 a,a	1,72 \pm 0,45 a,a	1,59 \pm 0,50 a,a
	6	1,43 \pm 0,37 a,a	1,94 \pm 0,33 a,a	1,61 \pm 0,34 a,a
	7	1,36 \pm 0,29 a,a	3,01 \pm 0,4 2 a,a	1,64 \pm 0,45 a,a
	8	1,09 \pm 0,24 a,a	2,1 \pm 0,54 a,a	1,38 \pm 0,33 a,a

Continuación Tabla 4.2

Fechas	Tratamiento	<i>A. ambigua</i>	<i>N. tenuis</i>	<i>P. ligularis</i>
12/06/12	Control	2,57±0,35 a,a	4,62±1,43 a,b	3,84±0,36 a,b
	2	1,51±0,30 a,a	2,72±0,65 ab,ab	4,09±1,40 b,b
	3	1,49±0,31 a,a	3,67±0,84 b,b	3,13±0,98 ab,ab
	4	1,91±0,42 a,a	2,53±0,34 ab,ab	4,44±1,45 b,b
	5	0,89±0,15 a,a	1,49±0,50 a,a	1,51±0,40 a,a
	6	1,24±0,17 a,a	2,2±0,97 a,ab	3,15±1,12 a,ab
	7	1,88±0,50 a,a	4,42±1,63 a,b	2,49±0,42 a,ab
	8	2,08±0,52 a,a	3,05±0,78 a,ab	1,46±0,48 a,a
02/11/12	Control	3,9±0,45 a,b	3,61±0,78 a,b	3,11±0,69 a,a
	2	2,78±0,35 a,ab	2,83±0,52 a,ab	2,49±0,91 a,ab
	3	1,55±0,35 a,a	4,78±2,74 b,b	2,69±0,56 ab,ab
	4	1,79±0,35 a,a	2,8±0,60 ab,ab	4,63±1,50 b,b
	5	2,59±0,31 a,ab	1,17±0,43 a,a	1,8±0,25 a,ab
	6	1,49±0,40 a,a	1,61±0,65 a,a	1,91±0,63 a,ab
	7	2,31±0,58 a,ab	3,48±0,98 a,ab	3±0,63 a,ab
	8	1,31±0,31 a,a	3,19±0,77 a,ab	1,78±0,60 a,ab

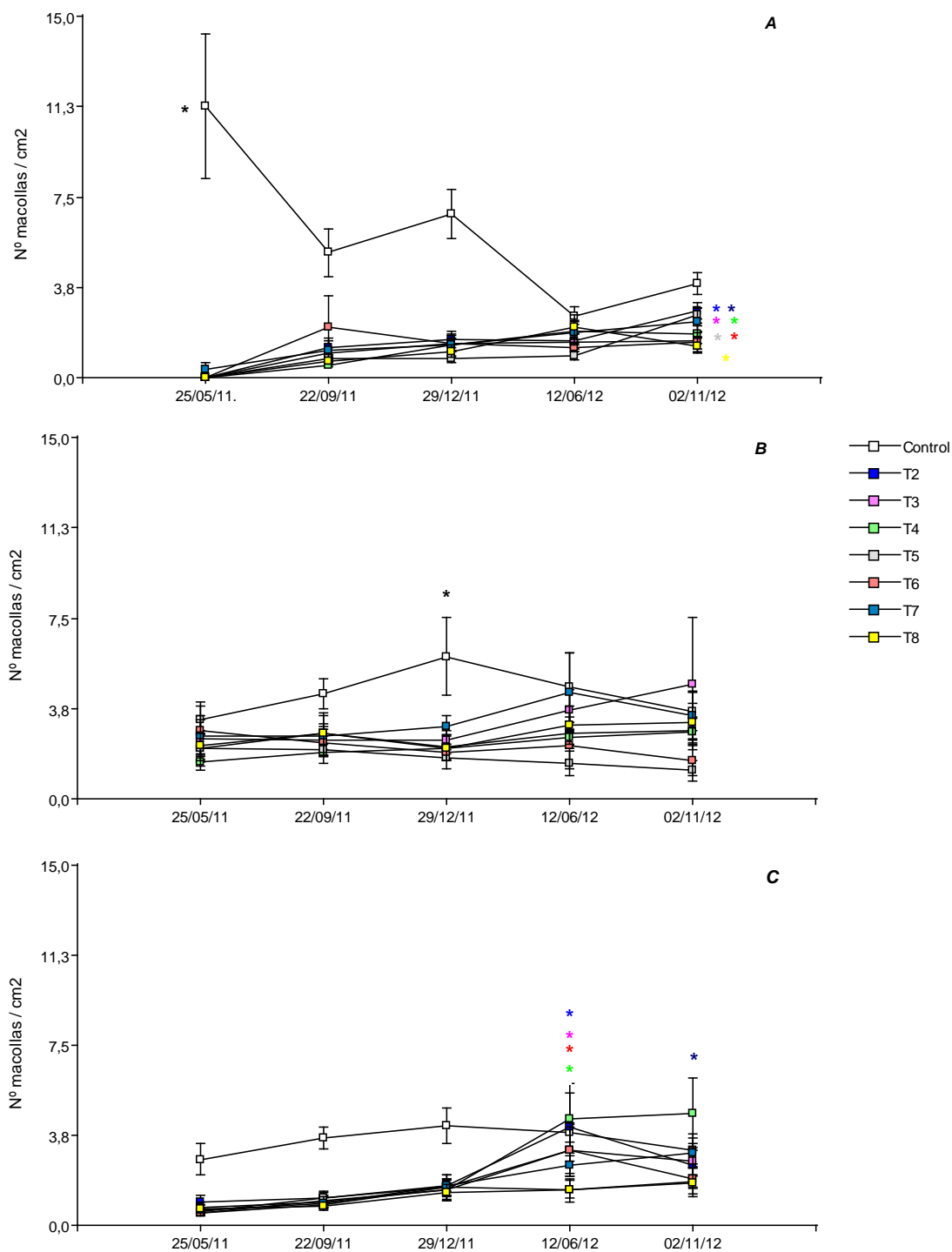


Figura 4.5. Variación del número de macollas totales/cm² en plantas de *A. ambigua* (A), *N. tenuis* (B) y *P. ligularis* (C) expuestas a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3,1) a lo largo del tiempo. Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de n=6. En cada gráfico, los asteriscos indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre fechas, dentro de cada tratamiento. Los colores de los asteriscos equivalen a los colores de los tratamientos.

4.3.4 Número de macollas verdes/cm²

Se detectaron interacciones significativas entre fechas y especies ($p \leq 0,05$) y entre fechas y tratamientos ($p \leq 0,05$). En la primera fecha, *N. tenuis* produjo mayor ($p \leq 0,05$) número de macollas verdes / cm² que *P. ligularis*, y ésta mayor ($p \leq 0,05$) que *A. ambigua* (Fig. 4.6). En septiembre de 2011, *N. tenuis* presentó mayor ($p \leq 0,05$) valor que las otras dos especies; mientras que en junio de 2012, las especies palatables exhibieron valores más elevados ($p \leq 0,05$) que la especie no palatable. Al final de cada estación de crecimiento, no se encontraron ($p > 0,05$) diferencias entre especies. Respecto a la respuesta de las especies en el tiempo, *A. ambigua* presentó el menor ($p \leq 0,05$) valor en la primera fecha, ascendió ($p \leq 0,05$) en la segunda, y luego se mantuvo constante ($p > 0,05$) durante el resto del estudio. *Nassella tenuis* registró el mayor ($p \leq 0,05$) número de macollas / cm² durante la etapa de macollaje del primer y segundo año y los valores más bajos ($p \leq 0,05$) al finalizar cada estación de crecimiento. Por su parte, *P. ligularis*, exhibió el valor más bajo ($p \leq 0,05$) al inicio del estudio, y ascendió ($p \leq 0,05$) en septiembre del primer año, manteniéndose constante ($p > 0,05$) hasta el final de la primera estación de crecimiento. Al comenzar el segundo año, produjo el mayor ($p \leq 0,05$) número de macollas de todo el estudio y luego descendió ($p \leq 0,05$), alcanzando valores similares a los de septiembre del año anterior (Fig. 4.6).

Dentro de cada fecha de muestreo, los tratamientos tuvieron una respuesta diferencial. Durante el primer ciclo de crecimiento, las plantas control produjeron más ($p \leq 0,05$) macollas verdes / cm² que los tratamientos (Tabla 4.3). Al comienzo del segundo año, el control y T3 presentaron valores más elevados ($p \leq 0,05$) que T5. Sin embargo, al finalizar el estudio, T7 y T4 produjeron más ($p \leq 0,05$) macollas que T5, T6 y T8 (Tabla 4.3). Por otra parte, la respuesta de las plantas control y los tratamientos en el tiempo también presentó diferencias. Las plantas control presentaron los mayores ($p \leq 0,05$) registros durante la etapa de macollaje del primer ciclo de crecimiento; mientras que, los valores más bajos ($p \leq 0,05$) se observaron al final del segundo año. Sin embargo los tratamientos exhibieron los mayores ($p \leq 0,05$) registros en la etapa de macollaje de ambos ciclos de crecimiento, pero principalmente en el segundo año, y los menores ($p \leq 0,05$), al inicio del estudio (Fig. 4.7).

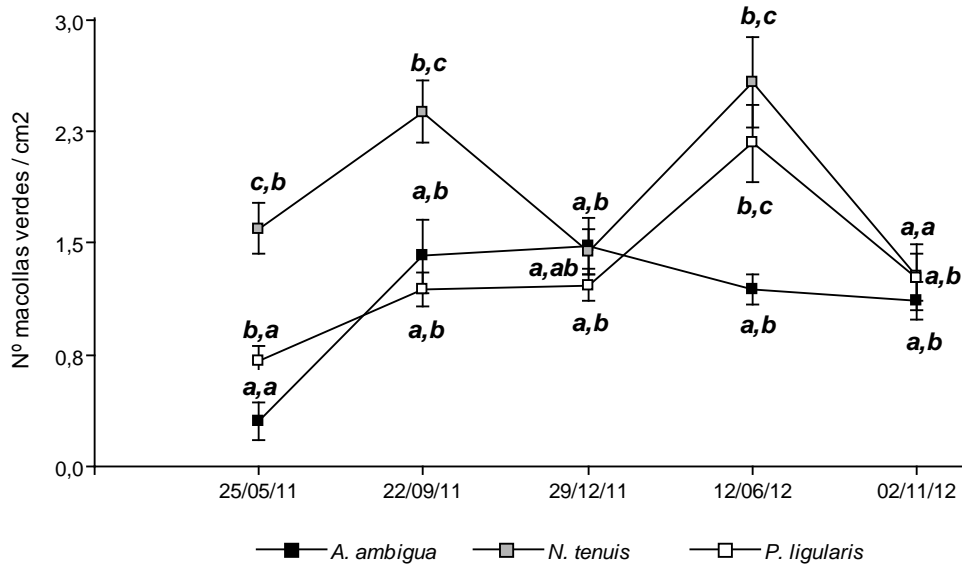


Figura 4.6. Variación del número de macollas verdes / cm² de plantas de *P. ligularis*, *A. ambigua* y *N. tenuis* a lo largo de dos ciclos de crecimiento. Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de n=48. Letras distintas delante de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies, dentro de cada fecha de muestreo. Letras distintas detrás de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre fechas de muestreo, dentro de cada especie.

Tabla 4.3. Número de macollas verdes / cm² de plantas control y aquellas expuestas a los tratamientos (T) de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1) en las distintas fechas de muestreo. Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de n=18. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos.

Tratamientos	25/05/11	22/09/11	29/12/11	12/06/12	02/11/12
Control	1,91 \pm 0,32 b	3,48 \pm 0,37 b	2,73 \pm 0,44 b	2,49 \pm 0,50 b	1,24 \pm 0,25 ab
T2	0,74 \pm 0,19 a	1,64 \pm 0,28 a	1,28 \pm 0,17 a	1,92 \pm 0,35 ab	1,27 \pm 0,23 ab
T3	0,95 \pm 0,35 a	1,35 \pm 0,28 a	1,56 \pm 0,24 a	2,54 \pm 0,47 b	1,26 \pm 0,35 ab
T4	0,55 \pm 0,15 a	1,13 \pm 0,16 a	0,91 \pm 0,11 a	2,15 \pm 0,44 ab	1,47 \pm 0,30 b
T5	0,59 \pm 0,18 a	1,20 \pm 0,22 a	0,91 \pm 0,16 a	1,19 \pm 0,19 a	0,96 \pm 0,17 a
T6	0,65 \pm 0,26 a	1,76 \pm 0,48 a	1,31 \pm 0,15 a	1,81 \pm 0,46 ab	0,79 \pm 0,20 a
T7	0,75 \pm 0,19 a	1,32 \pm 0,25 a	1,36 \pm 0,17 a	2,17 \pm 0,45 ab	1,83 \pm 0,41 b
T8	0,81 \pm 0,23 a	1,39 \pm 0,36 a	0,99 \pm 0,15 a	1,59 \pm 0,30 ab	0,93 \pm 0,21 a

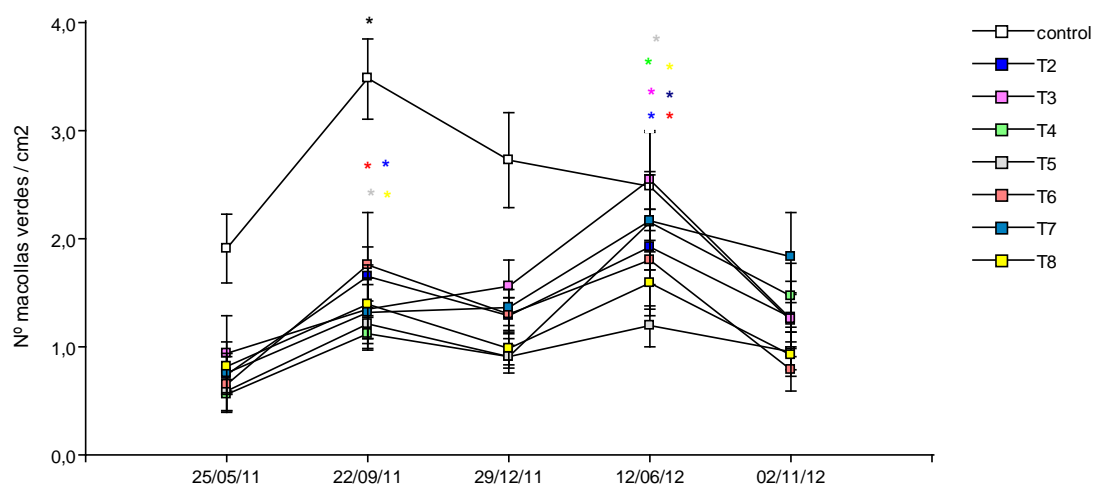


Figura 4.7. Variación del número de macollas verdes / cm² de plantas de *P. ligularis*, *A. ambigua* y *N. tenuis* expuestas o no a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1) a lo largo de dos ciclos de crecimiento. Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de n=18. Los asteriscos representan diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre fechas, dentro de cada tratamiento. Los colores de los asteriscos equivalen a los colores de los tratamientos.

4.3.5 Número de macollas reproductivas/cm²

Se encontró interacción triple significativa ($p \leq 0,05$) entre especies, tratamientos y fechas de muestreo. Las plantas de *A. ambigua* sólo produjeron inflorescencias al finalizar el primer ciclo de crecimiento luego de la quema (Tabla 4.4). En septiembre de 2011, no se encontraron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre especies o tratamientos. En diciembre de 2011, las plantas control de *N. tenuis* produjeron mayor ($p \leq 0,05$) cantidad de macollas reproductivas que las de *P. ligularis*, y éstas a su vez más ($p \leq 0,05$) que las de *A. ambigua*. Además, *N. tenuis* presentó un mayor ($p \leq 0,05$) valor de la variable que *A. ambigua* en T4 y T7 o que *P. ligularis* y *A. ambigua* en T5, T6 y T8. Por otra parte, *P. ligularis* presentó mayor ($p \leq 0,05$) número de macollas reproductivas /cm² de área basal en el control que en T8; mientras que, *N. tenuis* tuvo un mayor ($p \leq 0,05$) valor en el control que en todos los demás tratamientos (Tabla 4.4). Por otra parte, la producción de macollas reproductivas de *N. tenuis* fue mayor ($p \leq 0,05$) en T5,

T6 y T8 que en T2. *Amelichloa ambigua* no presentó diferencias ($p>0,05$) entre tratamientos.

Hacia el final del segundo año de estudio, *N. tenuis* tuvo un mayor ($p\leq 0,05$) número de macollas reproductivas que *A. ambigua* en el control y en T2 (Tabla 4.4). Además, el número de macollas reproductivas fue mayor ($p\leq 0,05$) en *N. tenuis* que en *A. ambigua* y *P. ligularis* en T3 y T7. Sólo *N. tenuis* presentó diferencias entre tratamientos, obteniendo los valores más elevados ($p\leq 0,05$) en T3 y T7, y los más bajos ($p\leq 0,05$) en T4, T5, T6 y T8 (Tabla 4.4).

Analizando la variable a través del tiempo, se observó que las plantas control de *N. tenuis* produjeron mayor ($p\leq 0,05$) cantidad de macollas reproductivas/cm² en diciembre de 2011 que en noviembre de 2012, y en esta última fecha más ($p\leq 0,05$) que en septiembre de 2011. Sin embargo, las plantas control de *P. ligularis* presentaron valores superiores ($p\leq 0,05$) de la variable en diciembre de 2011 que en septiembre del mismo año (Tabla 4.4). En los demás tratamientos, no se detectaron ($p>0,05$) diferencias significativas entre fechas de muestreo en *P. ligularis*, al igual que en las plantas de *N. tenuis* expuestas a T2. En T3, *N. tenuis* exhibió un mayor ($p\leq 0,05$) valor en noviembre de 2012 que en las demás fechas; sin embargo en los demás tratamientos se encontró una mayor ($p\leq 0,05$) producción de macollas reproductivas en diciembre de 2011 que en septiembre del mismo. Por otra parte, en todos los tratamientos de quema con o sin defoliación y en plantas control, las plantas de *A. ambigua* presentaron valores similares ($p>0,05$) durante todo el período de estudio (Tabla 4.4).

Tabla 4.4. Número de macollas reproductivas /cm² en plantas de *A. ambigua*, *N. tenuis* y *P. ligularis* expuestas a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3,1). Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de n=6. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies (primera letra), tratamientos (segunda letra) o fechas de muestreo (tercera letra).

Fechas	Tratamientos	<i>A. ambigua</i>	<i>N. tenuis</i>	<i>P. ligularis</i>
25/05/11	Control	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00
	2	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00
	3	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00
	4	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00
	5	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00
	6	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00
	7	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00
	8	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00
22/09/11	Control	0,00 \pm 0,00 a,a,a	0,00 \pm 0,00 a,a,a	0,02 \pm 0,02 a,a,a
	2	0,00 \pm 0,00 a,a,a	0,08 \pm 0,06 a,a,a	0,00 \pm 0,00 a,a,a
	3	0,00 \pm 0,00 a,a,a	0,00 \pm 0,00 a,a,a	0,01 \pm 0,01 a,a,a
	4	0,00 \pm 0,00 a,a,a	0,00 \pm 0,00 a,a,a	0,0017 \pm 0,0017 a,a,a
	5	0,00 \pm 0,00 a,a,a	0,02 \pm 0,02 a,a,a	0,01 \pm 0,01 a,a,a
	6	0,00 \pm 0,00 a,a,a	0,10 \pm 0,07 a,a,a	0,00067 \pm 0,00067 a,a,a
	7	0,00 \pm 0,00 a,a,a	0,06 \pm 0,04 a,a,a	0,00 \pm 0,00 a,a,a
	8	0,00 \pm 0,00 a,a,a	0,00 \pm 0,00 a,a,a	0,00 \pm 0,00 a,a,a
29/12/11	Control	0,0028 \pm 0,0028 a,a,a	1,50 \pm 0,24 c,c,c	0,51 \pm 0,10 b,b,b
	2	0,02 \pm 0,02 a,a,a	0,13 \pm 0,06 a,a,a	0,12 \pm 0,04 a,ab,a
	3	0,06 \pm 0,04 a,a,a	0,23 \pm 0,08 a,ab,a	0,26 \pm 0,07 a,ab,a
	4	0,00 \pm 0,00 a,a,a	0,54 \pm 0,28 b,ab,b	0,21 \pm 0,07 ab,ab,a
	5	0,00 \pm 0,00 a,a,a	0,67 \pm 0,35 b,b,b	0,17 \pm 0,06 a,ab,a
	6	0,02 \pm 0,02 a,a,a	0,77 \pm 0,43 b,b,b	0,18 \pm 0,05 a,ab,a
	7	0,00 \pm 0,00 a,a,a	0,45 \pm 0,22 b,ab,b	0,16 \pm 0,07 ab,ab,a
	8	0,00 \pm 0,00 a,a,a	0,75 \pm 0,41 b,b,b	0,08 \pm 0,04 a,a,a

Continuación de Tabla 4.4

Fechas	Tratamientos	<i>A. ambigua</i>	<i>N. tenuis</i>	<i>P. ligularis</i>
12/06/12	Control	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00
	2	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00
	3	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00
	4	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00
	5	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00
	6	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00
	7	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00
	8	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00
02/11/12	Control	0,00±0,00 a,a,a	0,42±0,12 b,b,b	0,12±0,04 ab,a,ab
	2	0,00±0,00 a,a,a	0,38±0,11 b,b,a	0,06±0,03 ab,a,a
	3	0,00±0,00 a,a,a	0,87±0,37 b,c,b	0,11±0,04 a,a,a
	4	0,00±0,00 a,a,a	0,23±0,08 a,ab,ab	0,16±0,06 a,a,a
	5	0,00±0,00 a,a,a	0,03±0,03 a,a,a	0,09±0,05 a,a,a
	6	0,00±0,00 a,a,a	0,24±0,10 a,ab,a	0,13±0,04 a,a,a
	7	0,00±0,00 a,a,a	0,65±0,44 b,bc,b	0,10±0,03 a,a,a
	8	0,00±0,00 a,a,a	0,12±0,08 a,ab,a	0,04±0,02 a,a,a

4.3.6 Altura de planta

La altura de las plantas varió ($p \leq 0,05$) según las fechas, especies y tratamientos (Tabla 4.5). Todas las especies presentaron alturas similares ($p > 0,05$) en el control a lo largo del estudio, a excepción de junio de 2012, cuando las plantas de *P. ligularis* fueron más altas ($p \leq 0,05$) que las de *N. tenuis* (Tabla 4.5). En los demás tratamientos, la respuesta varió en función del momento de muestreo. Así, en mayo de 2011, las especies palatables presentaron alturas similares ($p > 0,05$) entre sí y superaron ($p \leq 0,05$) a la no palatable en todos los tratamientos excepto en T3, donde *N. tenuis* superó ($p \leq 0,05$) a *P. ligularis* y ésta a *A. ambigua*. En septiembre de 2011, *N. tenuis* presentó mayor ($p \leq 0,05$) altura que *A. ambigua* en T6, mientras que los demás tratamientos no difirieron ($p > 0,05$) entre especies. En diciembre de 2011, la especie no palatable superó ($p \leq 0,05$) a las palatables en T4, aunque en el resto de los tratamientos las especies presentaron valores de altura similares ($p > 0,05$). A mediados de 2012, las plantas

quemadas y no defoliadas (T2) de *A. ambigua* exhibieron mayor ($p \leq 0,05$) altura que las especies deseables, mientras que en T5, *A. ambigua* y *P. ligularis* tuvieron valores más elevados ($p \leq 0,05$) que *N. tenuis*. Los demás tratamientos no difirieron ($p > 0,05$) entre especies. Ya en el último muestreo, la especie no deseable superó ($p \leq 0,05$) a *N. tenuis* en T5, mientras que en T2, *A. ambigua* y *N. tenuis* presentaron mayor ($p \leq 0,05$) altura que *P. ligularis*. Finalmente, se registraron alturas similares ($p > 0,05$) entre especies en T3, T4, T6, T7 y T8.

Durante las dos primeras fechas, las plantas control superaron ($p \leq 0,05$) en altura a los demás tratamientos. Sin embargo, al final de la primera estación de crecimiento, las plantas de *A. ambigua* expuestas a T4 superaron ($p \leq 0,05$) a los demás tratamientos, excepto a T2, mientras que las plantas control de *N. tenuis* y las expuestas a T2, presentaron mayor ($p \leq 0,05$) altura que las que fueron expuestas a T5 y T8. Además los individuos de *P. ligularis* sometidos a T2 y T4 exhibieron valores superiores ($p \leq 0,05$) a los individuos que fueron expuestos a T7 y T8. Al inicio del segundo ciclo de crecimiento, las plantas control de *A. ambigua* y las sometidas a T2 y T4 superaron ($p \leq 0,05$) a los demás tratamientos, mientras que las plantas control de las especies palatables, presentaron mayor ($p \leq 0,05$) altura que las que fueron expuestas a T3, T5, T6, T7 y T8 (en *N. tenuis*) y T2, T3, T4, T5, T6, T7 y T8 (en *P. ligularis*). Al final del estudio, las plantas control y las quemadas y no defoliadas (T2) de *A. ambigua*, superaron ($p \leq 0,05$) en altura a los demás tratamientos, mientras que los individuos de *N. tenuis* no defoliados (control y T2) y los defoliados una vez el segundo año (T3 y T4), tuvieron mayor ($p \leq 0,05$) altura que los que fueron defoliados dos veces durante el segundo, o los dos años de estudio (T5 y T8). Sin embargo las plantas de *N. tenuis* expuestas desde T5 a T8 no difirieron ($p > 0,05$) en altura. Por su parte, la especie *P. ligularis*, exhibió un mayor ($p \leq 0,05$) valor en el control que en T5, T7 y T8. De todas maneras, las plantas de *P. ligularis* tuvieron una altura similar ($p > 0,05$) desde T2 a T8 (Tabla 4.5).

En general, las plantas control de *A. ambigua* y *P. ligularis*, tuvieron una respuesta similar ($p > 0,05$) a lo largo del tiempo, con valores elevados ($p \leq 0,05$) hasta el final del primer ciclo de crecimiento (Fecha 3), donde la variable experimentó un descenso ($p \leq 0,05$) y volvió a subir ($p \leq 0,05$) en la cuarta fecha, decayendo ($p \leq 0,05$) nuevamente al final del segundo ciclo de crecimiento en *P. ligularis* y permaneciendo

constante ($p>0,05$) en *A. ambigua* (Fig. 4.8). Las plantas control de *N. tenuis* presentaron mayor ($p\leq 0,05$) altura en la primera fecha que en la última. La respuesta de la especie no palatable se modificó según los tratamientos aplicados, presentando los valores más elevados ($p\leq 0,05$) de la variable en las tres últimas fechas (T2, T5 y T6), en la tercera y cuarta (T4 y T8), al final del primer y segundo ciclo de crecimiento (T3), o al finalizar el primer año (T7), respecto de la primera fecha de muestreo. Las plantas de *N. tenuis* expuestas a T6, T7 y T8 exhibieron las mayores ($p\leq 0,05$) alturas al finalizar el primer año respecto de la primera, segunda y cuarta fecha (T6 y T8) o solamente de la segunda fecha de muestreo (T7). Asimismo, en los tratamientos T2 y T3, presentaron los menores ($p\leq 0,05$) valores en la segunda fecha de muestreo respecto de las últimas tres fechas (T2) o de la primera, tercera y última fecha de muestreo (T3). Además, esta especie presentó mayor ($p\leq 0,05$) altura en la tercera y cuarta fecha que en las dos primeras en T4, y en la primera y tercera, respecto de la última fecha de muestreo en T5 (Fig. 4.8). Por otra parte, las plantas de *P. ligularis* también respondieron en forma diferencial ($p\leq 0,05$) entre fechas de acuerdo a los tratamientos a los que fueron expuestas, a excepción de T5 y T8, donde no presentaron diferencias ($p>0,05$) a lo largo del estudio (Fig. 4.8).

Tabla 4.5. Altura (cm) de plantas de *A. ambigua*, *N. tenuis* y *P. ligularis* expuestas a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3,1). Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de $n=6$. Letras distintas indican diferencias significativas ($p\leq 0,05$) entre especies (primera letra) o tratamientos (segunda letra).

Fechas	Tratamientos	<i>A. ambigua</i>	<i>N. tenuis</i>	<i>P. ligularis</i>
	Control	47,00 \pm 3,5 a,b	49,58 \pm 9,51 a,b	42,33 \pm 2,80 a,b
	2	0,00 \pm 0,00 a,a	23,50 \pm 6,94 b,a	18,25 \pm 3,28 b,a
	3	0,00 \pm 0,00 a,a	25,83 \pm 5,21 c,a	14,25 \pm 1,40 b,a
25/05/11	4	0,00 \pm 0,00 a,a	13,92 \pm 1,58 b,a	12,25 \pm 0,70 b,a
	5	0,00 \pm 0,00 a,a	18,10 \pm 5,44 b,a	16,43 \pm 1,91 b,a
	6	0,00 \pm 0,00 a,a	20,07 \pm 8,12 b,a	14,43 \pm 1,72 b,a
	7	2,17 \pm 2,17 a,a	17,60 \pm 3,89 b,a	13,95 \pm 1,24 b,a
	8	0,00 \pm 0,00 a,a	13,08 \pm 0,86 b,a	15,00 \pm 2,24 b,a

Continuación Tabla 4.5

Fechas	Tratamientos	<i>A. ambigua</i>	<i>N. tenuis</i>	<i>P. ligularis</i>
22/09/11	Control	45,83±2,70 a,b	34,83±4,27 a,b	42,00±3,44 a,b
	2	11,00±1,51 a,a	16,50±1,45 a,a	13,33±1,71 a,a
	3	9,33±1,31 a,a	11,67±1,71 a,a	12,00±1,53 a,a
	4	10,17±1,08 a,a	15,33±3,11 a,a	12,83±0,54 a,a
	5	9,67±0,42 a,a	14,17±3,58 a,a	13,42±1,61 a,a
	6	8,17±0,98 a,a	14,67±1,54 b,a	9,50±0,85 ab,a
	7	10,17±0,91 a,a	14,83±2,80 a,a	11,50±0,76 a,a
	8	7,00±0,73 a,a	13,67±2,93 a,a	12,50±1,34 a,a
29/12/11	Control	28,80±3,97 a,a	33,17±1,10 a,b	23,80±5,45 a,ab
	2	42,42±9,13 a,ab	36,27±5,47 a,b	29,03±5,81 a,b
	3	27,05±2,91 a,a	26,50±5,07 a,ab	17,62±1,90 a,ab
	4	51,42±14,88 b,b	27,37±1,63 a,ab	28,67±5,07 a,b
	5	17,02±1,21 a,a	17,83±4,64 a,a	23,07±2,84 a,ab
	6	25,77±5,09 a,a	22,03±2,69 a,ab	17,35±1,92 a,ab
	7	23,90±5,24 a,a	27,73±3,97 a,ab	15,77±0,82 a,a
	8	17,13±1,88 a,a	19,70±1,63 a,a	14,00±2,25 a,a
12/06/12	Control	45,17±2,21 ab,b	34,50±1,52 b,c	55,50±3,24 a,c
	2	41,50±3,54 b,b	29,42±5,43 a,bc	29,50±5,26 a,ab
	3	14,33±1,38 a,a	18,42±4,79 a,b	22,83±4,29 a,a
	4	38,17±1,89 a,b	27,00±5,36 a,bc	38,00±3,35 a,b
	5	19,50±0,99 b,a	9,00±0,93 a,a	19,07±2,48 b,a
	6	17,33±1,43 a,a	9,58±0,78 a,ab	14,58±1,46 a,a
	7	19,67±2,55 a,a	18,50±3,15 a,b	22,17±2,75 a,a
	8	14,17±2,88 a,a	11,00±2,05 a,ab	16,50±1,45 a,a
02/11/12	Control	40,83±7,37 a,b	31,17±3,97 a,b	30,33±7,30 a,b
	2	38,67±3,00 b,b	30,33±1,74 b,b	18,33±4,61 a,ab
	3	21,67±2,69 a,a	28,83±6,53 a,b	22,17±3,26 a,ab
	4	18,33±3,56 a,a	24,00±3,45 a,b	16,83±3,75 a,ab
	5	19,50±1,71 b,a	7,00±2,72 a,a	13,33±1,54 ab,a
	6	19,83±2,60 a,a	18,50±3,80 a,ab	16,00±1,90 a,ab
	7	13,17±2,06 a,a	18,33±5,79 a,ab	9,83±1,05 a,a
	8	11,17±0,98 a,a	12,00±3,54 a,a	12,17±1,49 a,a

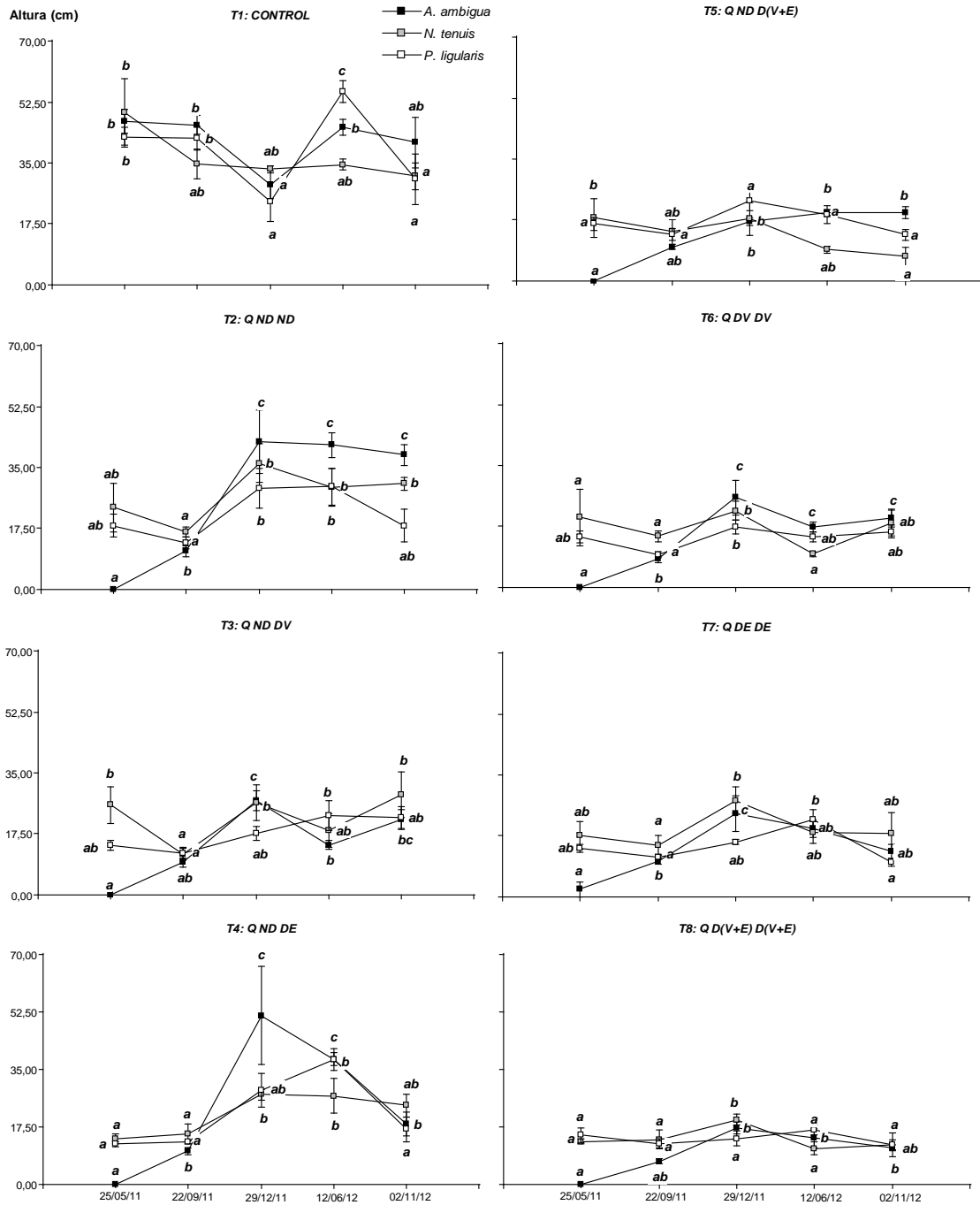


Figura 4.8. Variación de la altura (cm) de plantas de *P. ligularis*, *A. ambigua* y *N. tenuis* a lo largo de dos ciclos de crecimiento. Cada dato es el promedio ± 1 error estándar de $n=6$. En cada gráfico, letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre fechas de muestreo para cada especie.

4.3.7 Número de macollas hijas/macolla progenitora

En el primer muestreo (mayo de 2011), ninguna de las especies produjo macollas hijas. A partir de septiembre de 2011 en adelante, el número de macollas hijas/macolla progenitora se fue incrementando significativamente ($p \leq 0,05$), llegando a su máximo valor al finalizar el estudio (noviembre de 2012; Fig. 4.9). No se detectaron diferencias ($p > 0,05$) entre tratamientos o especies (Ver Tabla A7 en Apéndice).

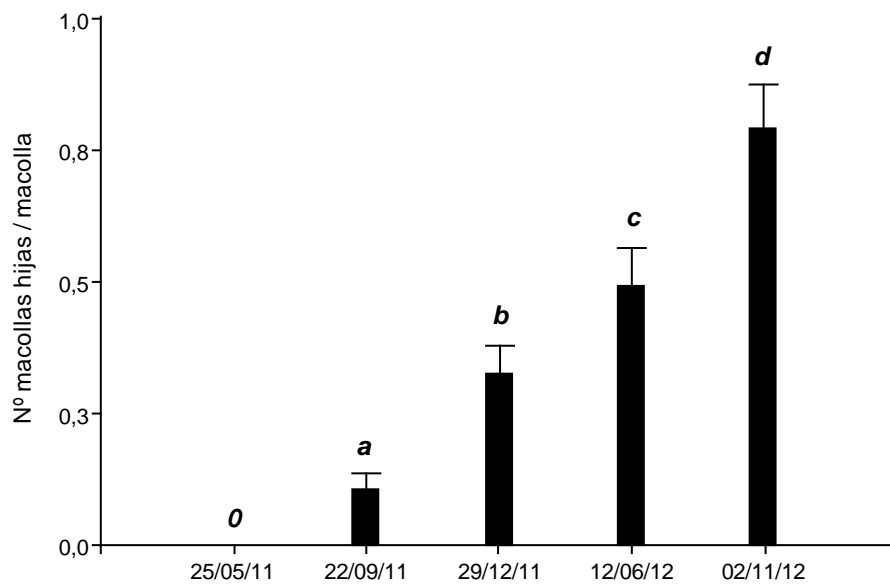


Figura 4.9. Número de macollas hijas por macolla progenitora en plantas de *A. ambigua*, *N. tenuis* y *P. ligularis* expuestas a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3,1). Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de $n=144$. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre fechas de muestreo.

4.3.8 Número de hojas (verdes + secas)/macolla

Se encontró interacción significativa ($p \leq 0,05$) de tercer orden entre especies, tratamientos y fechas de muestreo. En la primera fecha (25/05/11), las plantas control de las tres especies presentaron similar ($p > 0,05$) número de hojas; mientras que, las plantas palatables produjeron más ($p \leq 0,05$) hojas que la no palatable en todos los tratamientos.

Además, el número de hojas por macolla fue mayor ($p \leq 0,05$) en *P. ligularis* que en *N. tenuis* en T7 (Tabla 4.6). En la segunda fecha, las plantas control de *A. ambigua* y *P. ligularis* exhibieron valores más elevados ($p \leq 0,05$) que *N. tenuis*; mientras que, en los demás tratamientos no se encontraron diferencias ($p > 0,05$) entre especies. Al final del primer ciclo de crecimiento, las plantas de *A. ambigua* que fueron expuestas a T5 presentaron valores más elevados ($p \leq 0,05$) que las plantas palatables (Tabla 4.6). Sin embargo, el control y los demás tratamientos mostraron valores similares ($p > 0,05$) entre especies, al igual que en el invierno del segundo ciclo de crecimiento. Al finalizar el estudio, las plantas control de *A. ambigua* exhibieron mayor ($p \leq 0,05$) número de hojas que las de *P. ligularis*, mientras que en los demás tratamientos, *N. tenuis* presentó valores inferiores ($p \leq 0,05$) a *A. ambigua* (T2, T5 y T6) y *P. ligularis* (T7). No hubo diferencias ($p > 0,05$) entre especies en el número total de hojas por macolla en el resto de los tratamientos.

En mayo de 2011, las plantas de *A. ambigua* presentaron mayor ($p \leq 0,05$) número de hojas en el control que en los demás tratamientos, mientras que las especies palatables exhibieron valores similares ($p > 0,05$) desde T1 a T8 (Tabla 4.6). En septiembre de 2011, *A. ambigua* y *P. ligularis* produjeron más ($p \leq 0,05$) hojas en el control que en los tratamientos; mientras que, *N. tenuis* permaneció sin diferencias ($p > 0,05$). Al final del primer ciclo de crecimiento y en invierno de 2012, las plantas de *A. ambigua* tuvieron un número total de hojas por macolla similar ($p > 0,05$) desde T1 a T8, mientras que las plantas de *N. tenuis* tuvieron el menor ($p \leq 0,05$) valor en T5. A mediados de 2012, las plantas control de *N. tenuis* tuvieron un mayor ($p \leq 0,05$) número total de hojas por macolla que aquellas en T5. *Poa ligularis* presentó el mayor ($p \leq 0,05$) número de hojas en T2 (diciembre de 2011) y T8 (junio de 2012), respecto del control y T5 (diciembre de 2011), y de T3 y T6 (junio de 2012; Tabla 4.6). En noviembre de 2012, *A. ambigua* y *N. tenuis* exhibieron mayor ($p \leq 0,05$) valor en el control respecto de los tratamientos T2 a T7 (*A. ambigua*) o T2, T5, T6 y T7 (*N. tenuis*). *Poa ligularis* registró los valores más elevados ($p \leq 0,05$) en los tratamientos T3 y T7 respecto de T4 y T6 (Tabla 4.6).

Tabla 4.6. Número de hojas / macolla en plantas de *A. ambigua*, *N. tenuis* y *P. ligularis* expuestas a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3,1). Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de n=6. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies (primera letra) o tratamientos (segunda letra).

Fechas	Tratamientos	<i>A. ambigua</i>	<i>N. tenuis</i>	<i>P. ligularis</i>
25/05/11	Control	3,67 \pm 0,21 a,b	2,67 \pm 0,21 a,a	3,00 \pm 0,26 a,a
	2	0,00 \pm 0,00 a,a	2,67 \pm 0,21 b,a	2,17 \pm 0,31 b,a
	3	0,00 \pm 0,00 a,a	2,83 \pm 0,17 b,a	3,00 \pm 0,45 b,a
	4	0,00 \pm 0,00 a,a	2,83 \pm 0,17 b,a	2,50 \pm 0,22 b,a
	5	0,00 \pm 0,00 a,a	2,17 \pm 0,84 b,a	2,17 \pm 0,40 b,a
	6	0,00 \pm 0,00 a,a	2,33 \pm 0,33 b,a	3,17 \pm 0,60 b,a
	7	0,33 \pm 0,33 a,a	1,67 \pm 0,33 b,a	3,33 \pm 0,61 c,a
	8	0,00 \pm 0,00 a,a	2,83 \pm 0,17 b,a	3,00 \pm 0,37 b,a
22/09/11	Control	6,50 \pm 1,23 b,b	3,67 \pm 0,42 a,a	5,33 \pm 1,15 b,b
	2	3,33 \pm 0,21 a,a	3,17 \pm 0,40 a,a	3,00 \pm 0,26 a,a
	3	3,00 \pm 0,00 a,a	2,83 \pm 0,48 a,a	3,00 \pm 0,52 a,a
	4	3,17 \pm 0,31 a,a	3,17 \pm 0,17 a,a	3,33 \pm 0,33 a,a
	5	3,67 \pm 0,49 a,a	2,83 \pm 0,65 a,a	2,67 \pm 0,33 a,a
	6	3,17 \pm 0,48 a,a	3,67 \pm 0,33 a,a	3,50 \pm 0,76 a,a
	7	3,17 \pm 0,48 a,a	3,17 \pm 0,17 a,a	3,17 \pm 0,40 a,a
	8	2,67 \pm 0,42 a,a	3,50 \pm 0,43 a,a	3,00 \pm 0,37 a,a
29/12/11	Control	2,33 \pm 0,67 a,a	2,17 \pm 0,70 a,ab	1,00 \pm 0,68 a,a
	2	2,83 \pm 0,60 a,a	3,50 \pm 0,22 a,b	3,17 \pm 0,17 a,b
	3	2,00 \pm 0,63 a,a	3,50 \pm 0,56 a,b	2,83 \pm 0,60 a,ab
	4	2,83 \pm 0,60 a,a	3,33 \pm 0,21 a,b	2,83 \pm 0,65 a,ab
	5	3,50 \pm 0,34 b,a	1,17 \pm 0,54 a,a	1,33 \pm 0,49 a,a
	6	2,50 \pm 0,85 a,a	3,17 \pm 0,31 a,b	2,33 \pm 0,92 a,ab
	7	3,17 \pm 0,31 a,a	3,00 \pm 0,63 a,b	2,50 \pm 0,22 a,ab
	8	3,00 \pm 0,37 a,a	3,67 \pm 0,33 a,b	2,33 \pm 0,49 a,ab
12/06/12	Control	2,83 \pm 0,48 a,a	4,00 \pm 0,37 a,b	3,17 \pm 0,48 a,ab
	2	3,00 \pm 0,26 a,a	3,17 \pm 0,17 a,ab	2,83 \pm 0,31 a,ab
	3	2,17 \pm 0,40 a,a	2,83 \pm 0,40 a,ab	2,00 \pm 0,37 a,a
	4	3,50 \pm 0,34 a,a	3,00 \pm 0,26 a,ab	2,67 \pm 0,21 a,ab
	5	3,00 \pm 0,26 a,a	2,17 \pm 0,31 a,a	2,50 \pm 0,43 a,ab
	6	3,17 \pm 0,31 a,a	2,83 \pm 0,31 a,ab	2,00 \pm 0,37 a,a
	7	2,83 \pm 0,17 a,a	3,50 \pm 0,34 a,ab	2,67 \pm 0,42 a,ab
	8	3,00 \pm 0,26 a,a	2,83 \pm 0,40 a,ab	3,80 \pm 1,44 a,b

Continuación de Tabla 4.6

Fechas	Tratamientos	<i>A. ambigua</i>	<i>N. tenuis</i>	<i>P. ligularis</i>
02/11/12	Control	4,30±1,37 b,b	3,00±0,26 ab,b	2,00±0,45 a,ab
	2	2,67±0,42 b,a	1,17±0,17 a,a	2,00±0,45 ab,ab
	3	2,50±0,34 a,a	2,00±0,52 a,ab	3,00±0,86 a,b
	4	2,33±0,33 a,a	1,67±0,33 a,ab	1,50±0,34 a,a
	5	2,67±0,21 b,a	1,17±0,31 a,a	2,00±0,26 ab,ab
	6	2,83±0,31 b,a	1,00±0,26 a,a	1,50±0,22 ab,a
	7	2,33±0,61 ab,a	1,33±0,33 a,a	2,83±0,40 b,b
	8	3,00±0,26 a,ab	1,67±0,21 a,ab	2,00±0,00 a,ab

La variación del número total de hojas a través de dos ciclos de crecimiento de las gramíneas perennes, tuvo una respuesta diferencial en función de las especies y los tratamientos (Fig. 4.10). Las plantas control de *A. ambigua* produjeron el mayor ($p \leq 0,05$) número de hojas/macolla en septiembre de 2011, experimentaron un descenso ($p \leq 0,05$) en las dos siguientes fechas, y posteriormente un incremento ($p \leq 0,05$) en noviembre de 2012. Sin embargo, las plantas control de *N. tenuis* presentaron los mayores ($p \leq 0,05$) valores en la etapa de macollaje en ambos años, respecto del final del primer ciclo de crecimiento; mientras que *P. ligularis* presentó la cantidad máxima ($p \leq 0,05$) de hojas/macolla en septiembre de 2011. Por otra parte, las plantas de *A. ambigua* que fueron expuestas a los demás tratamientos no produjeron hojas en la primera fecha, incrementaron ($p \leq 0,05$) el número de hojas/macolla luego de la defoliación en vegetativo de 2011, manteniendo el valor prácticamente constante ($p > 0,05$) hasta el final del estudio. Las plantas de *N. tenuis* presentaron en los tratamientos T2 a T8 los valores más elevados ($p \leq 0,05$) en las primeras fechas, descendiendo ($p \leq 0,05$) levemente hacia el final del estudio, a excepción de T3, en donde exhibió valores similares ($p > 0,05$) durante todos los muestreos. Las macollas de las plantas de *P. ligularis* que fueron expuestas a T4 y T6 registraron valores superiores ($p \leq 0,05$) de la variable en la segunda fecha respecto de la última; sin embargo en T8 produjeron más ($p \leq 0,05$) hojas luego de la defoliación en vegetativo del segundo año, respecto del muestreo final de cada ciclo de crecimiento. Los tratamientos T2, T3, T5 y T7 presentaron valores similares ($p > 0,05$) durante todo el estudio (Fig. 4.10).

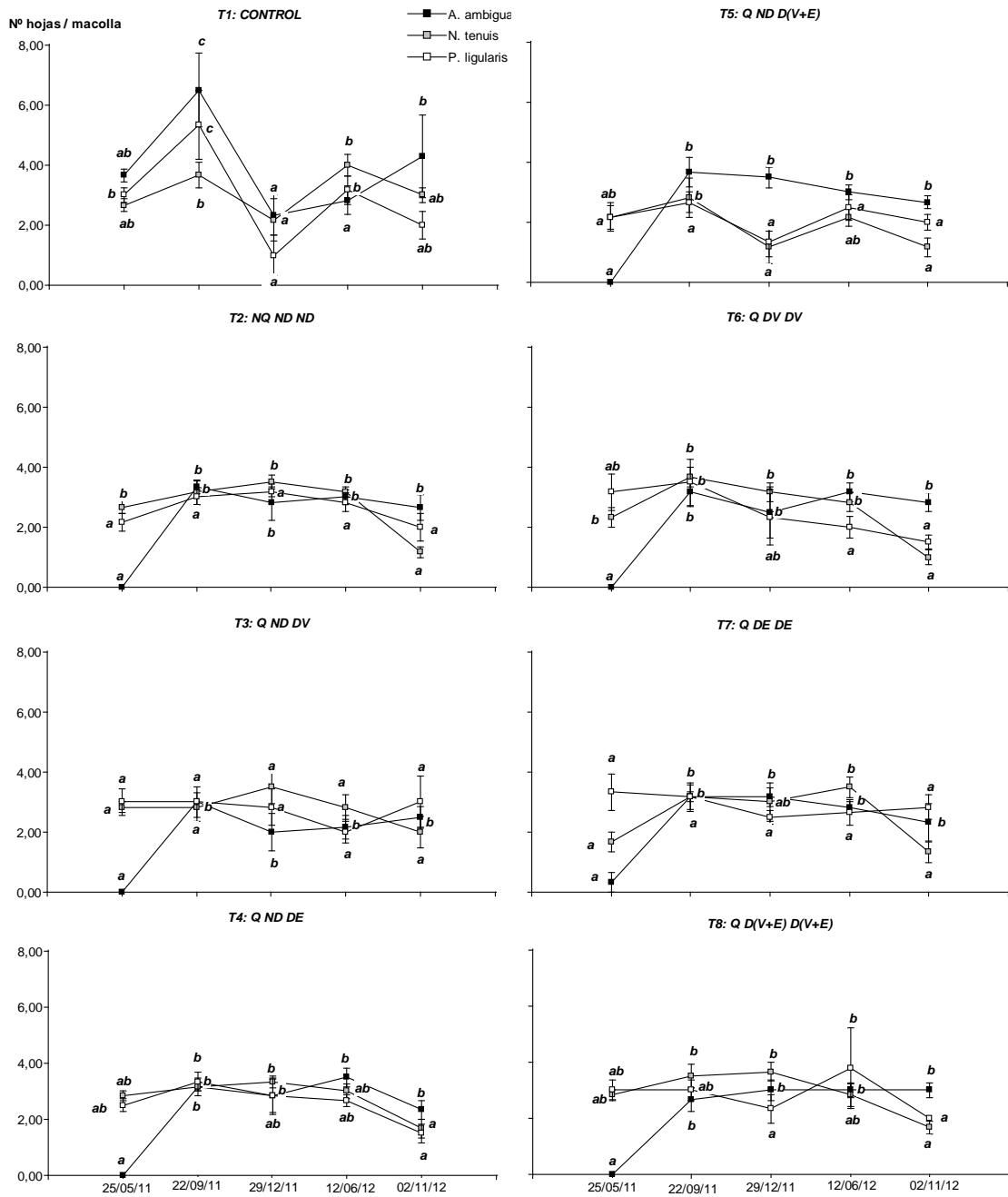


Figura 4.10. Variación del número total de hojas / macolla de plantas de *P. ligularis*, *A. ambigua* y *N. tenuis* a lo largo de dos ciclos de crecimiento. Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de $n=6$. En cada gráfico, letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre fechas de muestreo para cada especie.

4.3.9 Longitud total de hojas (láminas + vainas, verdes + secas)/macolla

En la primera fecha luego de la quema, las macollas de las plantas control de *P. ligularis* y *A. ambigua* presentaron mayores ($p \leq 0,05$) valores de longitud total de hoja que las macollas de *N. tenuis*. En los demás tratamientos, las macollas de *A. ambigua* tuvieron valores inferiores ($p \leq 0,05$) a los obtenidos por las especies palatables, excepto en T5, T7 y T8 (*N. tenuis*) y en T4 (*P. ligularis*), donde fueron similares ($p > 0,05$). Al mismo tiempo, la longitud total de hojas de T2 a T8 fue similar ($p > 0,05$) en las macollas de *N. tenuis* y *P. ligularis*. En septiembre de 2011, las plantas control de *A. ambigua* exhibieron valores superiores ($p \leq 0,05$) de la variable que *P. ligularis* y esta especie mayor ($p \leq 0,05$) longitud total de hoja que *N. tenuis*. Sin embargo, en los demás tratamientos no se detectaron diferencias ($p > 0,05$) entre especies. Al final del primer ciclo de crecimiento, las plantas de *A. ambigua* presentaron mayor ($p \leq 0,05$) valor que ambas especies palatables en el control; mientras que en T4 superaron ($p \leq 0,05$) solamente a *P. ligularis*. Los demás tratamientos no presentaron diferencias ($p > 0,05$) entre especies. En junio de 2012, *A. ambigua* tuvo una mayor ($p \leq 0,05$) longitud de hoja que *N. tenuis* en T2, mientras que en T4, *A. ambigua* presentó valores superiores ($p \leq 0,05$) que *P. ligularis* y ésta mayores ($p \leq 0,05$) que *N. tenuis*. En el resto de los tratamientos no se detectaron diferencias ($p > 0,05$) entre especies. Al finalizar el estudio, *A. ambigua* superó ($p \leq 0,05$) a *P. ligularis* en el control, a *N. tenuis* en T5, y a ambas especies en T2 y T6. Los tratamientos T3, T4, T7 y T8 no presentaron diferencias ($p > 0,05$) entre especies.

En mayo de 2011, las tres especies presentaron mayor ($p \leq 0,05$) longitud de hoja en el control que en los demás tratamientos (Tabla 4.7). En septiembre de 2011, las macollas de las plantas control de *P. ligularis* y *A. ambigua* superaron ($p \leq 0,05$) a los demás tratamiento. Las macollas de plantas control de *N. tenuis* presentaron valores superiores ($p \leq 0,05$) a todos los tratamientos excepto a T6 y T8. Sin embargo, al final del primer ciclo de crecimiento, las macollas control de *A. ambigua* y las que fueron expuestas a T4 superaron ($p \leq 0,05$) en longitud a T3 y T6; mientras que las macollas de *N. tenuis* expuestas a T2, T4 y T7 presentaron valores más elevados ($p \leq 0,05$) que T5. Además, las macollas de *P. ligularis* expuestas a T2 superaron ($p \leq 0,05$) en longitud a

T6 y T8. En invierno del segundo año, *A. ambigua* exhibió mayor ($p \leq 0,05$) longitud de hoja en T4 que en el control y en éste mayor ($p \leq 0,05$) que en el resto de los tratamientos. Las especies palatables tuvieron los valores más elevados ($p \leq 0,05$) en el control y T2 (*N. tenuis*), y en el control, T2 y T4 (*P. ligularis*), respecto de los tratamientos T3, T5, T6 y T8 (ambas especies). Al finalizar el estudio, las macollas de plantas de *A. ambigua* expuestas a T2 superaron ($p \leq 0,05$) a los demás tratamientos, pero no al control. Las plantas de *N. tenuis* presentaron mayor ($p \leq 0,05$) valor en el control que en los tratamientos T3, T5, T6 y T8; mientras que *P. ligularis* no presentó diferencias ($p > 0,05$) entre tratamientos.

Tabla 4.7. Longitud total de hoja (láminas + vainas, verdes + secas) por macolla en plantas de *A. ambigua*, *N. tenuis* y *P. ligularis* expuestas a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3,1). Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de $n=6$. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies (primera letra) o tratamientos (segunda letra).

Fechas	Tratamientos	<i>A. ambigua</i>	<i>N. tenuis</i>	<i>P. ligularis</i>
25/05/11	Control	64.07 \pm 6.44 b,b	39.93 \pm 8.91 a,b	53.93 \pm 9.49 b,b
	2	1.0E-09 \pm 0 a,a	16.17 \pm 1.18 b,a	14.07 \pm 1.84 b,a
	3	1.0E-09 \pm 0 a,a	15.90 \pm 2.00 b,a	18.18 \pm 4.93 b,a
	4	1.0E-09 \pm 0 a,a	21.08 \pm 2.77 b,a	12.62 \pm 1.06 ab,a
	5	1.0E-09 \pm 0 a,a	10.58 \pm 2.78 ab,a	15.67 \pm 3.49 b,a
	6	1.0E-09 \pm 0 a,a	15.67 \pm 4.93 b,a	17.93 \pm 2.73 b,a
	7	2.28 \pm 2.28 a,a	12.50 \pm 2.97 ab,a	17.43 \pm 2.59 b,a
	8	1.0E-09 \pm 0 a,a	12.75 \pm 2.27 ab,a	21.52 \pm 3.70 b,a
22/09/11	Control	89.50 \pm 13.65 c,b	33.33 \pm 4.43 a,b	56.75 \pm 10.89 b,b
	2	17.70 \pm 3.75 a,a	17.18 \pm 2.57 a,a	15.30 \pm 2.00 a,a
	3	13.30 \pm 1.10 a,a	13.43 \pm 2.87 a,a	13.53 \pm 1.86 a,a
	4	18.53 \pm 2.70 a,a	17.35 \pm 2.12 a,a	15.45 \pm 2.54 a,a
	5	16.20 \pm 3.34 a,a	16.35 \pm 4.64 a,a	14.92 \pm 2.39 a,a
	6	12.10 \pm 1.98 a,a	22.32 \pm 3.04 a,ab	13.32 \pm 2.15 a,a
	7	17.80 \pm 3.15 a,a	17.97 \pm 1.98 a,a	12.53 \pm 2.14 a,a
	8	11.93 \pm 2.45 a,a	20.58 \pm 2.32 a,ab	13.00 \pm 1.22 a,a

Continuación de Tabla 4.7

Fechas	Tratamientos	<i>A. ambigua</i>	<i>N. tenuis</i>	<i>P. ligularis</i>
29/12/11	Control	34.68±11.31 b,b	16.33±5.41 a,ab	12.52±6.76 a,ab
	2	29.85±9.71 a,ab	33.95±4.70 a,b	28.65±5.67 a,b
	3	15.23±5.77 a,a	21.03±4.91 a,ab	14.58±2.04 a,ab
	4	42.78±12.34 b,b	32.33±3.46 ab,b	23.72±7.32 a,ab
	5	18.43±2.28 a,ab	7.63±3.66 a,a	13.18±4.77 a,ab
	6	14.52±5.58 a,a	19.23±2.90 a,ab	11.57±4.21 a,a
	7	25.17±6.14 a,ab	29.52±4.85 a,b	16.50±1.32 a,ab
	8	24.75±5.93 a,ab	19.47±3.18 a,ab	10.80±3.06 a,a
12/06/12	Control	40.55±7.65 a,b	36.65±5.82 a,b	46.35±6.58 a,b
	2	51.98±5.34 b,bc	37.23±5.66 a,b	38.77±10.92 ab,b
	3	15.28±1.77 a,a	21.30±5.81 a,a	18.12±2.08 a,a
	4	60.88±6.14 c,c	25.13±2.61 a,ab	43.30±8.53 b,b
	5	19.20±2.64 a,a	10.15±0.92 a,a	18.08±2.56 a,a
	6	19.33±3.13 a,a	13.12±3.11 a,a	12.43±2.37 a,a
	7	20.63±2.63 a,a	24.10±4.68 a,ab	25.25±2.82 a,ab
	8	19.23±4.50 a,a	14.30±4.52 a,a	12.48±3.24 a,a
02/11/12	Control	35.48±10.37 b,ab	21.12±4.88 ab,b	19.63±6.42 a,a
	2	47.03±11.40 b,b	7.82±1.94 a,ab	16.60±3.84 a,a
	3	22.65±5.34 a,a	16.43±4.48 a,a	17.87±3.82 a,a
	4	15.07±2.97 a,a	9.48±1.80 a,ab	7.07±1.52 a,a
	5	18.85±2.16 b,a	3.43±1.11 a,a	11.92±2.83 ab,a
	6	25.72±5.57 b,a	5.55±1.42 a,a	8.95±1.77 a,a
	7	13.57±4.97 a,a	10.73±6.06 a,ab	13.17±1.75 a,a
	8	17.55±2.79 a,a	11.22±6.56 a,a	8.90±1.25 a,a

Respecto a la variación de la longitud foliar / macolla en el tiempo, las macollas de las plantas control de *A. ambigua* y *P. ligularis* exhibieron la mayor ($p \leq 0,05$) longitud de hoja en las dos primeras fechas (*A. ambigua*) o en la primera, segunda y cuarta fecha (*P. ligularis*), respecto del último muestreo de cada año (Fig. 4.11). Las macollas de las plantas control de *N. tenuis*, experimentaron un descenso ($p \leq 0,05$) hasta la tercera fecha y luego volvieron a incrementar ($p \leq 0,05$) su valor, y lo mantuvieron constante ($p > 0,05$) hasta el final del estudio. En la especie de baja preferencia animal, los demás tratamientos presentaron los menores ($p \leq 0,05$) valores en las primeras fechas

y los más elevados ($p \leq 0,05$) al finalizar el estudio. Las especies palatables expuestas a T3, T5 y T8 (*N. tenuis*) y T3, T5, T6, T7 y T8 (*P. ligularis*) presentaron longitudes foliares similares ($p > 0,05$) en el tiempo. Sin embargo, las macollas de *P. ligularis* en los tratamientos T2 y T4 exhibieron la mayor ($p \leq 0,05$) longitud foliar en la cuarta fecha, respecto de la primera, segunda y quinta (T2) o primera, tercera y quinta (T4). En los tratamientos T6 y T7, las macollas de *N. tenuis*, obtuvieron los mayores ($p \leq 0,05$) registros en septiembre (T6) y diciembre (T7) de 2011, respecto de la última fecha de muestreo (T6) o de la primera y última fecha (T7). Sin embargo, en T2 y T4, las mayores ($p \leq 0,05$) longitudes se hallaron en la tercera y cuarta fecha de muestreo, respecto de la primera, segunda y quinta (T2) o solamente la quinta fecha de muestreo (T4; Fig. 4.11).

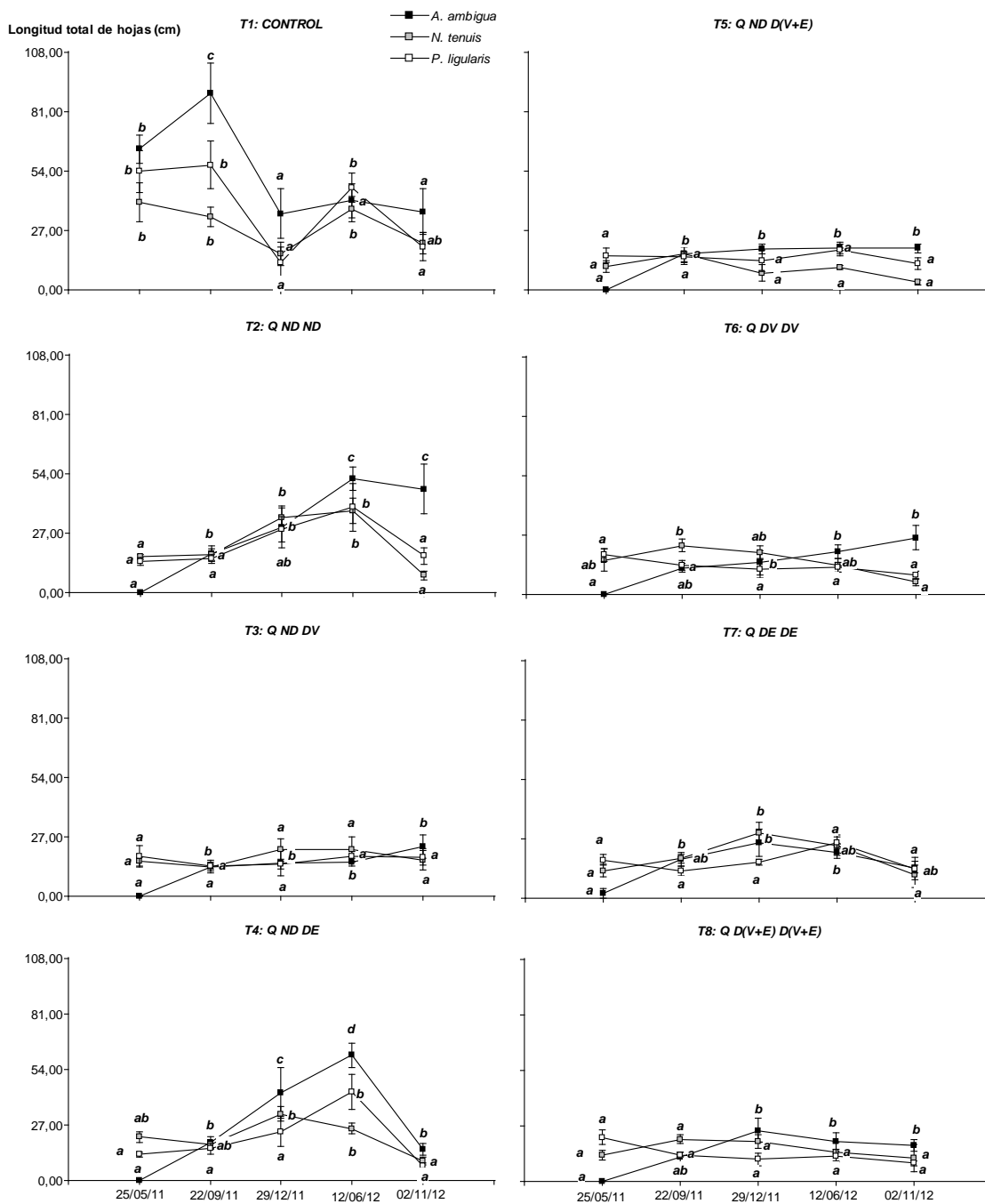


Figura 4.11. Variación de la longitud total de hoja (láminas + vainas, verdes + secas) / macolla de plantas de *P. ligularis*, *A. ambigua* y *N. tenuis* a lo largo de dos ciclos de crecimiento. Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de n=6. En cada gráfico, letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre fechas de muestreo para cada especie.

4.3.10 Relación longitud de hoja verde / seca por macolla

Se encontraron interacciones de segundo orden significativas ($p \leq 0,05$) entre especies y fechas de muestreo, y entre tratamientos y fechas de muestreo. En mayo y septiembre de 2011, las especies palatables presentaron mayor ($p \leq 0,05$) relación entre longitud verde / seca que la especie no palatable. En junio de 2012, *A. ambigua* y *N. tenuis* superaron ($p \leq 0,05$) a *P. ligularis*; mientras que, al finalizar cada ciclo de crecimiento, no se encontraron diferencias ($p > 0,05$) entre especies (Fig. 4.12).

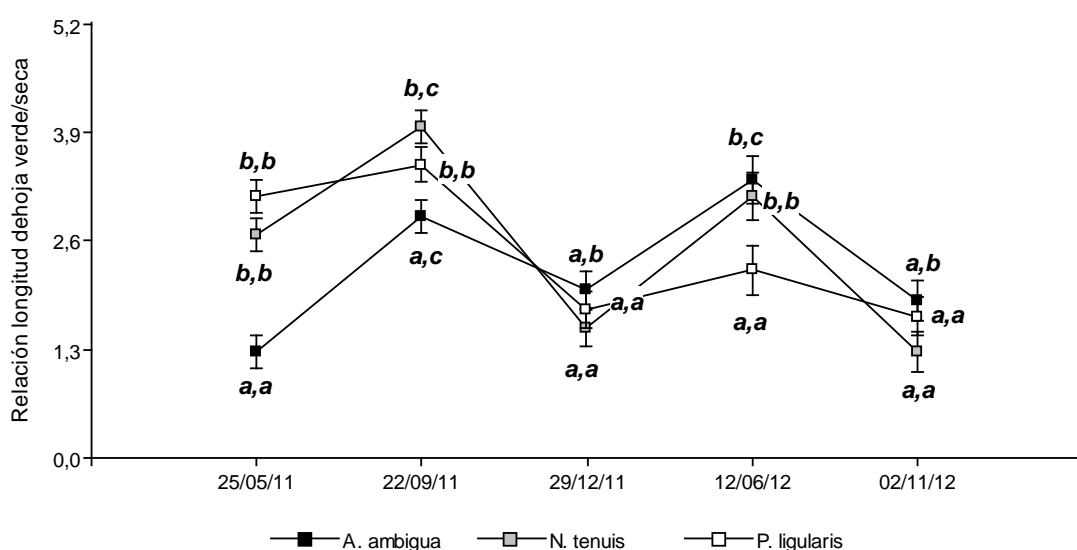


Figura 4.12. Variación de la relación entre longitud de hoja verde y seca en plantas de *A. ambigua*, *N. tenuis* y *P. ligularis* durante dos ciclos de crecimiento. Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de $n=48$. Letras distintas delante de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies. Letras distintas detrás de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre fechas de muestreo.

La respuesta de los tratamientos también difirió según las fechas de muestreo. A mediados de 2011 el control presentó un valor superior ($p \leq 0,05$) a T2; mientras que en las dos fechas siguientes, el control fue superado ($p \leq 0,05$) por T2, T4, T6 y T8 (Fecha 2) y por T2, T3, T4, T5 y T7 (Fecha 3; Tabla 4.8). En junio de 2012, los tratamientos T2 y T3 exhibieron valores superiores ($p \leq 0,05$) a los demás tratamientos. Al mismo tiempo que los tratamientos T4 a T7 presentaron mayor ($p \leq 0,05$) valor que T8. Al finalizar el estudio, no se detectaron diferencias ($p > 0,05$) entre tratamientos (Tabla 4.8).

Tabla 4.8. Relación entre longitud de hoja verde y seca de plantas control y aquellas expuestas a tratamientos (T) de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1) en las distintas fechas de muestreo. Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de $n=18$. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos.

Tratamientos	25/05/11	22/09/11	29/12/11	12/06/12	02/11/12
Control	2.98 \pm 0.57 b	2.66 \pm 0.59 a	0.51 \pm 0.10 a	2.29 \pm 0.60 ab	1.57 \pm 0.55 a
T2	1.91 \pm 0.27 a	3.89 \pm 0.26 b	2.69 \pm 0.49 b	4.49 \pm 0.65 c	1.99 \pm 0.52 a
T3	2.52 \pm 0.39 ab	3.51 \pm 0.23 ab	2.40 \pm 0.36 b	3.44 \pm 0.39 c	1.06 \pm 0.17 a
T4	2.24 \pm 0.34 ab	3.78 \pm 0.28 b	2.20 \pm 0.60 b	2.68 \pm 0.61 b	1.52 \pm 0.33 a
T5	2.07 \pm 0.29 ab	3.01 \pm 0.38 ab	1.74 \pm 0.33 b	3.08 \pm 0.27 b	2.09 \pm 0.39 a
T6	2.36 \pm 0.35 ab	3.82 \pm 0.18 b	1.49 \pm 0.27 ab	2.55 \pm 0.36 b	1.73 \pm 0.35 a
T7	2.35 \pm 0.37 ab	3.23 \pm 0.33 ab	1.80 \pm 0.35 b	2.81 \pm 0.44 b	1.53 \pm 0.25 a
T8	2.47 \pm 0.34 ab	3.76 \pm 0.22 b	1.44 \pm 0.20 ab	1.92 \pm 0.30 a	1.49 \pm 0.37 a

En todos los tratamientos, las tres especies exhibieron a lo largo del período estudiado, un comportamiento acorde a gramíneas perennes de ciclo otoño invierno primaveral, presentando un incremento ($p \leq 0,05$) durante el estado vegetativo (fechas 2 y 4), y un posterior descenso ($p \leq 0,05$) al final de cada ciclo de crecimiento (Fig. 4.13). La magnitud de esas variaciones, dependieron en gran medida de la especie y el tratamiento al que fueron sometidas.

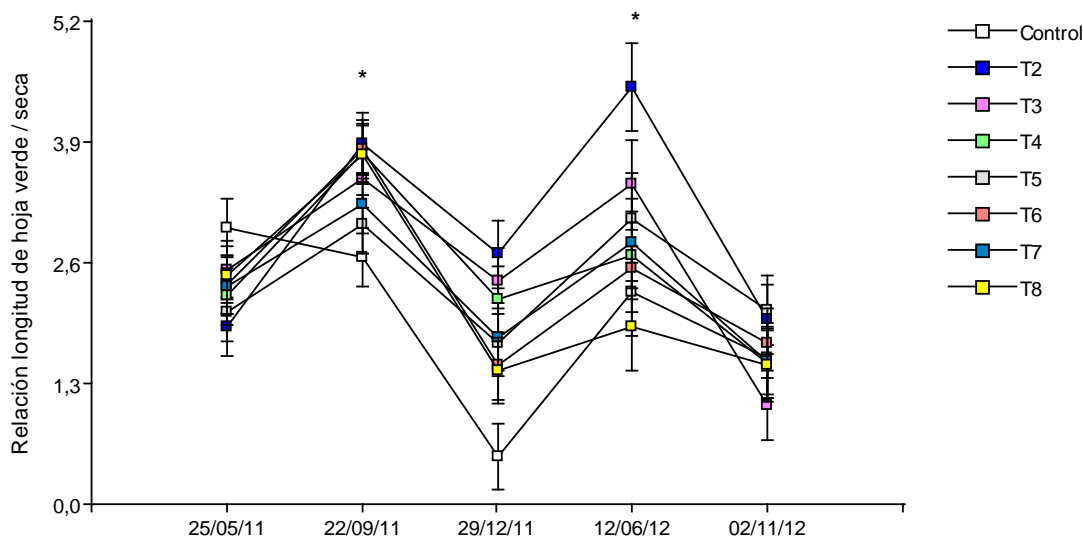


Figura 4.13. Variación de la relación entre longitud de hoja verde y seca en gramíneas perennes expuestas a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3,1), durante dos ciclos de crecimiento. Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de $n=18$. Los asteriscos indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre fechas de muestreo.

4.3.11 Tasas Relativas de Crecimiento para longitud de hoja

Las tasas relativas de crecimiento (TRC) difirieron ($p \leq 0,05$) según los períodos de tiempo, tratamientos y especies. En el primer período (25/05/11-22/09/11) hubo una respuesta diferencial ($p \leq 0,05$) entre especies palatables y no palatable. En el control todas las especies tuvieron TRC similares ($p > 0,05$); mientras que, en los demás tratamientos, *A. ambigua* tuvo mayor ($p \leq 0,05$) valor que las especies palatables. En los períodos restantes no se encontraron diferencias ($p > 0,05$) entre especies (Fig. 4.14).

Las plantas control de *A. ambigua* exhibieron una menor ($p \leq 0,05$) TRC para el primer período que los demás tratamientos; sin embargo, las especies palatables no presentaron diferencias ($p > 0,05$) entre tratamientos. En los períodos restantes la respuesta de las tres especies fue similar ($p > 0,05$), a excepción de *N. tenuis*, que presentó mayor ($p \leq 0,05$) TRC en T5 que en T6 y T8 (Fig. 4.14).

Las plantas control de *A. ambigua* presentaron TRC similares ($p > 0,05$) durante todo el estudio; sin embargo los demás tratamientos tuvieron un comportamiento diferencial ($p \leq 0,05$) entre fechas. Esta especie mostró mayores ($p \leq 0,05$) TRC en el primer período que en los siguientes para T2 a T8. Además, las plantas que fueron defoliadas en estado vegetativo durante uno o los dos ciclos de crecimiento (T3 y T6) exhibieron mayores ($p \leq 0,05$) TRC en el primer período, disminuyeron ($p \leq 0,05$) en el siguiente, luego volvieron a ascender ($p \leq 0,05$), y se mantuvieron constantes en el último. Las plantas de *N. tenuis* presentaron valores similares ($p > 0,05$) en todos los tratamientos, excepto en T5 y T7. En T5, las TRC para el tercer período (29/12/11-12/06/12) fueron mayores ($p \leq 0,05$) que las del segundo y cuarto período. En T7, el valor más elevado ($p \leq 0,05$) se registró en el primer período y luego fue decayendo hasta llegar al final del estudio con el mínimo valor. Por otra parte, las plantas control de *P. ligularis* y los tratamientos T5 y T6 obtuvieron las mayores ($p \leq 0,05$) TRC en el tercer período, y los valores más bajos ($p \leq 0,05$) en el segundo y cuarto período. Los demás tratamientos presentaron valores similares ($p > 0,05$) en el tiempo.

En el análisis de las TRC para el período de estudio completo, se detectó interacción significativa ($p \leq 0,05$) entre especies y tratamientos. *Amelichloa ambigua* presentó mayor ($p \leq 0,05$) valor de la variable que las especies palatables en todos los tratamientos, excepto en el control ($p > 0,05$; Fig. 4.15). Las plantas control de *A. ambigua* presentaron TRC negativas e inferiores ($p \leq 0,05$) a los demás tratamientos, donde resultaron positivas. En las especies palatables se encontraron valores negativos, a excepción de las TRC para las plantas de *P. ligularis* que fueron expuestas a T3. En las especies palatables no se hallaron diferencias ($p > 0,05$) entre tratamientos (Fig. 4.15).

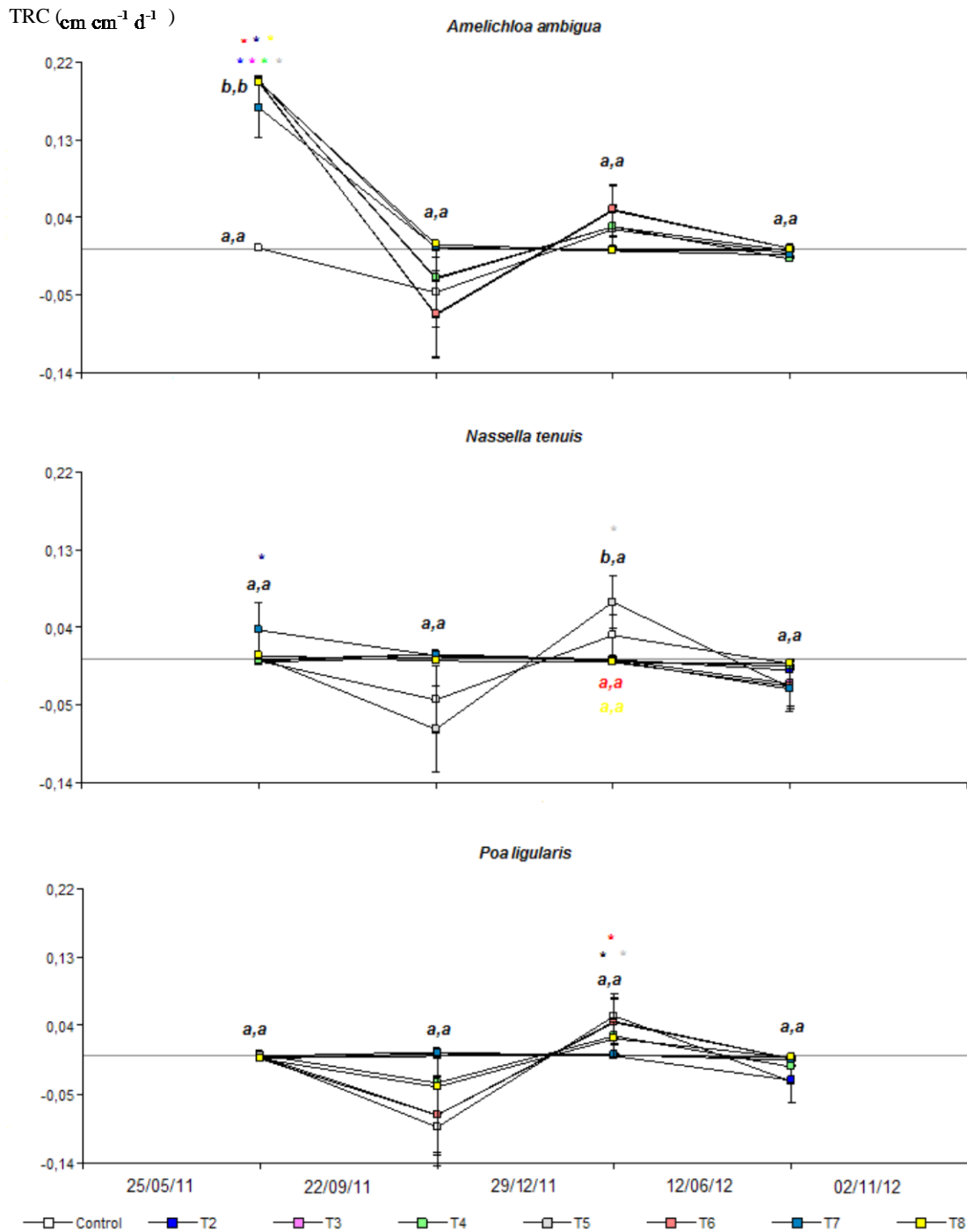


Figura 4.14. Tasas Relativas de Crecimiento para la longitud total de hoja en plantas de *A. ambigua*, *N. tenuis* y *P. ligularis* expuestas a tratamientos (T) de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1) en las distintas fechas de muestreo. Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de $n=6$. Letras distintas delante de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos. Letras distintas detrás de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies. Los asteriscos indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre fechas. Los colores de los asteriscos y letras se corresponden con los colores de los tratamientos.

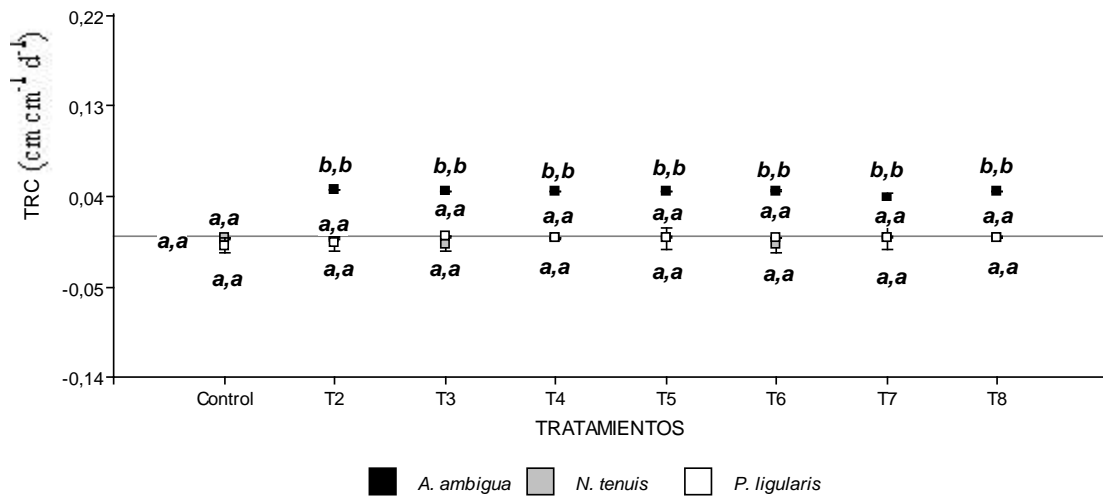


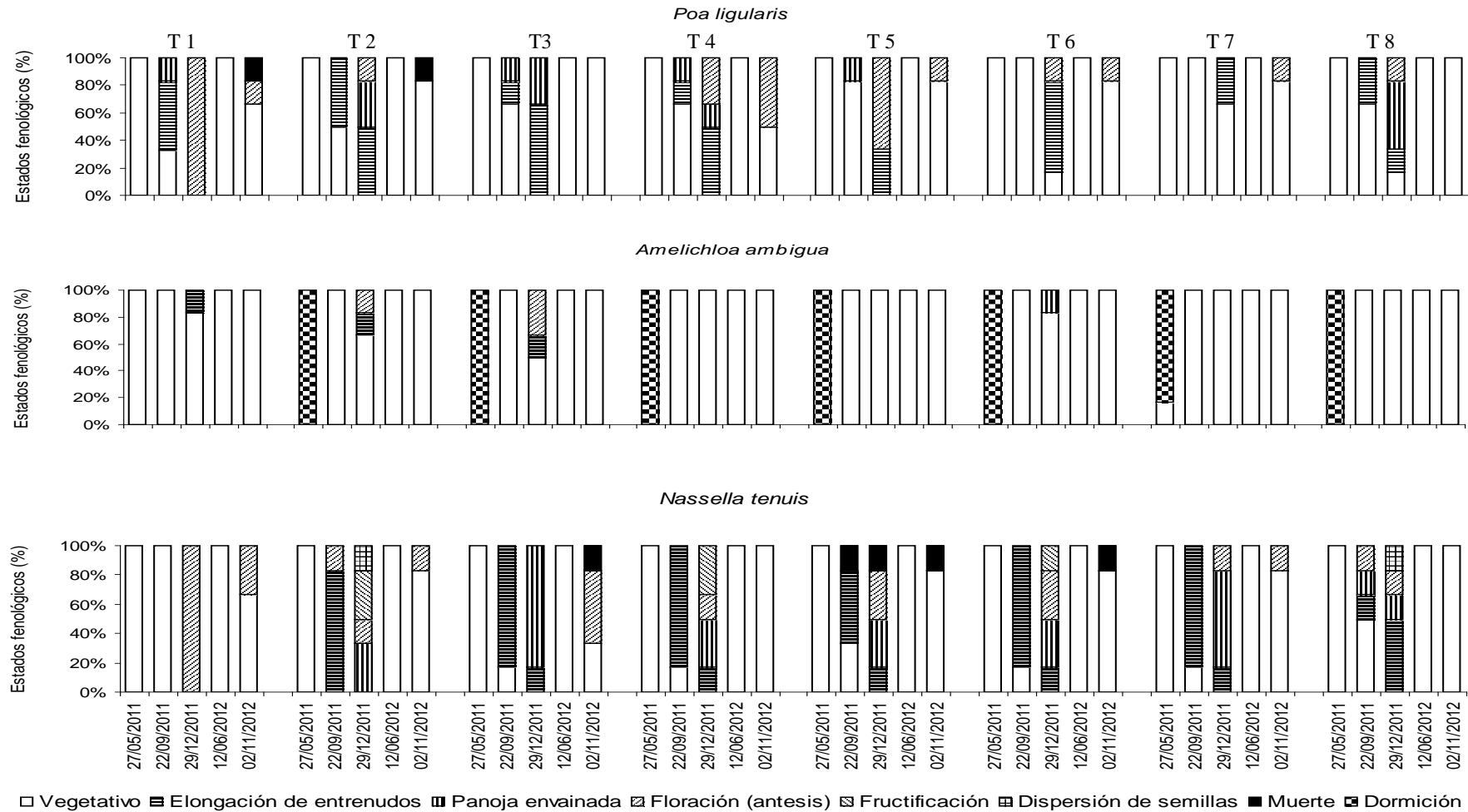
Figura 4.15. Tasas Relativas de Crecimiento para la longitud total de hoja en el período completo de estudio en plantas de *A. ambigua*, *N. tenuis* y *P. ligularis* expuestas a tratamientos (T) de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1). Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de $n=6$. Letras distintas delante de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos. Letras distintas detrás de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies.

4.3.12 Fenología

Luego de realizada la quema controlada, en mayo de 2011, las plantas control de las tres especies en estudio y la totalidad de las plantas quemadas de las especies palatables, ya habían rebrotado. Sin embargo, el 98% de las plantas quemadas de la especie no palatable, aún permanecía en estado de dormición (Fig. 4.16). En el control, el 17% de las plantas de *A. ambigua* elongaron sus entrenudos en diciembre de 2011, cuando el 100% de las especies palatables, ya se encontraban en plena floración. En el siguiente ciclo de crecimiento, se observó una respuesta similar. Para noviembre de 2012, cuando las especies palatables comenzaban la floración, las plantas de *A. ambigua* aún estaban en macollaje. Además, sólo una pequeña proporción de las plantas de *A. ambigua* que fueron quemadas y no defoliadas (T2: 34%) o defoliadas en estado vegetativo el segundo (T3: 50%) o los dos años de estudio (T6: 17%) lograron atravesar

la fase reproductiva durante el transcurso del primer ciclo de crecimiento, pero no en el segundo. Las plantas de esta especie permanecieron los dos años de estudio en estado vegetativo en el resto de los tratamientos. En el área quemada, para diciembre del primer año, la mayor parte (86%) de las plantas de *P. ligularis* y la totalidad de las plantas de *N. tenuis* completaron totalmente su ciclo de crecimiento. Al año siguiente, en el mes de noviembre, se detectó que sólo el 14% y 12% de las plantas de *P. ligularis* y *N. tenuis*, respectivamente, pasaron a la fase reproductiva (Fig. 4.16).

Figura 4.16. Porcentaje de los estados fenológicos observados en macollas de plantas de *A. ambigua*, *N. tenuis* y *P. ligularis* expuestas a tratamientos (T) de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1), en las distintas fechas de muestreo. Cada dato es el promedio de n=6.



4.4 Discusión

Los pastizales semiáridos del centro de Argentina están sujetos a eventos naturales totalmente imprevisibles como las sequías, y disturbios controlables por el hombre, tales como el fuego y el pastoreo, que generan cambios en la distribución, crecimiento y supervivencia de la vegetación nativa (Anderson, 1983; 1984). Dado que el presente estudio se desarrolló en años con condiciones climáticas ubicadas dentro de la media para el sitio de estudio (principalmente precipitaciones), las respuestas observadas pueden ser atribuidas en gran medida a los tratamientos efectuados. La exposición de estas especies a los mismos tratamientos bajo otras condiciones climáticas, podrían conducir a respuestas totalmente diferentes (ejemplo: Giorgetti *et al.*, 1997).

Durante todo el estudio, las plantas de *P. ligularis* presentaron mayor área basal que las de *A. ambigua*, y éstas mayor que las plantas de *N. tenuis*, debido en parte a la gran cantidad de macollas totales por planta que exhibió *P. ligularis* respecto a las otras dos especies. Además, mientras que *P. ligularis* mantuvo el tamaño durante ambos años, las otras especies incrementaron sus áreas basales hacia el final del segundo ciclo de crecimiento. Por otra parte, ninguno de los tratamientos afectó a las especies de tal manera que redujeran su superficie basal. Por el contrario, las plantas que fueron quemadas y luego (1) defoliadas sólo una vez durante el segundo año (T3 y T4), o (2) defoliadas los dos años en estado vegetativo (T6), junto con el control, incrementaron su área basal. Durante el segundo año, Jirik y Bunting (1994) registraron incrementos en el tamaño del área basal de plantas de *Agropyron spicatum* y *Sitanion hystrix* cuando las mismas fueron quemadas y defoliadas durante la maduración de las semillas (defoliación tardía), respecto al primer ciclo de crecimiento luego de la quema.

Las gramíneas perennes están constituidas por macollas verdes (vivas) en distintos estadios de desarrollos y macollas secas (senescentes-muertas). La distribución y las tasas de crecimiento de las macollas verdes en la planta, no sigue un patrón uniforme, sino que dependen de las condiciones bióticas y abióticas a las que estén sometidas las plantas (Briske, 1991). Durante el primer año luego de la quema, las plantas control exhibieron un mayor número de macollas verdes y totales/cm² de área

basal que las plantas que fueron quemadas, las cuales pudieron alcanzar y/o superar los valores iniciales recién en la segunda estación de crecimiento. Estos resultados coinciden con los informados por Jirik y Bunting (1994) quienes registraron reducciones en el número de macollas con defoliaciones tempranas, durante el desarrollo de la inflorescencia, luego de la quema. Estos resultados sugieren que no sería adecuado hacer una defoliación de estas especies temprano en la estación de crecimiento luego de una quema, para no afectar la supervivencia y el vigor de las plantas (Jirik y Bunting, 1994). En el control, las plantas de *A. ambigua* obtuvieron valores más elevados de macollas totales que las especies palatables, mientras que en el área quemada se observó el resultado opuesto. Estos resultados concuerdan con los informados por Ithurrart *et al.* (2010 c), quienes observaron un mayor rebrote en plantas de *P. ligularis* que en plantas de *A. ambigua* quemadas individualmente. Esta respuesta podría estar asociada a la mayor temperatura alcanzada por la especie no palatable (*A. ambigua*: 455,3 °C y *P. ligularis*: 343,7 °C) y al mayor tiempo de exposición de esta especie a dichas temperaturas. Young y Miller (1985) mencionaron que la quema incrementó 1,5 veces la densidad de macollas en plantas de *S. hystrix*, y que este incremento fue acompañado por un aumento en la longitud de las mismas.

Al cabo de dos estaciones de crecimiento, las plantas control de *P. ligularis*, *A. ambigua* y *N. tenuis* mantuvieron o disminuyeron el número de macollas totales/cm² de área basal. Mientras tanto, las plantas que fueron expuestas a las distintas combinaciones de quema y defoliación, mantuvieron valores similares o experimentaron un incremento de distinta magnitud, en función de la especie y los tratamientos a los que fueron sometidas. *Poa ligularis* presentó mayor cantidad de macollas cuando fue defoliada en el segundo ciclo de crecimiento luego de la quema, durante la elongación de los entrenudos, mientras que *N. tenuis* exhibió los valores más elevados cuando fue defoliada en estado vegetativo durante el segundo ciclo de crecimiento luego de la quema. Por su parte, la especie no palatable, registró el mayor número de macollas cuando no fue quemada ni defoliada. Incrementos en el macollaje de plantas de *Festuca campestris* luego de realizada una quema controlada y posterior defoliación, fueron informados por Bogen *et al.* (2003), quienes explicaron que el aumento en el número de macollas podría implicar una mejora en la productividad potencial, pero a expensas de la disminución del potencial reproductivo de la especie. De todas maneras, Briske y Richards (1995) sostienen que la reproducción vegetativa es más importante que la

sexual en determinar la perennidad de las especies de gramíneas perennes. Como contrapartida, White y Terry (1979) encontraron una menor densidad de macollas verdes y totales en la segunda estación de crecimiento luego de la quema, en plantas de la especie deseable *Schizachyrium stolonifer* cuando fueron quemadas y defoliadas, que en plantas no defoliadas (quemadas o no quemadas). Tampoco se observaron diferencias en el número de macollas totales entre las plantas de las gramíneas perennes palatables *Agropyron spicatum* y *S. hystrix* defoliadas tardíamente, durante la maduración de las semillas, y aquellas no defoliadas luego de la quema. Esta respuesta indicaría la susceptibilidad de estas especies a defoliaciones tempranas, y por lo tanto, la necesidad de un tiempo prudencial luego de la quema para recobrar su vigor, y de esta manera, ser capaces de recuperarse luego de defoliaciones tardías (Jirik y Bunting, 1994).

Independientemente de los tratamientos a los que fueron expuestas, el número de macollas verdes de las plantas en estudio, siguió la evolución esperada para cualquier gramínea de ciclo otoño-inverno-primaveral, presentando algunas variaciones según la especie. Mientras que las plantas de *N. tenuis* presentaron una cantidad similar de macollas verdes en ambos años, las plantas de *P. ligularis* produjeron más macollas en el segundo ciclo de crecimiento luego de la quema que en el primero. Esta diferencia podría estar relacionada con el tiempo necesario para la recuperación de cada especie luego de la quema (Kalmbacher *et al.*, 1985), y a los mecanismos de tolerancia a la defoliación empleados por cada una (Briske, 1998). Las plantas de *P. ligularis*, al tener un tamaño superior al de *N. tenuis*, probablemente hayan alcanzado temperaturas más elevadas durante la quema, retrasando su posterior recuperación. A diferencia de las especies palatables, *A. ambigua* incrementó el número de macollas verdes en el primer año, y lo mantuvo relativamente constante durante todo el estudio. Además, en todas las fechas de muestreo, excepto al final del ciclo de crecimiento de cada año, las plantas de las especies palatables produjeron más macollas verdes que las de la especie no palatable, lo que sugiere una mayor capacidad de recuperación de las especies deseables.

En rasgos generales, las plantas control de las tres especies, tuvieron la mayor producción de macollas verdes en el primer año y luego fue disminuyendo hasta el final del estudio. Por su parte, las plantas quemadas (defoliadas y no defoliadas) expresaron

la máxima producción de macollas verdes en el segundo ciclo de crecimiento luego de la quema. Al final del estudio, la menor cantidad de macollas verdes ocurrió en aquellas plantas que fueron defoliadas en los estados vegetativo y durante la elongación de los entrenudos, sólo en el segundo año (T5) o en ambos años de duración del estudio (T8). Estos resultados coinciden con los informados por Beckert *et al.* (1997 b). Estos autores determinaron los efectos perjudiciales de defoliaciones tardías (después de la elongación de los entrenudos) con respecto a defoliaciones más tempranas (estado fenológico vegetativo) en *N. tenuis* y *Piptochaetium napostaense*. Se ha informado que existe un mayor ingreso de radiación lumínica en la periferia que en el centro de las plantas debido al sombreado (Briske y Anderson, 1990; Wan y Sosebee, 1998). Por lo tanto, la defoliación podría ser beneficiosa, al permitir un incremento en la cantidad y calidad de radiación que alcanza el centro de la corona de las plantas. Se ha informado que un aumento en la relación de la radiación rojo / rojo lejano puede estimular el rebrote en especies de gramíneas (Casal *et al.*, 1990); sin embargo, defoliaciones frecuentes y/o severas posiblemente tengan efectos adversos sobre el macollaje (Belsky, 1986; Busso *et al.*, 1989; Briske y Richards, 1995; Gittins, 2010). La defoliación en diferentes estadios fenológicos aceleró la senescencia de las macollas de plantas de *N. tenuis* y *P. napostaense* en el primer año de estudio (Becker, *et al.*, 1997 a y b). Constable y Hearn (1978) y Bittman *et al.* (1988), sugirieron que la senescencia prematura de los tejidos vegetales puede ser una respuesta adaptativa tendiente a conservar el agua o los nutrientes cuando la disponibilidad de estos recursos en el suelo es reducida.

El número de tallos reproductivos puede emplearse como un indicador del esfuerzo reproductivo de una especie (Young y Miller, 1985). Luego de la quema, las plantas de *A. ambigua* experimentaron un retraso en el momento de rebrote respecto a las especies deseables. Pese a esto, las plantas quemadas y no quemadas de esta especie, produjeron macollas reproductivas en el mismo momento, pero solamente al finalizar el primer año. Por otra parte, las especies palatables (quemadas y no quemadas), tuvieron la máxima producción de macollas reproductivas/cm² al finalizar el primer ciclo de crecimiento, y disminuyeron el número de tallos florales durante el segundo. De ellas, *N. tenuis* presentó más macollas reproductivas que *P. ligularis* en el año 2011, en plantas control y en plantas defoliadas en estado vegetativo y elongación de entrenudos en el segundo (T5), o ambos ciclos de crecimiento (T8) luego de la quema; y en 2012, en las plantas que fueron defoliadas en estado vegetativo el segundo año (T3) luego de

la quema y durante la elongación de entrenudos, los dos años de estudio (T7). Ehrenreich (1959) mencionó que no siendo la humedad edáfica un factor limitante, en áreas quemadas, la vegetación inició su crecimiento dos o tres semanas antes debido a las mayores temperaturas del suelo, y produjo más tallos florales que en áreas sin quemar. Sin embargo, este incremento en la producción de tallos florales resultó temporario, ya que disminuyó en la segunda estación de crecimiento y para la tercera, se igualó a la producción de las áreas sin quemar (Ehrenreich, 1959). La mayor producción de inflorescencias en las áreas quemadas mencionadas por este autor, fue compensada por una mayor cantidad de hojas basales en las plantas de los sitios no quemados. Young y Miller, (1985) informaron que del total de las macollas producidas por plantas quemadas de *S. hystrix*, el 74,8% pasó a estado reproductivo, mientras que en el control solamente el 14,3% se convirtieron en macollas reproductivas. Del mismo modo, en áreas no pastoreadas, la quema resultó en un incremento significativo en la producción de tallos florales en plantas de *S. stolonifer* durante la primera estación de crecimiento luego de la quema (White y Terry, 1979). Otras investigaciones realizadas en plantas de *Andropogon gerardi*, *A. scoparius*, *Sorghastrum nutans* y *Panicum virgatum* (Old, 1969), *Astrelba lappacea* (Scanlan, 1980), *A. gerardi* (Hover y Braga, 1981), *S. hystrix* (Young y Miller, 1985), *Sporobolus cubensis* (Canales y Silva, 1987), *A. semiberbis* y *S. cubensis* (Silva *et al.*, 1990), *S. cubensis* (Sarmiento, 1992), *Ampelodesmos mauritanica* (Vilá *et al.*, 2001), *Stipagrostis uniplumis* (Zimmermann *et al.*, 2008), también reportaron que el fuego incrementó el número de tallos reproductivos.

Durante ambos ciclos de crecimiento, las plantas quemadas y no quemadas de las tres especies en estudio produjeron cantidades similares de macollas hijas, incrementando su valor desde la primera a la última fecha de muestreo. Sin embargo, este incremento resultaría insuficiente, ya que no se alcanzó siquiera el nivel de mantenimiento (1 macolla hija/macolla progenitora). La baja producción de macollas hijas es coherente con la escasa cantidad de yemas viables encontrada en estas especies, alcanzando valores levemente superiores a 1 en junio de 2012 e inferiores a 1 en octubre de ese mismo año (Capítulo 5). Atkinson (1986) y Olson y Richards (1988a, b) mencionaron que las macollas hijas contribuyen al incremento del banco de yemas axilares de las plantas y a la ganancia de carbono inmediata, ya que son fotosintéticamente activas al momento en que las macollas progenitoras están senescentes. Por este motivo, y de no revertirse esta situación, la baja producción de

macollas hijas y yemas axilares encontrada en las especies investigadas, podría conllevar en un futuro, a reducciones en la productividad de estas plantas. Contrariamente a estos resultados, Bogen *et al.*, (2003) revelaron que el fuego aumentó un 54% el número de macollas hijas en plantas de *Festuca campestris*, en comparación con plantas sin quemar. También mencionaron que la defoliación en estado vegetativo de plantas quemadas tuvo poco efecto sobre la producción de macollas hijas; sin embargo, la defoliación durante el desarrollo de las inflorescencias disminuyó la producción de macollas hijas del año siguiente (Bogen *et al.*, 2003). Algunos investigadores han observado reducciones en la productividad de gramíneas perennes en pastizales semiáridos luego de dos o más años de defoliaciones sucesivas (Stout *et al.*, 1981; Olson y Richards, 1989). Esta respuesta de la vegetación ante defoliaciones frecuentes ha sido atribuida en parte, a reducciones en el número de macollas de reemplazo por macolla progenitora y en el tamaño de dichas macollas (Olson y Richards, 1988a, b). Estos efectos perjudiciales de la defoliación en los niveles de reemplazo y en el tamaño de las macollas, podría comprometer la persistencia de las plantas en la comunidad (Becker *et al.*, 1997 a y b).

En general, en el control, la altura de las plantas de *A. ambigua* y *P. ligularis*, al igual que ocurrió con el número de macollas verdes, el número de hojas de las especies palatables, y la relación longitud de hoja verde/seca de las tres especies, acompañó la evolución de la curva de crecimiento típica de las gramíneas perennes de ciclo otoño-inverno-primaveral. Sin embargo, las plantas control de *N. tenuis*, presentaron la mayor altura en la primera fecha de muestreo y fue descendiendo hasta la última. Por otra parte, las plantas quemadas de la especie no palatable, exhibieron las menores alturas en las dos primeras fechas y luego un incremento en las dos siguientes, que fue acompañado de una mayor longitud total de hoja. Mientras que las plantas quemadas y no defoliadas de *N. tenuis*, y aquellas defoliadas sólo una vez durante el segundo año (T3 y T4), o defoliadas ambos años durante la elongación de los entrenudos (T7), registraron un incremento en altura en las últimas fechas, mientras que cuando fueron defoliadas dos veces en uno (T5) o ambos años (T8), presentaron los valores más elevados al comienzo del estudio, decayendo en las últimas fechas de muestreo, debido al efecto perjudicial de las defoliaciones frecuentes sobre el crecimiento de las hojas. Por su parte, las plantas de *P. ligularis* fueron incrementando su altura desde las primeras a las últimas fechas en todos los tratamientos, a excepción de aquellas plantas

quemadas y defoliadas dos veces durante uno (T5) o los dos años (T8) de duración del estudio, donde no presentaron diferencias a lo largo del estudio. En general, el efecto de dos defoliaciones sucesivas dentro de la misma estación de crecimiento parecería ser más dañino sobre los componentes de producción de área foliar que la realización de una defoliación por año, en cualquiera de los dos estadios fenológicos analizados. Resultados similares han sido informados por Busso *et al.* (2003) en especies de gramíneas perennes de diferentes etapas sucesionales expuestas a varios niveles de disponibilidad de agua en el suelo.

Como ocurrió en este estudio, durante los primeros meses luego de la ocurrencia de una quema controlada, la longitud total verde y la altura de macollas de plantas de *N. tenuis*, *P. napostaense* y *Jarava ichu* fueron reducidas por el fuego, siendo las tasas relativas de crecimiento para estas variables, superiores en plantas quemadas que en aquellas no quemadas (Peláez *et al.*, 2003). Tasas relativas de crecimiento superiores para longitud total de hoja en plantas quemadas no defoliadas de *P. ligularis* y *A. ambigua* respecto a no quemadas también fueron halladas por Ithurrart *et al.* (2010a). Además, al final de cada ciclo de crecimiento, el número de hojas verdes por macolla en plantas quemadas de las tres especies resultó similar o mayor que en plantas control (Peláez *et al.*, 2003). Sumado al efecto reductor del fuego sobre la longitud total verde, las mayores tasas relativas de crecimiento observadas en las plantas quemadas de *A. ambigua*, podrían atribuirse al retraso en el rebrote sufrido por esta especie, ya que en la primera fecha de muestreo la mayor parte de las plantas quemadas aún no habían rebrotado. Por otro lado, las plantas de *A. ambigua* no quemadas ni defoliadas experimentaron una disminución en la producción y longitud de las hojas a partir de septiembre de 2011; mientras que las plantas quemadas, compensaron la reducción en la producción foliar con un mayor crecimiento de las mismas. Las tasas de producción foliar de plantas no quemadas de *S. tenuis* y *P. napostaense* durante fines de otoño - comienzos del invierno fueron mayores cuando fueron defoliadas en estado vegetativo que cuando no fueron defoliadas (Becker *et al.*, 1997 b). Además, las macollas de estas especies exhibieron mayores tasas relativas de crecimiento para altura y longitud total de hoja cuando fueron defoliadas en estado vegetativo que cuando no fueron defoliadas o se defoliaron tarde en la estación de crecimiento (Becker *et al.*, 1997 b). En este estudio, las tres especies también presentaron las mayores tasas relativas de crecimiento, luego de ser defoliadas durante el estado vegetativo.

Estudios previos sobre parámetros de crecimiento de plantas de *A. ambigua* y *P. ligularis* quemadas y no quemadas, realizados en el mismo sitio de estudio, sugirieron que la respuesta de estas especies estaría estrechamente ligada a las precipitaciones ocurridas en el sitio de estudio. Así, en un año de escasas precipitaciones, se encontró que durante todo el ciclo de crecimiento, el número y la longitud total de hoja de ambas especies, fueron superiores en plantas no quemadas que en plantas quemadas, a excepción de la última fecha, donde el número de hojas/cm² fue similar en ambos tratamientos. Además, durante la mayor parte del ciclo de crecimiento de las especies, las plantas de *P. ligularis* registraron mayor altura que las de *A. ambigua* (Ithurrart *et al.*, 2010b). Sin embargo, en un año con precipitaciones superiores a la media, las plantas quemadas y no defoliadas de *P. ligularis* presentaron mayor número de hojas pero de menor longitud que las de *A. ambigua*. Además, las plantas quemadas y no quemadas de *A. ambigua* exhibieron mayor altura que las de *P. ligularis* (Ithurrart *et al.*, 2012). Peláez *et al.* (2011) encontraron que bajo condiciones de altas temperaturas y escasas precipitaciones, las macollas de plantas de *P. ligularis* quemadas y defoliadas seis meses luego de la quema, tuvieron menor altura, número de hojas verdes y longitud total verde respecto a las plantas no defoliadas (control). Sin embargo, las macollas de las plantas que fueron defoliadas un año luego de la quema presentaron valores similares al control. En el presente estudio, mientras que la especie no palatable, *A. ambigua*, presentó mayor número de hojas en el control que en los tratamientos, las especies palatables, *P. ligularis* y *N. tenuis*, obtuvieron el resultado inverso. En el caso de la longitud total de hojas, cabe destacar que en las últimas fechas de muestreo, algunas de las hojas de las macollas de las especies palatables que fueron quemadas, se encontraron consumidas en parte por la fauna silvestre del lugar, dando como consecuencia, una subestimación de los resultados obtenidos para esas especies.

Si bien la longitud total de hoja es un componente del crecimiento muy importante, la relación entre la longitud foliar verde y seca nos sirve además como un indicador de calidad de la biomasa en cada momento del ciclo de crecimiento, debido a que nos indica la proporción de tejido verde respecto al tejido seco. En las dos primeras fechas de muestreo luego de la quema, las macollas de las plantas de las especies palatables presentaron mayor relación que la especie no palatable, mientras que en el período invernal del segundo año, *A. ambigua* y *N. tenuis* obtuvieron valores más

elevados que *P. ligularis*. Además, sólo en la primera fecha luego de la quema, las macollas no quemadas exhibieron valores levemente más elevados que los tratamientos. A partir de la segunda fecha, los tratamientos superaron al control, siendo los tratamientos más conservadores en cuanto a la frecuencia de las defoliaciones luego de la quema, los que obtuvieron las mayores relaciones entre longitud de hoja verde y seca. Briske y Richards (1994) sugirieron que los mayores incrementos en el área foliar luego de defoliaciones severas, respecto de plantas no defoliadas, podrían estar asociados con la asignación de una mayor proporción de fotoasimilados a la producción y crecimiento de nuevas hojas que a las estructuras de soporte. Sin embargo, esto no ocurre en todas las especies. Daubenmire (1968) informó que el fuego incrementó el tamaño de las hojas de *A. scoparius* y *A. gerardi*, pero redujo la longitud foliar verde de *Danthonia flavescens*.

El estudio fenológico de las especies no quemadas se asemejó en gran medida a los ciclos de crecimiento informados por Cano (1988). Las plantas iniciaron su crecimiento en marzo - abril, vegetaron durante el invierno, florecieron a mediados de octubre (*P. ligularis*) y noviembre (*A. ambigua* y *N. tenuis*), y fructificaron y diseminaron sus semillas a fines de primavera - comienzos del verano. Cabe destacar la existencia de cierto defasaje entre las tres especies, siendo el ciclo de *P. ligularis* el más adelantado, luego el de *N. tenuis* y finalmente el de *A. ambigua*.

En este estudio se ha observado que la quema retrasó aún más el ciclo de la especie no palatable, respecto de las especies palatables. A fines de mayo de 2011, mientras la totalidad de las plantas de las especies palatables ya habían rebrotado, el 98% de las plantas quemadas de *A. ambigua* se encontraban aún en estado de dormición. En un trabajo previo realizado por nuestro grupo de investigación se observaron temperaturas algo más elevadas y durante más tiempo, en el centro de la corona de plantas de *A. ambigua* (455,3°C) que en plantas de *P. ligularis* (343,7°C), y que pese a no haber diferencias significativas entre ambas, la especie no palatable presentó un menor rebrote que la especie palatable (Ithurrart *et al.*, 2010c). Las gramíneas que presentan gran acumulación de material muerto en pie pueden generar altas temperaturas por largos períodos de tiempo luego de la ignición (Wright y Bailey, 1982). El mayor tiempo de exposición a las altas temperaturas podría haber afectado la corona de las plantas de *A. ambigua* y consecuentemente a sus yemas de renuevo,

causando una menor producción de macollas/planta respecto a las especies palatables en la primera fecha, y generando además un retraso en el ciclo de esta especie.

Quizás el retraso ocurrido en la especie no palatable, también haya ocasionado que solamente un 13% de las plantas quemadas de dicha especie, lograran atravesar la fase reproductiva durante el transcurso del primer ciclo de crecimiento y ninguna en el segundo, debido a la mayor asignación de recursos a la producción de nuevas macollas en detrimento de la diferenciación floral. Por otra parte, en diciembre de 2011, el 86% de las plantas quemadas de *P. ligularis* y la totalidad de las plantas quemadas de *N. tenuis* lograron completar su ciclo de crecimiento, mientras que en noviembre de 2012, sólo el 14% y 12% de las plantas de *P. ligularis* y *N. tenuis*, respectivamente, se encontraban en estado reproductivo. La mayor producción de tallos reproductivos de las especies palatables encontrados en el área quemada durante el primer año respecto del segundo, podría deberse a un estímulo de corta duración para la diferenciación floral inducido por la quema (Ehrenreich, 1959), o tal vez sea consecuencia del adelanto en la fecha de muestreo del segundo año. Si las mediciones hubiesen sido tomadas en diciembre, quizás los valores hubiesen sido más elevados. Por otra parte, el menor esfuerzo reproductivo observado en las plantas de *A. ambigua*, respecto de las especies palatables, podría ser una característica propia de esta especie, ya que fue hallado tanto en especies quemadas como en aquellas no quemadas. Finalmente, también se encontró, que al final del estudio, sólo las plantas de *P. ligularis* y *N. tenuis* que fueron expuestas a los tratamientos T4 y T3, respectivamente, lograron sobrepasar la proporción de tallos reproductivos producidos por las plantas control de dichas especies. A su vez, estos mismos tratamientos, fueron los que produjeron la mayor cantidad de macollas por cm² de área basal en las especies mencionadas. Estos resultados sugieren una respuesta más favorable de estas especies a dichos tratamientos.

VIABILIDAD DE YEMAS AXILARES

5.1 Introducción

Las plantas de gramíneas perennes están constituidas por un conjunto de macollas de distintas edades y en distintos estados de desarrollo. La unidad básica de crecimiento de una gramínea se denomina fitómero. Cada fitómero está compuesto por una lámina, vaina, nudo, entrenudo y yema axilar, y deriva del meristema apical de las macollas (Hyder, 1972). El tamaño, el número y la disposición espacial de los fitómeros determina la arquitectura de las macollas individuales (Briske, 1991). Luego, las nuevas macollas se desarrollan a partir de las yemas axilares de las macollas parentales para repetir el proceso (Dahl, 1995).

La presencia de las yemas axilares asegura la perennidad de las especies por proveer una fuente meristemática para la producción de macollas (Hyder, 1974). La productividad de una gramínea depende en gran medida de la habilidad de la planta para iniciar macollas y del desarrollo posterior de las mismas (Laude, 1972). Es por ello que el conocimiento del número de yemas axilares en las gramíneas perennes y su viabilidad, permite evaluar la capacidad que tiene una macolla para reemplazarse a sí misma, asegurando la persistencia de la especie.

En los pastizales naturales las gramíneas pueden estar expuestas de forma simultánea o no a disturbios como el fuego y el pastoreo, que remueven la parte aérea de las plantas. La cantidad y el tipo de tejidos removidos son los factores más importantes que determinan el impacto de dichos disturbios sobre las plantas y las características de la posterior recuperación (Briske, 1991; Richards, 1993; Klimesová y Klimes, 2007). La supervivencia y productividad sostenida de las gramíneas perennes luego de eventos de defoliación o fuego dependerá de la producción de nuevos tallos a partir de yemas axilares (Briske, 1991, Van Loo, 1992; Lennartsson *et al.*, 1997). Así, la respuesta de la vegetación ante la ocurrencia de un disturbio diferirá entre grupos funcionales no solo de acuerdo al momento y severidad del disturbio (Klimesová y

Klimes, 2007; Dalgleish y Hartnett, 2009; Carter *et al.*, 2012), sino también según la distribución vertical de las yemas en las macollas y su viabilidad (Huhta *et al.*, 2003).

Luego de una defoliación que deja los diferentes tipos de meristemas activos en la planta, el crecimiento es más rápido desde los meristemas intercalares, seguido por los primordios foliares, y finalmente a partir de la activación y subsiguiente crecimiento de las yemas axilares (Hyder, 1974; Briske, 1991). El crecimiento desde los meristemas intercalares resulta de la expansión de células previamente diferenciadas; mientras que, el crecimiento desde las yemas axilares es retardado por el tiempo necesario para la diferenciación y crecimiento de los primordios foliares (Briske, 1991; Briske y Noy-Meyr, 1997; Cuesta Muñoz, 2005). Por lo tanto, defoliaciones severas y frecuentes podrían comprometer la perpetuidad de las especies, ya que disminuyen la capacidad fotosintética de la planta y por ende, la energía disponible para la producción y desarrollo de las yemas axilares (Hyder, 1972). Dicha producción y desarrollo aproximadamente necesita de 10 a 15 días (Olson y Richards, 1988 a y b).

El fuego remueve la broza y vegetación existente (Hulbert, 1969). La eliminación de la fitomasa aumenta la cantidad de luz que llega a la superficie del suelo, calentándola (Knapp *et al.* 1998), y altera la relación rojo: rojo lejano de la luz incidente (Willems, 1983). El aumento en la relación rojo: rojo lejano de la radiación incidente (Tomlinson y O'Connor, 2004) y el incremento de las temperaturas del suelo (Svejcar, 1990) son factores claves para el crecimiento y desarrollo de las yemas axilares en las macollas. La alta productividad obtenida debido al aumento en la tasa de macollaje resultante de este proceso en áreas recientemente quemadas, repone el banco de yemas (Benson *et al.*, 2004). El tamaño del banco de yemas y la capacidad de regeneración del tejido meristemático son importantes en la respuesta de las plantas luego de un fuego. El potencial de rebrote de las gramíneas perennes puede ser afectado si el número de yemas axilares y/o su viabilidad son reducidas por el efecto del fuego (Zammit, 1988). Sin embargo, se cree que la combinación de la quema y la defoliación podría ser aún más perjudicial (Jirik y Bunting, 1994). Bóo *et al.* (1997) informaron que si bien la combinación de reiteradas quemadas controladas seguidas por pastoreo adecuado podría ser un factor clave para aumentar la producción forrajera de las gramíneas deseables en el Caldenal, resultaría esencial dejar un tiempo de descanso de al menos seis meses luego de realizada la quema, para no perjudicar a las gramíneas forrajeras perennes.

El objetivo de este capítulo fue analizar el efecto de las distintas combinaciones de quema con o sin defoliación en los estadios fenológicos vegetativo, elongación de entrenudos o ambos estadios, durante el primer o segundo año de estudio, sobre el número de yemas totales y metabólicamente activas, dormantes y muertas en plantas de *P. ligularis*, *N. tenuis* y *A. ambigua*. Las hipótesis de trabajo fueron que (1) el menor número de yemas metabólicamente activas, se registran en las macollas de plantas defoliadas dos veces (vegetativo y elongación de entrenudos) después de la quema en los dos años de estudio, y (2) las plantas de *P. ligularis* tienen valores similares en el número total de yemas metabólicamente activas, dormantes o muertas que las plantas de *N. tenuis* y *A. ambigua* en todos los tratamientos y años estudiados.

5.2 Materiales y métodos

5.2.1 Mediciones

Las mediciones se realizaron sobre las plantas control y aquellas que recibieron las distintas combinaciones de quema con o sin defoliación detalladas en la Tabla 3.1 (Capítulo 3). Los muestreos se efectuaron luego de la quema y antes de la primera defoliación y posteriormente dentro de los 20-30 días después de cada defoliación durante los ciclos de crecimiento 2011 y 2012 de las gramíneas perennes.

En cada una de las fechas mencionadas se extrajo una macolla de posición intermedia (entre centro y periferia) de cada planta, que tuviera al menos una hoja verde (Fig. 5.1). En cada base de macolla se determinó el número de yemas axilares total y metabólicamente activas, dormantes y muertas según Busso *et al.* (1989) (Fig. 5.2). Las macollas fueron disectadas bajo microscopio estereoscópico a fin de obtener las yemas axilares. Cada yema se cortó en dos mitades que luego fueron sumergidas en frascos individuales conteniendo 25 ml de una solución de cloruro de trifetil tetrazolio (TTC) al 0,6% (p/v)-buffer fosfato ($\text{Na}_2\text{HPO}_4\text{-KH}_2\text{PO}_4$) 0,05 M, junto a 0,05% (v/v) de un agente humectante (Tween 20; Steponkus y Lanphear, 1967). Estas muestras se incubaron en oscuridad a 30° C durante 15 horas. Una vez transcurrido este plazo, se enjuagaron con agua destilada y se observaron nuevamente bajo microscopio estereoscópico. Se consideraron viables aquellas yemas teñidas de color rojo, indicando una reducción enzimática de la sal de tetrazolio, incolora, a formázan insoluble, rojo. Esta reducción se produce debido a la actividad respiratoria de las células. Las yemas que no se teñieron como resultado de su muy baja (dormantes) o nula (muertas) actividad respiratoria, fueron seccionadas con bisturí en láminas delgadas y sumergidas en una solución de Azul de Evans al 0,25% (p/v). Las mismas permanecieron en esta solución por un período de 30 minutos, a temperatura ambiente (20°C). Este colorante permite diferenciar células vivas de muertas debido a que las primeras retienen las propiedades semipermeables de sus membranas celulares, impidiendo la penetración del colorante. Las células muertas, por su parte, se colorean de azul en su totalidad (Gaff y Okong'Ogola, 1971). Las secciones coloreadas se enjuagaron con agua destilada, se montaron en portaobjetos y se observaron en microscopio compuesto (Leica ICC50)

con objetivo de inmersión (1000X). Las yemas en cuyas células solo se observó tinción de azul en las paredes, permaneciendo su interior incoloro, fueron clasificadas como dormantes, mientras que aquellas teñidas completamente de azul se consideraron muertas (Fig. 5.3).

La ruptura del tejido de gran parte de las yemas al momento de su corte para la obtención de láminas delgadas y su posterior tinción con Azul de Evans, ocasionó que (1) sólo se detectara con seguridad una yema dormante, y (2) no se pueda asegurar que las yemas clasificadas como muertas realmente lo estén. En consecuencia, (1) se retiró del análisis la categoría “yemas dormantes” y (2) las yemas clasificadas como muertas incluyen yemas de baja (dormantes) o nula (muertas) actividad metabólica. En un estudio posterior se perfeccionó la metodología para el corte de las yemas, lográndose corroborar la importancia del empleo del Azul de Evans para la detección de yemas dormantes (Busso *et al.*, 2015).

Por otra parte, debido a la ausencia de los datos provenientes de los muestreos de 2011 por robo de las planillas de resultados y el disco de almacenamiento de datos que contenía la información, sólo se informarán los resultados obtenidos durante el segundo año de estudio.

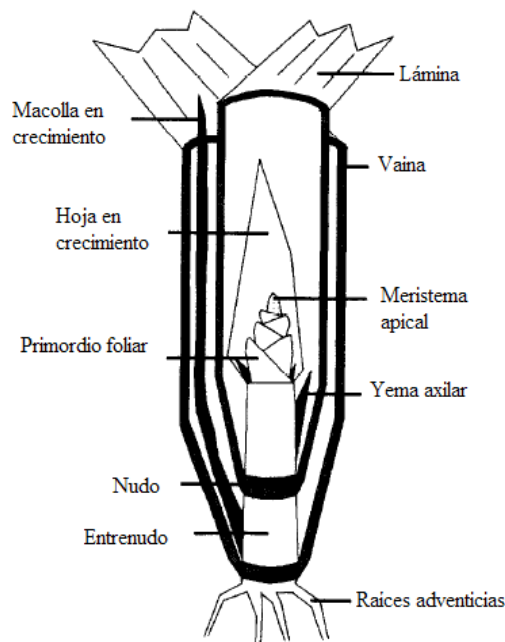


Figura 5.1. Corte longitudinal de una base de tallo en una macolla de gramíneas. Imagen tomada de Murphy y Briske (1992).

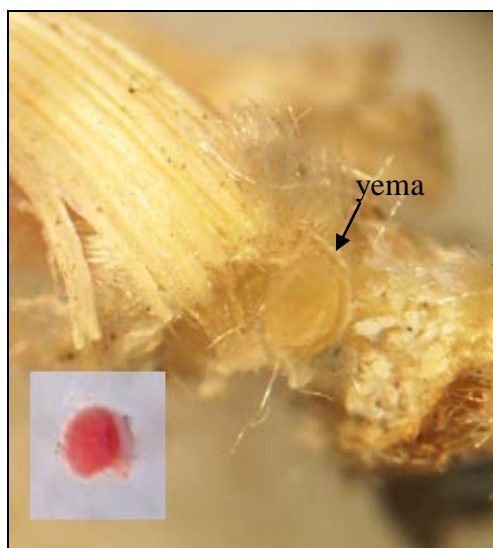


Figura 5.2. Vista a la lupa de una yema en una macolla de *Amelichloa ambigua*. En la parte inferior izquierda se puede observar la misma yema teñida con TTC.

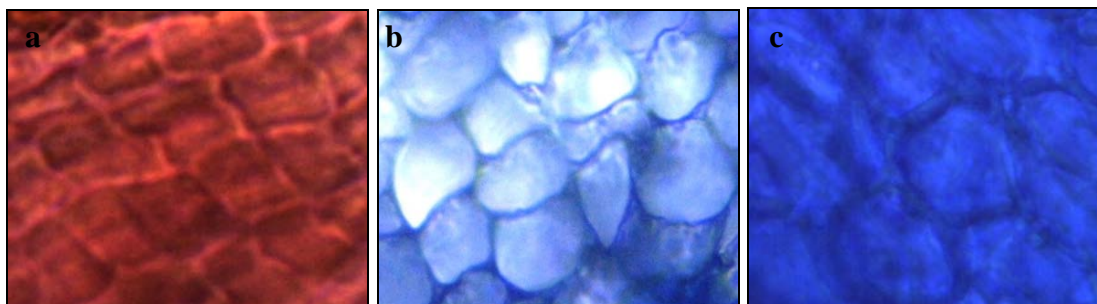


Figura 5.3. Vista al microscopio (1000X) de células de yemas de *A. ambigua* (a) metabólicamente activas, (b) dormantes y (c) muertas. Ver explicación en el texto.

5.2.2 Análisis estadísticos

Los datos obtenidos se analizaron con el software estadístico INFOSTAT (Di Rienzo *et al.*, 2013). Previo al análisis los datos fueron transformados con $\sqrt{(x+1)}$ a fin

de cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad. En las figuras se presentan los valores sin transformar.

El número de yemas / macolla se analizó con ANOVA en un diseño de parcela dividida en el tiempo, tomándose como parcelas principales las especies y los tratamientos, y como subparcela, las fechas de muestreo. La viabilidad de las yemas se analizó con ANOVA en un diseño de parcela dividida en el tiempo, empleando como parcelas principales las especies y los tratamientos y como subparcelas las fechas de muestreo y categorías de yemas (metabólicamente activas o muertas). Para las dos variables mencionadas, la comparación de medias se realizó mediante el test de Tukey, con un nivel de significación del 0,05.

5.3 Resultados

5.3.1 Número de yemas por macolla

No se detectaron ($p > 0,05$) interacciones significativas entre factores ni se encontró ($p > 0,05$) efecto de los tratamientos. *Nassella tenuis* presentó mayor ($p \leq 0,05$) número de yemas en cada macolla que *A. ambigua*, y ésta mayor ($p \leq 0,05$) que *P. ligularis* (Fig. 5.4A). Las plantas de las tres especies en estado vegetativo (12-06-12) exhibieron mayor ($p \leq 0,05$) número de yemas totales por macolla que durante la elongación de entrenudos (04-10-12; Fig. 5.4B).

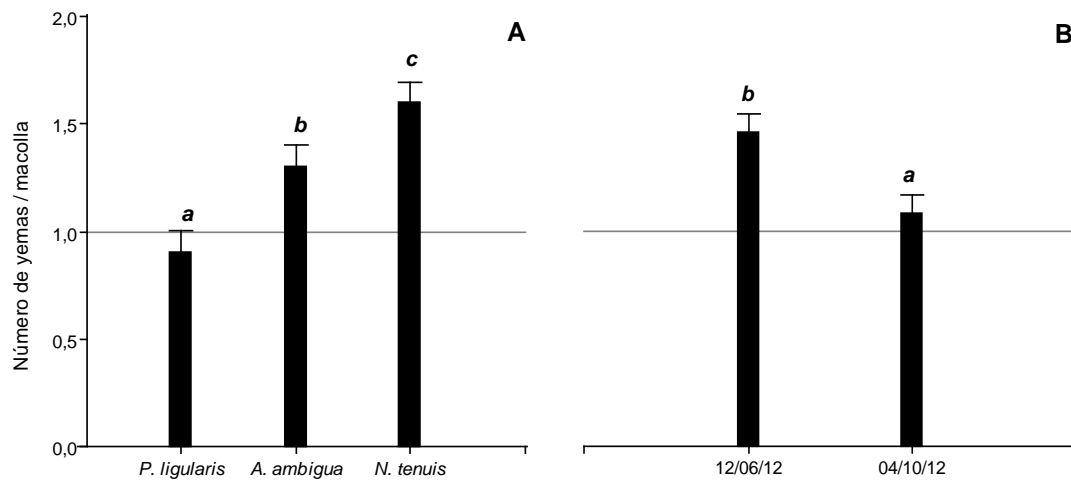


Figura 5.4. Número de yemas por macolla para: (A) cada especie en promedio sobre las fechas de muestreo y los tratamientos, y (B) cada fecha de muestreo en promedio sobre las especies y tratamientos; en plantas expuestas o no a las distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1). Cada barra es el promedio \pm 1 error estándar de $n=96$ (A) y $n=144$ (B). Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies (A) o fechas de muestreo (B).

5.3.2 Viabilidad de yemas

Se detectaron interacciones significativas ($p \leq 0,05$) entre especies y categorías, y entre fechas y categorías. En ambas fechas de muestreo, las tres especies presentaron un mayor ($p \leq 0,05$) número de yemas metabólicamente activas que muertas (Fig. 5.5 A y

B). Las plantas de *A. ambigua* y *N. tenuis* presentaron un mayor ($p \leq 0,05$) número de yemas metabólicamente activas que las de *P. ligularis*; sin embargo, las tres especies no difirieron ($p > 0,05$) en el número de yemas muertas. (Fig. 5.5 A). De la primera a la segunda fecha de muestreo disminuyó ($p \leq 0,05$) el número de yemas metabólicamente activas y se incrementó ($p \leq 0,05$) el número de yemas muertas (Fig. 5.5 B). Es importante recordar que el término “muertas” incluye las categorías dormantes y muertas.

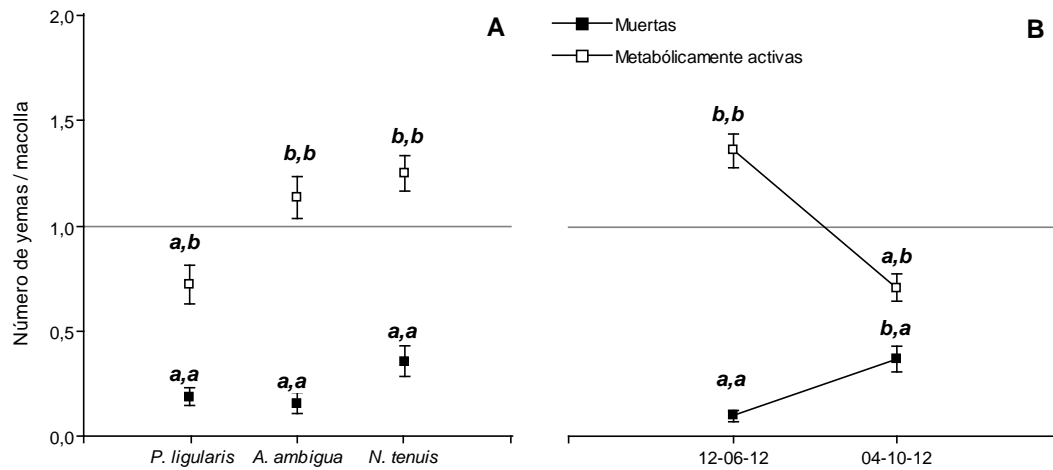


Figura 5.5. Número de yemas metabólicamente activas y muertas por macolla para cada especie (A) y fecha de muestreo (B) en plantas expuestas o no a las distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1). Cada punto es el promedio ± 1 error estándar de $n=96$ (A) y $n=144$ (B). Letras distintas delante de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies (A) o fechas de muestreo (B). Letras distintas detrás de la coma indican diferencias significativas entre categorías (yemas metabólicamente activas o muertas; A y B).

5.4 Discusión

El número de yemas totales por macolla fue de 0,9, 1,3 y 1,6 para *P. ligularis*, *A. ambigua* y *N. tenuis*, respectivamente. Estos valores resultan levemente inferiores a los hallados por otros autores para las mismas especies. En macollas de *N. tenuis* se informaron 1,8 a 1,9 (Busso *et al.*, 1993) y 2,1 a 2,6 (Peláez *et al.*, 1997) yemas en plantas quemadas y no quemadas. Además, Becker *et al.* (1997 a) encontraron 2,1 yemas, y Flemmer *et al.* (2002) 2 a 5 yemas en plantas defoliadas y no defoliadas de la misma especie. Por otra parte, Gittins (2010) halló 1 a 5 y Souto *et al.* (2004) 4,5 a 6,5 yemas en plantas defoliadas y no defoliadas de *P. ligularis*; mientras que, Peláez *et al.* (2009) encontró aproximadamente 1 a 2 yemas por macolla en plantas defoliadas y no defoliadas de la misma especie, luego de una quema controlada.

Las macollas de las tres especies estudiadas que fueron expuestas a las distintas combinaciones de quema con o sin defoliación, presentaron valores similares en el número de yemas totales, metabólicamente activas y muertas que las macollas de las plantas control. Esto sugeriría que luego de severos disturbios, las plantas de estas especies podrían mantener la capacidad potencial para reestablecer la superficie fotosintética. Resultados similares se han informado para macollas de plantas no quemadas de *P. ligularis* luego de ser expuestas a distintos tratamientos de defoliación (Busso *et al.*, 2011), y para macollas de *P. ligularis* y *Piptochaetium napostaense* quemadas y defoliadas en estado vegetativo o durante la elongación de los entrenudos Peláez *et al.* (2009). Sin embargo, Souto *et al.* (2004) comunicaron que hacia el final de la estación de crecimiento, las macollas de plantas no quemadas de *P. ligularis* que fueron defoliadas más de tres veces, mostraron un menor número de yemas metabólicamente activas que las macollas de plantas sin defoliar, infiriendo que una alta frecuencia de defoliación incrementaría el número de yemas muertas en las bases de los tallos de esta especie. Reducciones en el número de yemas axilares por macolla en respuesta a defoliaciones severas también han sido informadas en plantas no quemadas de *Thinopyrum intermedium* y *Psathyrostachys juncea* (Hendrickson y Berdahlj, 2002), *Agropyron spicatum* (Busso *et al.*, 1989), *Leymus chilensis* (Wang *et al.*, 2004), y *Andropogon gerardii* (Mullahey *et al.*, 1990). El incremento en la mortalidad de yemas axilares ante un aumento en la severidad o frecuencia de un disturbio, podría contribuir

a la reducción de la perennidad de las especies, poniendo en peligro su persistencia en el pastizal (Briske y Richards, 1995).

El número de yemas totales y metabólicamente activas fue menor en las macollas de plantas de *P. ligularis* que en las de *A. ambigua* y *N. tenuis*. Wright y Bailey (1982) revelaron que las gramíneas que presentan grandes acumulaciones de material vegetal muerto en pie, alcanzan temperaturas elevadas por largos períodos de tiempo cuando son quemadas. La mayor área basal y número de macollas totales al momento de la quema en plantas de *P. ligularis* ($146,7 \pm 24,6 \text{ cm}^2$; $391,3 \pm 74,2$ macollas; $n=6$) respecto a *A. ambigua* ($47,6 \pm 24,6 \text{ cm}^2$; $117,3 \pm 74,2$ macollas; $n=6$) y *N. tenuis* ($40,3 \pm 24,6 \text{ cm}^2$; $123,3 \pm 74,2$ macollas; $n=6$), pudo haber causado una quema más intensa (mayor temperatura) en las plantas de esta especie que en las otras dos. De esta manera, la presencia de mayores temperaturas sobre los puntos de crecimiento de *P. ligularis* que sobre las otras especies, podría haber afectado en mayor medida a sus yemas axilares. Sin embargo, la mayor producción de macollas verdes obtenida en plantas de *P. ligularis* respecto a las otras dos especies ($F=27,99$; $p<0,0001$; $n=96$. *P. ligularis*: $281,17 \pm 18,4$; *A. ambigua*: $125,59 \pm 18,4$; *N. tenuis*: $101,73 \pm 18,4$) sugiere que si bien esta especie posee el menor número de yemas / macolla, su prevalencia y productividad en el pastizal no estaría en peligro por efecto del fuego y/o sucesivas defoliaciones. Esto es debido a que a nivel de planta, *P. ligularis* supera a las demás especies en el número de yemas totales ($F=3,84$; $p=0,02$; $n=96$; *P. ligularis*: $308,65 \pm 41,8$; *N. tenuis*: $170,63 \pm 41,8$; *A. ambigua*: $163,27 \pm 41,8$) y metabólicamente activas ($F=2,95$; $p=0,05$; $n=96$; *P. ligularis*: $264,08 \pm 41$; *A. ambigua*: $143,66 \pm 41$; *N. tenuis*: $140,71 \pm 41$), lo que le otorgaría una ventaja competitiva importante.

Poa ligularis, *A. ambigua* y *N. tenuis* presentaron un mayor número de yemas metabólicamente activas que muertas en todas las fechas de muestreo, exhibiendo un número similar de yemas muertas entre especies. Peláez *et al.* (1997) tampoco encontraron diferencias en el número de yemas muertas en las bases de tallos de *Jarava ichu*, *N. tenuis* y *P. napostaense*, sugiriendo que el fuego afectaría de forma similar a las tres especies, pudiendo limitar el rebrote post quema de las mismas. Sin embargo, Peláez *et al.* (2009) hallaron un menor número de yemas muertas en *P. ligularis* que en *P. napostaense* luego que las plantas quemadas fueron defoliadas durante el estado vegetativo, sugiriendo que la viabilidad de las yemas de estas especies podría estar

afectada por la longitud del período de descanso luego de la quema. Si el período es breve y la defoliación ocurre durante el estado vegetativo luego del fuego, la producción de macollas podría ser reducida.

Las macollas de las tres especies estudiadas presentaron la mayor cantidad de yemas totales y metabólicamente activas en junio (estado vegetativo); mientras que, el menor valor se registró en octubre (estado reproductivo). Las yemas muertas exhibieron una respuesta inversa. Resultados similares fueron hallados en macollas de plantas de *N. longiglumis*, *N. tenuis* y *J. ichu* por Flemmer *et al.* (2002 a), quienes encontraron los mayores valores de abril a junio (yemas metabólicamente activas) y en octubre (yemas muertas), y los menores valores de octubre a diciembre (yemas metabólicamente activas) y de abril a junio (yemas muertas). Los meristemas apicales juegan un rol central en el potencial meristemático de las gramíneas perennes ya que cuando se encuentran en estado vegetativo, son fuente de producción de fitómeros y yemas axilares. Las yemas axilares pueden convertirse a su vez en macollas adultas que pueden producir sucesivas yemas axilares (Stubbenieck y Burzlaff, 1969; Briske y Noy-Meyr, 1997). Esta continua producción de nuevos macollos con sus correspondientes yemas podría explicar la mayor cantidad de yemas encontradas en junio, durante la etapa de macollaje de las especies en estudio. La inducción floral, en respuesta a estímulos fotoperiódicos, marca la transición del meristema apical del estado vegetativo al reproductivo (Langer, 1972). Los primordios de hojas y yemas axilares se diferencian rápidamente otorgándole al ápice meristemático una apariencia de doble arruga. Mientras que los primordios de espiguillas son diferenciados a partir de las yemas axilares, los primordios foliares quedan inhibidos produciendo una detención del desarrollo vegetativo (Briske, 1991). Debido a esto, es de esperar un menor número de yemas durante la etapa reproductiva.

NITRÓGENO DISPONIBLE EN EL SUELO

6.1 Introducción

El nitrógeno es uno de los nutrientes que más limita la productividad primaria de los ecosistemas naturales, principalmente en zonas áridas y semiáridas (Vitousek *et al.*, 1997; Fenn *et al.*, 1998; Chapin *et al.*, 2002; Celaya Michel y Castellanos Villegas, 2011). Las plantas son una parte integral del ciclo del nitrógeno en los ecosistemas, debido a que toman el nitrógeno disponible (amonio y nitrato) del suelo, lo asimilan y producen biomasa, que posteriormente se descompondrá y liberará nitrógeno (Raison, 1979). Las especies de plantas difieren en las tasas de absorción de nitrógeno, en la calidad de la broza y en la eficiencia con la que producen biomasa por unidad de nitrógeno, afectando diferencialmente la descomposición y el ciclado del nitrógeno (Knops *et al.*, 2002).

La identidad de las especies puede ser un factor determinante en las entradas y salidas del nitrógeno al sistema, modificando el ciclado de este nutriente (de Mazancourt *et al.*, 1998). Las especies pueden afectar el lixiviado de los nitratos a través de sus tasas de absorción. Wedin y Tilman (1990) sugirieron que altas tasas de absorción combinadas con bajas tasas de mineralización son la principal explicación de las reducidas concentraciones de nitratos encontradas en pastizales naturales de Estados Unidos. El impacto de las especies sobre la mineralización del nitrógeno puede darse a través de la producción y descomposición de broza de diferente calidad (Hobbie, 1992). Diferencias en las tasas de mineralización frecuentemente se correlacionan con diferencias en el contenido de nitrógeno inicial de la broza o con su relación C: N (Wedin y Tilman, 1990). En un estudio realizado a escala global durante 10 años, en diferentes sitios ubicados en siete biomas distintos, Parton *et al.* (2007) demostraron que el nitrógeno liberado inicialmente desde la broza, está mayormente asociado a la concentración inicial de nitrógeno en el tejido, más allá del clima, las condiciones edáficas, o la biota del suelo. Por lo tanto, la concentración de nitrógeno inicial sería uno de los factores dominantes en el control de la mineralización y liberación de

nitrógeno durante la descomposición a escala global. Entretanto, las especies, a través de su calidad, producirían cambios sobre una pequeña fracción de la materia orgánica del suelo que controla la mineralización de nitrógeno en el corto plazo (Parton *et al.*, 2007).

El fuego y la herbivoría ejercen control sobre el flujo de energía de los ecosistemas terrestres (McNaughton 1976; Frost y Robertson 1985; Holland *et al.*, 1992; Frank *et al.* 1998; Oesterheld *et al.* 1999), debido a que pueden afectar las características cuantitativas (ej. biomasa, frecuencia, densidad, cobertura) y cualitativas (ej. vigor, formas de vida, etc.) de la vegetación. Esto tiene efectos determinantes en el *pool* de nutrientes de las plantas y el suelo, influyendo en el ciclado y la disponibilidad de los mismos (Hobbs 1996; Blair *et al.* 1998; Knapp *et al.* 1999; Anderson, 2006). El nitrógeno es uno de nutrientes más susceptible a la volatilización (Wells *et al.*, 1979; Boerner, 1982). Las pérdidas de nitrógeno durante la combustión de *Calluna vulgaris* (L.) Hull fueron de 42 y 57% del nitrógeno total contenido en el material vegetal sin quemar, a 310°C y 750°C, respectivamente (Evans y Allen, 1971). Raison *et al.* (1985) informaron que la proporción de nitrógeno perdido desde el material vegetal durante la combustión, se incrementó linealmente con el porcentaje del peso del combustible perdido durante la combustión. Por otra parte, Lobert *et al.* (1990) demostraron que hasta un 50% del nitrógeno perdido durante la combustión de la biomasa es perdido como N₂. El fuego, al comportarse como un consumidor de biomasa generalista, homogeneiza los efectos sobre la disponibilidad y el ciclado de nutrientes (Hobbs, 1996). Como contrapartida, la herbivoría selectiva realizada por los animales domésticos, puede desacelerar el ciclado de nutrientes cambiando la composición de especies vegetales hacia especies no palatables, de baja calidad nutritiva (Anderson *et al.*, 2007). Sin embargo, luego de hacer mediciones continuas a lo largo de un año en pastizales de Uruguay, Semmartin *et al.* (2006) no encontraron diferencias significativas en la dinámica del nitrógeno mineral, entre sitios pastoreados y no pastoreados.

Estudios realizados en diferentes ecosistemas del mundo, demuestran que el efecto del fuego sobre el suelo es variable, dependiendo de la severidad, de la calidad y del grado de incorporación de las cenizas, y de la frecuencia de las quemadas (Giardina *et al.*, 2000; Smith *et al.*, 2001; Albanesi y Anriquez, 2003; Arocena y Opio, 2003; Hubbert *et al.*, 2006). La combinación de la temperatura máxima alcanzada durante una

quema y el tiempo de exposición, producen un impacto térmico en el suelo que depende además, del contenido de humedad del mismo y de factores intrínsecos como la textura, que condicionan la transmisión del calor en el cuerpo del suelo (Hepper *et al.*, 2008).

Durante una quema, ocurren pérdidas de nutrientes del suelo causadas principalmente por los procesos de volatilización y lixiviación (Giardina *et al.*, 2000), pero también existe un enriquecimiento temporal, atribuido a la mineralización de la materia orgánica del suelo y de la ceniza dejada por la biomasa aérea (Albanezi y Anriquez, 2003). Durante la combustión, el nitrógeno es fácilmente perdido, debido a que se volatiliza rápidamente a temperaturas de quema relativamente bajas (200°C; White *et al.*, 1973). Se ha documentado que esta pérdida está significativamente correlacionada con el tipo de fuego, el combustible consumido y la intensidad del fuego (Raison *et al.*, 1985).

El fuego cambia las propiedades del suelo como resultado de la exposición directa a las altas temperaturas y la deposición de cenizas. Además, hay efectos indirectos a largo plazo, causados por cambios en el microclima y en la composición de especies (Raison *et al.*, 1990). Estos cambios dependen, entre otros factores, de la duración del fuego, la temperatura máxima de la quema, la textura del suelo y el contenido de agua (Wright y Bailey, 1982). Algunos estudios sobre los efectos del fuego sobre el suelo, han mostrado cambios en los niveles de nutrientes resultantes principalmente de la pérdida del nitrógeno total, pero a corto plazo incrementos en el nitrógeno disponible y otros nutrientes (Biederbeck *et al.*, 1980; Kutiel y Naveh, 1987; Fenn *et al.*, 1998; Saá *et al.*, 1998).

Se ha sugerido que el nitrógeno mineralizable es un índice de la capacidad del suelo para suministrar nitrógeno disponible para las plantas (Picone *et al.*, 2003). Muchos estudios han indicado que el fuego puede incrementar la disponibilidad de amonio y nitrato del suelo (Rapp, 1990; Kaye y Hart, 1998), debido a que provoca la descomposición química de la materia orgánica, incrementando la mineralización del nitrógeno (Grove *et al.*, 1986). Sin embargo, a pesar que existen evidencias de un enriquecimiento temporal de nutrientes del suelo por la súbita mineralización de la materia orgánica al quemarse (Guillón, 1983), no se sabe si esto favorece por igual a

todas las especies o si por el contrario, algunas son más capaces de aprovecharlo que otras (Canales y Silva, 1987).

El objetivo de este capítulo fue analizar el contenido de nitrógeno disponible en el suelo debajo de plantas de *P. ligularis*, *N. tenuis* y *A. ambigua*, en las distintas combinaciones de quema con o sin defoliación en los estadios fenológicos vegetativo, elongación de entrenudos o ambos estadios, y su evolución al cabo de un año y medio luego de la quema. Las hipótesis de trabajo fueron que (1) la concentración de nitrógeno disponible en el suelo inmediatamente luego de la quema es mayor debajo de plantas quemadas que de plantas no quemadas. Con el transcurso del tiempo estas diferencias desaparecen gradualmente; (2) los mayores valores de nitrógeno disponible en el suelo se encuentran debajo de las plantas de *P. ligularis*; y (3) al finalizar el estudio, las plantas defoliadas en los distintos estadios fenológicos de las tres especies, tienen valores menores o similares, pero no mayores, de nitrógeno disponible en el suelo que las plantas no defoliadas.

6.2 Materiales y métodos

6.2.1 Mediciones

Las mediciones se realizaron sobre las plantas control y aquellas que recibieron distintos tratamientos, constituidos por combinaciones de quema (Q), sin (ND) o con defoliación en los estadios vegetativo (DV), elongación de entrenudos (DE) o ambos estadios (D V+E), durante el primer, segundo año o ambos años de estudio (Tabla 6.1).

Tabla 6.1. Detalle de los tratamientos aplicados a los parches (n=6) para cada especie.

TRATAMIENTOS		1° AÑO	2° AÑO
1 (control)	NQ	ND	ND
2	Q	ND	ND
3	Q	DV	D V
4	Q	DE	ND
5	Q	D (V + E)	DV
6	Q	ND	D V

Los muestreos se efectuaron luego de la quema, los días 04/04/11, 11/05/11, 30/09/11, 03/12/11 y 05/06/12. En cada una de las fechas mencionadas, se extrajo una muestra de suelo (500g) de la rizósfera de cada planta (n=6) con un cilindro hoyador, a 5 cm de profundidad. Éstas fueron llevadas al LANAIS N-15, CONICET-UNS, donde se determinaron el $N-NH_4^+$ y $N-NO_3^-$ en el suelo por el método de arrastre de vapor con MgO y aleación de Devarda (Mulvaney *et al.*, 1996). Dichos valores fueron sumados para obtener el nitrógeno disponible en el suelo.

6.2.2 Análisis estadísticos

Los datos obtenidos se analizaron con el software estadístico INFOSTAT (Di Rienzo *et al.*, 2013). Debido a la presencia de distinto número de tratamientos en cada fecha de muestreo, para el análisis de la variable se realizó un cuadro de doble entrada con ANOVAS bifactoriales (factores: especies y tratamientos) para cada fecha de

muestreo; y ANOVAS bifactoriales (factores: especies y fechas de muestreo) para cada tratamiento. Cuando se encontraron interacciones significativas se realizaron ANOVAS simples para cada factor por separado. La comparación de medias se realizó mediante el Test de Tukey con un nivel de significación de 0,05.

6.3 Resultados

En la primera fecha de muestreo, 12 días luego de la quema, el nitrógeno disponible debajo de las especies en estudio, fue similar ($p > 0,05$) en sitios quemados y en los no quemados. Además, debajo de *A. ambigua* se encontraron mayores ($p \leq 0,05$) valores que debajo de las especies palatables (Fig. 6.1). En las dos fechas siguientes, se encontró más ($p \leq 0,05$) nitrógeno en los sitios quemados que en el control, sin detectarse diferencias ($p > 0,05$) entre especies en la segunda fecha. En la tercera fecha, el suelo debajo de *A. ambigua* y *P. ligularis* presentó mayor ($p \leq 0,05$) concentración de nitrógeno que debajo de *N. tenuis*. En diciembre de 2011, el suelo debajo de las plantas de *A. ambigua* que fueron expuestas a T2 exhibió mayor ($p \leq 0,05$) concentración de nitrógeno que debajo de las plantas que fueron expuestas a T5; al mismo tiempo, no se detectaron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre tratamientos, en la concentración de nitrógeno debajo de las especies palatables. Además, en T2 y T3 las muestras debajo de *A. ambigua* exhibieron mayor valor que debajo de *N. tenuis*. Finalmente, en junio de 2012, el control mostró valores más elevados ($p \leq 0,05$) que T2 (debajo de *P. ligularis*) y T5 (debajo de *A. ambigua*); mientras que, debajo de *N. tenuis* los valores fueron similares ($p > 0,05$) en todos los tratamientos (Fig. 6.1). Al mismo tiempo, las muestras debajo de *N. tenuis* exhibieron valores inferiores ($p \leq 0,05$) que las de *P. ligularis* (en el control, T3 y T4) y *A. ambigua* (en T6); mientras que, los tratamientos T2 y T5 no difirieron ($p > 0,05$) entre especies (Fig. 6.1).

Respecto a la variación del nitrógeno disponible a lo largo del tiempo, en general, se encontró un incremento de la primera a la última fecha de muestreo (Tabla 6.2). En el control, la última fecha difirió ($p \leq 0,05$) de las demás debajo de *P. ligularis*. Al mismo tiempo, la concentración hallada en esta fecha superó ($p \leq 0,05$) los valores encontrados el 30/09/11 y a su vez éstos, a los obtenidos el 11/05/11, debajo de *A. ambigua* y *N. tenuis*. En T2, las fechas 3 y 5 exhibieron los valores más elevados ($p \leq 0,05$); mientras que, en T3 la fecha 5 presentó mayor ($p \leq 0,05$) valor que la 3 y ésta mayor ($p \leq 0,05$) que la 4. Por otra parte, en T4 (debajo de *A. ambigua* y *P. ligularis*) y T5 (debajo de las 3 especies) se encontró mayor ($p \leq 0,05$) concentración de nitrógeno disponible en la quinta, que en la cuarta fecha de muestreo. También en T4, el suelo debajo de *N. tenuis* mantuvo valores relativamente constantes ($p > 0,05$) durante todo el estudio (Tabla 6.2).

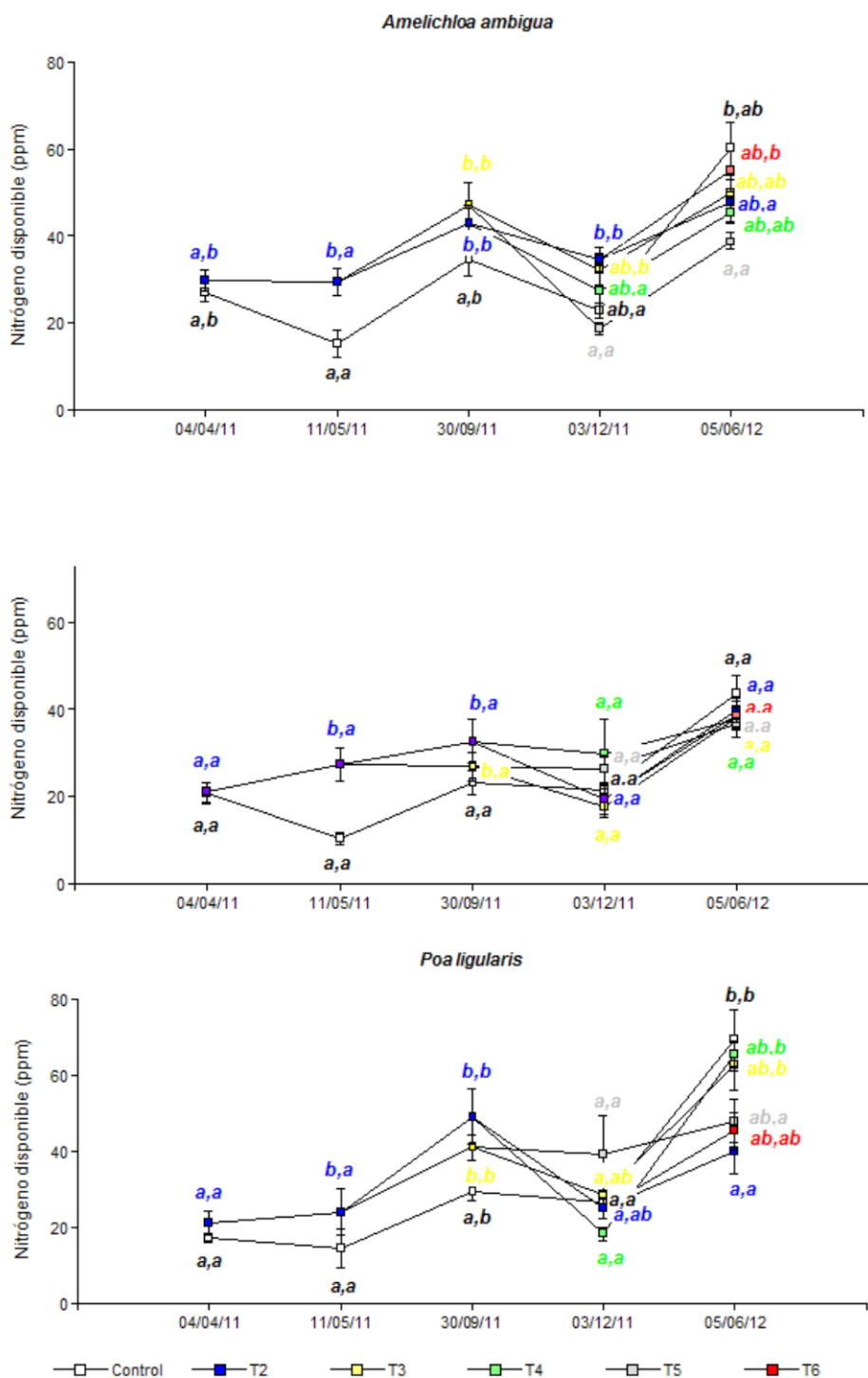


Figura 6.1. Nitrógeno disponible ($\text{N-NH}_4^+ + \text{N-NO}_3^-$; ppm) debajo de plantas de *P. ligularis*, *A. ambigua* y *N. tenuis*, expuestas o no a distintos tratamientos de quema y defoliación (ver Tabla 6.1). Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de $n=6$. Letras distintas delante de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos. Letras distintas detrás de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies. Los colores de las letras equivalen a los colores de los tratamientos.

Tabla 6.2. Variación en el tiempo del nitrógeno disponible ($\text{N-NH}_4^+ + \text{N-NO}_3^-$; ppm) debajo de plantas de *P. ligularis*, *A. ambigua* y *N. tenuis*, expuestas o no a distintos tratamientos de quema y defoliación (ver Tabla 6.1). Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de $n=6$. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre fechas de muestreo.

Tratamientos	Especies	04/04/2011	11/05/2011	30/09/2011	03/12/2011	05/06/2012
T1 (control)	<i>A. ambigua</i>	27,07 \pm 2,18ab	15,27 \pm 3,05a	34,51 \pm 3,95b	22,77 \pm 1,69ab	60,44 \pm 5,64c
	<i>N. tenuis</i>	20,58 \pm 2,47ab	10,30 \pm 1,46a	23,16 \pm 2,80b	21,38 \pm 1,28ab	43,80 \pm 4,30c
	<i>P. ligularis</i>	17,22 \pm 1,30a	14,52 \pm 4,96a	29,36 \pm 2,32a	26,49 \pm 1,52a	69,32 \pm 8,14b
T2	<i>A. ambigua</i>	29,73 \pm 2,33a	29,18 \pm 3,15a	43,14 \pm 4,08b	34,44 \pm 2,64a	48,09 \pm 5,11b
	<i>N. tenuis</i>	20,92 \pm 2,24a	27,22 \pm 3,70a	32,51 \pm 5,08b	19,45 \pm 3,62a	39,51 \pm 3,24b
	<i>P. ligularis</i>	20,92 \pm 3,09a	23,93 \pm 6,12a	49,36 \pm 7,20b	24,94 \pm 2,61a	40,23 \pm 6,35b
T3	<i>A. ambigua</i>	—	—	47,30 \pm 5,01b	32,14 \pm 3,61a	50,10 \pm 3,94c
	<i>N. tenuis</i>	—	—	26,74 \pm 3,16b	17,43 \pm 2,41a	38,05 \pm 2,80c
	<i>P. ligularis</i>	—	—	41,23 \pm 3,20b	28,38 \pm 3,79a	62,68 \pm 6,54c
T4	<i>A. ambigua</i>	—	—	—	27,24 \pm 6,24a	45,39 \pm 1,82b
	<i>N. tenuis</i>	—	—	—	29,64 \pm 7,88a	37,72 \pm 4,16a
	<i>P. ligularis</i>	—	—	—	18,21 \pm 1,67a	65,60 \pm 3,28b
T5	<i>A. ambigua</i>	—	—	—	18,62 \pm 1,38a	38,69 \pm 1,86b
	<i>N. tenuis</i>	—	—	—	26,21 \pm 3,02a	36,68 \pm 1,09b
	<i>P. ligularis</i>	—	—	—	39,51 \pm 10,2a	48,17 \pm 5,76b
T6	<i>A. ambigua</i>	—	—	—	—	55,13 \pm 4,64
	<i>N. tenuis</i>	—	—	—	—	38,75 \pm 1,86
	<i>P. ligularis</i>	—	—	—	—	45,55 \pm 4,82

6.4 Discusión

Inicialmente, debajo de las plantas de *A. ambigua*, se encontró mayor concentración de nitrógeno disponible que debajo de las otras especies estudiadas. Este resultado se podría asociar con un mayor aporte de materia orgánica de las raíces de esta especie, comparado a las otras dos. Ambrosino *et al.* (2014a) encontraron que las raíces de las plantas de *A. ambigua* aportaron una mayor cantidad de materia orgánica al suelo que las plantas de *P. ligularis* y *N. tenuis* en el mismo sitio de estudio, luego de dos meses de iniciada la investigación. El muestreo se realizó en la capa más superficial del suelo en el otoño, momento en el que ocurrió uno de los picos de precipitaciones en el sitio de estudio (ver Fig. 2.3, Capítulo 2). Busso (1993) y Wan *et al.* (2001) informaron mayores concentraciones de nitrógeno disponible y amonio, respectivamente, a menores que a mayores profundidades del suelo. Celaya Michel y Castellanos Villegas (2011) informaron que en los primeros centímetros del suelo se encuentra la mayor cantidad de materia orgánica para descomponer y mineralizar. La mineralización de la materia orgánica aportada por las raíces de las plantas de *A. ambigua*, contribuiría a explicar los resultados obtenidos. Por otra parte, la quema controlada no aumentó inmediatamente la cantidad de nitrógeno disponible en el suelo. La quema de pastizales puede originar incrementos inmediatos en el nitrógeno inorgánico, como consecuencia de la descomposición fisicoquímica de la materia orgánica del suelo por acción del calor (Kovacic *et al.*, 1986). Sin embargo, este incremento puede verse compensado por las pérdidas inmediatas de nitrógeno que ocurren en el suelo durante la quema, debido a la combustión del combustible (Blair, 1997). Además, las elevadas temperaturas alcanzadas en las capas más superficiales del suelo luego de una quema, pueden provocar una disminución inmediata en el número de microorganismos del suelo encargados de la descomposición de la materia orgánica (Ahlgren y Ahlgren, 1965). Por lo tanto, pueden no detectarse diferencias iniciales entre sitios quemados y no quemados. Sin embargo posteriormente, la liberación de nitrógeno inorgánico a través de los procesos de nitrificación, pueden elevar el contenido de nitrógeno disponible en el suelo por encima de los niveles encontrados en áreas sin quemar (De Bano *et al.*, 1998). Este incremento podría estimular el crecimiento de las plantas en sitios quemados.

En este estudio, el efecto del fuego se hizo notorio seis semanas después de la ocurrencia de dicho disturbio, y siguió en aumento hasta fines de septiembre. Si bien puede haber una disminución en el número de microorganismos inmediatamente después de una quema, las cenizas y el calor pueden alterar las propiedades químicas de los suelos, contribuyendo a la recuperación de los mismos, hasta alcanzar niveles marcadamente superiores a los encontrados en suelos no quemados (Ahlgren y Ahlgren, 1965; Ahlgren, 1974). Por otra parte, algunos autores aseguran que el aporte de las cenizas provenientes de la quema de pastizales dominados por especies herbáceas es reducido, e insuficiente para causar cambios detectables en el pH o en la disponibilidad de nutrientes (Raison 1979). El fuego tiende a hacer el suelo más favorable para las bacterias que para los hongos, posiblemente debido al incremento del pH del suelo y de los azúcares solubles en la solución del suelo (Raison, 1979). Renbuss *et al.* (1973) mencionaron que luego de una disminución inicial inmediatamente luego de una quema, el número de bacterias nitrificadoras retornó a la normalidad en una semana, se incrementó 10 veces luego de un mes, y alcanzó su punto máximo después de 18 semanas. Sin embargo, dicho número, retornó a los valores iniciales luego de 48 semanas (Renbuss *et al.*, 1973). Además, el aumento en el contenido de amonio del suelo, junto con la alteración del pH del suelo, la temperatura, la actividad microbiana y la disminución de la alelopatía, contribuyen a incrementar aún más las tasas de nitrificación del nitrógeno del suelo luego del fuego (Raison, 1979; Kaye y Hart, 1998).

Al finalizar el primer ciclo de crecimiento, los tratamientos quemados y no quemados, no mostraron diferencias significativas en la concentración de nitrógeno disponible del suelo. Picone *et al.* (2003) mencionaron que el incremento en la concentración de nitrógeno luego de una quema puede ser temporario, ya que en el suelo, es susceptible a sufrir distintas pérdidas. Otros autores han informado que los altos niveles de amonio en el suelo, generalmente persisten por algunos meses y posteriormente declinan hasta alcanzar los valores iniciales un año luego de la quema (Kaye *et al.*, 1999). Esa disminución se debe mayormente a las pérdidas de nitrógeno debidas a los procesos de nitrificación, lixiviación, inmovilización microbiana y a la absorción por las plantas (Kaye *et al.*, 1999). Wan *et al.* (2001) mencionaron además que existe una respuesta diferencial entre el amonio y el nitrato del suelo. Inmediatamente luego de la quema, el contenido de amonio se duplica y luego, va descendiendo gradualmente hasta alcanzar los niveles iniciales al cabo de un año. Por

otro lado, los nitratos sufren un pequeño incremento inmediatamente luego de la quema, triplican los valores iniciales entre los seis meses y el año, y a partir de allí descienden. Esto contribuye a explicar los resultados hallados al cabo del primer año de estudio en esta tesis.

Independientemente de las especies y los tratamientos estudiados, el nitrógeno disponible en el suelo, exhibió un comportamiento cíclico, presentando los valores más elevados durante la etapa vegetativa de las gramíneas perennes. Esto puede haberse debido, al menos en parte, a la falta de crecimiento (ej. en altura, longitud total de hoja, TRC) de las especies en estudio (excepto *A. ambigua* en algunos tratamientos) durante el invierno (ver Capítulo 4). La falta de crecimiento durante dicha estación para varias especies de gramíneas perennes nativas en el sitio de estudio fue informado por Becker *et al.* (1997 b) y Busso *et al.* (2003). Los resultados obtenidos se condicen además con los informados por Picone *et al.*, (2003). Estos autores mencionaron que al inicio del crecimiento vegetativo, la concentración de carbono mineralizable en el suelo decreció mientras que el contenido de nitrógeno mineralizable se incrementó, y que al final de la estación de crecimiento, ocurrió una respuesta opuesta. Por otra parte, una vez transcurridos 15 meses luego de la quema, el suelo debajo de las plantas control de las especies en estudio, exhibió valores similares o superiores de nitrógeno disponible a los hallados debajo de las plantas quemadas. Estos resultados coinciden con los informados por Wan *et al.* (2001) quienes mencionaron que los efectos del fuego resultarían prácticamente imperceptibles aproximadamente un año luego de realizada una quema. Esto se debería, al menos en parte, al gran crecimiento (por ej. en altura y longitud total de hojas: comparación de las fechas 25/05/2011 versus 29/12/11 en las tablas 4.5 y 4.7 del Capítulo 4) de las plantas quemadas con o sin defoliación hacia el final de la estación de crecimiento. Parte de la respuesta obtenida también podría estar asociada a la gran cantidad de broza aérea y subterránea presente en el control, debido a la falta de remoción del material vegetal por un período mayor a los 10 años.

Respecto a las especies, se ha documentado, que en pastizales áridos y semiáridos, las gramíneas palatables de etapas serales tardías, presentan altas concentraciones de nitrógeno, bajas relaciones carbono : nitrógeno y bajas concentraciones de lignina, lo que resulta en una rápida descomposición y mineralización de nutrientes (Moretto y Distel, 2001; Moretto y Distel, 2003). Las

especies de bajo valor nutritivo, en cambio, producen broza de más difícil descomposición (Hobbie, 1992; Van Vuuren *et al.*, 1993; Berendse, 1994; Aerts y De Caluwe, 1997; Picone *et al.*, 2003; Fisher *et al.*, 2006). Como resultado de lo recientemente mencionado, Moretto y Distel (2003) encontraron mayor tasa de mineralización en plantas de *P. ligularis* que en *Jarava ichu*. En el presente trabajo se observó que el suelo debajo de las plantas de *N. tenuis*, presentó menor concentración de nitrógeno inorgánico que debajo de las otras especies, en la última fecha de muestreo. Ambrosino *et al.* (2014a) informaron que luego de 13 meses de iniciado el estudio, las raíces de las plantas de *A. ambigua* presentaron mayor descomposición que las de *N. tenuis* y *P. ligularis*. Las raíces son una importante fuente de material de fácil descomposición por la actividad microbiana en los pastizales dominados por gramíneas perennes, donde la biomasa subterránea supera a la biomasa aérea, en la mayoría de las plantas (Coleman, 1976; Coleman *et al.*, 1983). También se ha documentado que al cabo de un ciclo de crecimiento, las plantas de *P. ligularis* aportan más broza foliar que las de *N. tenuis* (Ambrosino *et al.*, 2014b). El mayor aporte de materia orgánica de las plantas de *A. ambigua* y *P. ligularis*, respecto a *N. tenuis*, sumado a la presencia de adecuadas condiciones de humedad y temperatura para la mineralización de la misma, podría explicar en parte los resultados encontrados en la última fecha de muestreo.

Por otra parte, también se observó una tendencia creciente en la concentración de nitrógeno disponible en el suelo desde la primera hasta la última fecha, presentándose en la última etapa un mayor incremento que en las restantes. Los mayores valores de nitrógeno disponible al final del estudio podrían deberse en parte a un mayor tamaño de las plantas en la última fecha de muestreo. Por ejemplo, las plantas de las tres especies tuvieron un mayor área basal (excepto *P. ligularis*) y un mayor número de macollas por planta al final que al inicio del estudio (ver Capítulo 4). El mayor tamaño de las plantas hace suponer mayores valores para las biomásas aérea y subterránea. Esto asociado a que las condiciones de precipitación y temperatura fueron muy probablemente apropiadas para los procesos de mineralización de la materia orgánica a mediados de la primavera de 2012, contribuye a explicar el incremento en el nitrógeno disponible del suelo hacia el final del estudio. Además, en áreas áridas y semiáridas, la temperatura y humedad óptimas para el desarrollo bacteriano no siempre se presentan al mismo tiempo. Esto determina que las tasas de descomposición y mineralización de la materia orgánica se lleven a cabo principalmente en periodos

cortos de tiempo e irregulares en el año, durante los pulsos de humedad (Austin *et al.*, 2004). Esto es debido a que los microorganismos presentes en los suelos semiáridos están adaptados a utilizar incrementos pequeños de humedad (Huxman *et al.*, 2004). Además, en un periodo tan prolongado pueden haber ocurrido distintos procesos de ganancias y pérdidas de nitrógeno que no se investigaron en este estudio, como la temperatura, humedad y aireación del suelo, el contenido de nitrógeno del sustrato, el tipo de compuestos orgánicos y los microorganismos del suelo (Binkley y Hart, 1989).

En este estudio, las defoliaciones severas (5cm sobre el nivel del suelo) en distintos estadios fenológicos de las especies de gramíneas perennes estudiadas, luego de una quema controlada, no afectaron la concentración de nitrógeno disponible en el suelo, cuando se las comparó entre sí. Estos resultados concuerdan con la tercera hipótesis y con los estudios descritos en el Capítulo 4; las plantas defoliadas de las tres especies tuvieron en general valores similares para la mayoría de las variables de crecimiento analizadas, hacia el final del estudio. Esto contribuyó a determinar que las biomásas aéreas de las plantas defoliadas en los diferentes estadios fenológicos fueran similares (ver Capítulo 10) al finalizar el período investigado. Se ha informado, que las concentraciones de nitrógeno disponible en el suelo son similares debajo de plantas de gramíneas perennes de tamaño similar (Andrioli y Distel, 2008). Dada la cantidad y complejidad de factores que afectan el ciclado y la dinámica del nitrógeno en el suelo, el efecto de la aplicación de estas técnicas de mejoramiento de pastizales se debería analizar para cada caso particular. La eliminación de la cubierta vegetal por efecto de fuegos recurrentes e intensos y pastoreos intensivos o frecuentes del ganado doméstico, afectan los procesos y el funcionamiento de los ecosistemas áridos y semiáridos, resultando en modificaciones que a mediano y largo plazo, podrían ocasionar disminuciones en el contenido de nitrógeno del suelo (Celaya Michel y Castellanos Villegas, 2011).

DENSIDAD DE LONGITUD DE RAÍCES

7.1 Introducción

Muchas de las estrategias de supervivencia de las especies en pastizales naturales áridos y semiáridos, donde el agua y nutrientes son limitantes, dependen de sus sistemas radicales (Distel y Fernández, 1988; Brown, 1995). Las características del sistema radical de cada especie refleja las condiciones ambientales típicas del entorno nativo de la misma y varían con la etapa de desarrollo de las plantas y las condiciones de crecimiento (Nicotra *et al.*, 2002). La plasticidad radical en respuesta a la heterogeneidad ambiental varía dentro y entre los grupos taxonómicos (Anderson *et al.*, 2007). Se ha observado que las gramíneas perennes muestran menor plasticidad en la arquitectura radical que las dicotiledóneas herbáceas (Fitter y Strickland, 1991; Taub y Goldberg, 1996; Arredondo y Johnson, 1998; Bouma *et al.*, 2001). Sin embargo dichas gramíneas muestran mayor plasticidad en los rasgos asociados con el tamaño, la biomasa de raíces, el diámetro y la densidad de longitud de raíces (Robinson y Rorison, 1988; Hetrick *et al.*, 1991; Fransen *et al.*, 1998; Derner y Briske, 1999). La habilidad de las plantas para absorber agua y sales minerales del suelo está más estrechamente relacionada a la longitud de las raíces que al peso de las mismas (De Roo, 1969; Brewster y Tinker, 1970; van Noordwijk, 1992). Por lo tanto una mayor densidad de longitud de raíces estaría asociada a una mayor adquisición de nutrientes por las gramíneas perennes, contribuyendo a su habilidad competitiva (Jackson y Caldwell, 1996). Las gramíneas perennes deben equilibrar los beneficios de la inversión en la producción de nuevas raíces con el costo de reemplazar los tejidos perdidos por disturbios como el fuego y la herbivoría (Anderson *et al.*, 2007).

Pocos estudios han investigado los impactos del fuego y la remoción de biomasa aérea por herbívoros sobre los procesos ecológicos debajo de la superficie del suelo, aunque se sabe que más de dos tercios de la biomasa vegetal en los pastizales naturales se encuentra debajo del suelo en forma de raíces (Risser *et al.*, 1981; Caldwell y Richards, 1986). Si bien el fuego y el pastoreo pueden influenciar independientemente

los procesos ecológicos en los pastizales naturales, es crítico el estudio de los efectos provocados por la interacción de ambos disturbios (Hobbs *et al.*, 1991; Archibald *et al.*, 2005). El efecto neto de la interacción del fuego y el pastoreo sobre la longitud radical no es equivalente a la sumatoria de los efectos de cada disturbio analizado de forma independiente (Hubbard, 2003). Para un volumen determinado de suelo, el fuego en la ausencia de defoliación incrementa la producción de nuevas raíces resultando en un incremento en la longitud radical; mientras que, la defoliación en ausencia de fuego disminuye la mortalidad de las raíces dando como resultado un incremento en la longitud radical (Hubbard, 2003). La interpretación de estos resultados desde el punto de vista de un sólo factor podría ser que la quema seguida de defoliación maximizaría la densidad de longitud de raíces, sin embargo los resultados de estudios factoriales demuestran claramente que esta interpretación es incorrecta (Hubbard, 2003).

Johnson y Matchett (2001) encontraron que la quema estimula el crecimiento radical, mientras que el pastoreo tiene el efecto opuesto. Al combinar ambos disturbios, estos autores observaron una disminución exponencial en el crecimiento radical con el incremento en la profundidad, por lo que las nuevas raíces estarían concentradas en las capas más superficiales del suelo. De esta manera, el 55% del nuevo crecimiento radical se halló a 0-10 cm de profundidad; mientras que, el 72% se encontró en los primeros 20 cm del suelo. Becker *et al.* (1997 c) hallaron que el mayor crecimiento radical y densidad de longitud de raíces en plantas de *Piptochaetium napostaense* y *Nassella tenuis* luego de una severa defoliación se encontró en los primeros 20 cm de profundidad del suelo. El elevado crecimiento radical en las capas más superficiales del suelo demostraría que estas especies pueden aprovechar pequeños eventos de precipitaciones (inferiores a 5 mm; Sala y Lauenroth, 1982), comunes en el sitio de estudio. Esto contribuiría a la supervivencia de las plantas en ambientes áridos y semiáridos (Fresnillo Fedorenko *et al.*, 1992).

Condiciones climáticas como las precipitaciones, también pueden modificar la respuesta de las plantas ante disturbios tales como el fuego y el pastoreo (Giorgetti *et al.*, 1997). En años húmedos puede que no se produzca un gran crecimiento radical debido a que las necesidades de agua y nutrientes pueden ser satisfechas por un sistema radical modesto. Sin embargo, en años secos, se necesita un sistema radical de mayor tamaño, pero la cantidad de reservas de carbohidratos o el déficit hídrico por si mismos pueden

limitar crecimiento de nuevas raíces (Benning y Seastedt, 1997). El efecto neto de estas respuestas de asignación de carbono de las plantas a las necesidades de recursos puede modificar año a año la densidad de longitud de raíces (Benning y Seastedt, 1997). Estudios factoriales de los efectos de la combinación de quema y defoliación revelaron que luego de terminado el efecto de la liberación de nutrientes por la quema, la longitud radical responde sólo a diferencias en las condiciones climáticas del sitio (Benning y Seastedt, 1997; Hubbard, 2003).

El objetivo de este capítulo fue analizar el efecto de las distintas combinaciones de quema con o sin defoliación en los estadios fenológicos vegetativo, elongación de entrenudos o ambos estadios, durante el primer o segundo año de estudio, sobre la densidad de longitud de raíces en plantas de *P. ligularis*, *N. tenuis* y *A. ambigua*. Las hipótesis de trabajo fueron que (1) hacia el final de la segunda estación de crecimiento, las plantas control de las tres especies tienen similar densidad de longitud de raíces que las que fueron expuestas a las distintas combinaciones de quema con o sin defoliación, y (2) las plantas de *P. ligularis* tienen mayor o igual, pero nunca menor, densidad de longitud de raíces, que las plantas de *N. tenuis* y *A. ambigua*.

7.2 Materiales y métodos

7.2.1 Mediciones

Las mediciones se realizaron sobre las plantas control y aquellas que recibieron las distintas combinaciones de quema con o sin defoliación detalladas en la Tabla 3.1. Los muestreos se efectuaron luego de la quema, antes de la primera defoliación, y posteriormente aproximadamente 40-50 días después de cada defoliación, durante los ciclos de crecimiento 2011 y 2012 de las gramíneas perennes.

En cada uno de los momentos mencionados, se extrajo una muestra de suelo + raíces de la periferia de cada planta, a 10 cm de profundidad, con un cilindro hoyador (volumen= 62,83 cm³; Fig. 7.1). Las raíces fueron separadas del suelo por lavado manual utilizando tamices de 35 mesh, y se colocaron entre 2 placas de vidrio que posteriormente fueron escaneadas (Fig. 7.2). Las imágenes obtenidas se procesaron empleando el software ROOTEDGE 2.3b (Kaspar y Ewing, 1997) a fin de obtener la longitud radical. Con esta información, y conociendo el volumen del cilindro, se obtuvo la densidad de longitud de raíces (cm de raíz/cm³ de suelo).



Figura 7.1. Fotografías del cilindro hoyador empleado para tomar las muestras de suelo + raíces.



Figura 7.2. Imagen de raíces escaneadas de *Poa ligularis* lista para realizar las mediciones de longitud radical.

7.2.2 Análisis estadísticos

Los datos obtenidos se analizaron con el software estadístico INFOSTAT (Di Rienzo *et al.*, 2013). Previo al análisis los datos fueron transformados con \sqrt{x} a fin de cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad. En las figuras se presentan los valores sin transformar. La variable se analizó con ANOVA trifactorial tomándose como factores las especies, los tratamientos y las fechas de muestreo. Debido a que los datos corresponden a medidas repetidas, se emplearon modelos lineales mixtos con una estructura de correlación residual autorregresiva de orden 1, varianzas residuales heteroscedásticas y efecto aleatorio de las plantas. La comparación de medias se realizó mediante el test de Fisher (LSD) protegido, con un nivel de significación del 0,05.

7.3 Resultados

Se detectó interacción significativa ($p \leq 0,05$) entre tratamientos y fechas de muestreo. No se encontraron diferencias ($p > 0,05$) entre especies. La comparación de los tratamientos dentro de cada fecha de muestreo, reveló que 49 días luego de realizada la quema controlada (11/5/11), las plantas quemadas presentaron mayor ($p \leq 0,05$) densidad de longitud de raíces que el control. Sin embargo, posteriormente y hasta la última fecha de muestreo (18/10/12), no se registraron diferencias ($p > 0,05$) entre tratamientos. Por otra parte, todos los tratamientos mostraron una respuesta similar ($p > 0,05$) a lo largo del tiempo, incrementando ($p \leq 0,05$) el valor de la variable en la última fecha de muestreo (Fig. 7.3).

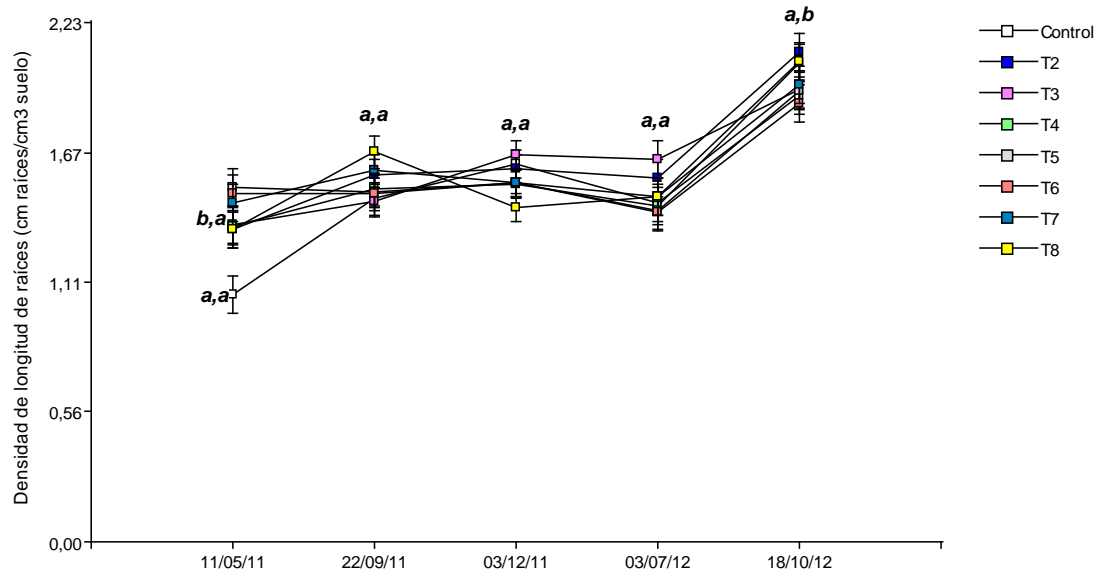


Figura 7.3. Densidad de longitud de raíces (cm raíces/cm^3 suelo) para cada fecha de muestreo en plantas de *P. ligularis*, *A. ambigua* y *N. tenuis* expuestas o no a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1). Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de $n=18$. Letras distintas delante de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos, dentro de cada fecha de muestreo. Letras distintas detrás de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre fechas de muestreo, dentro de cada tratamiento.

7.4 Discusión

Aproximadamente un mes y medio luego de la quema, la densidad de longitud de raíces fue mayor en todos los tratamientos que incluyeron quema (T2 a T7) que en el control; sin detectarse diferencias significativas entre los tratamientos de quema con o sin defoliación. Sin embargo, esta diferencia inicial entre el control y los demás tratamientos desapareció posteriormente hasta el final de la segunda estación de crecimiento de las especies en estudio. El incremento en la concentración de nitrógeno disponible (amonio + nitrato) del suelo durante las primeras fechas de muestreo en el área quemada respecto al control, y la ausencia de diferencias significativas en la concentración de dicho nutriente entre áreas quemadas y no quemadas durante la segunda estación de crecimiento de las gramíneas perennes (Fig. 6.1, Capítulo 6) contribuirían a explicar los resultados obtenidos. Otros estudios han indicado que el incremento en la disponibilidad de nutrientes que se produce inmediatamente luego de una quema, bajo condiciones adecuadas de humedad del suelo, podría favorecer el crecimiento radical (Redmann, 1978; Melgoza *et al.*, 1990). Un gran incremento, pero de corta duración, en la densidad de longitud de raíces inmediatamente luego de una quema controlada también fue informado por Hubbard (2003). Este autor concluyó que la interacción entre quema y defoliación no actúa directamente impulsando la producción y muerte de raíces. Melgoza y Nowak (1991) también encontraron valores similares de densidad de longitud de raíces al cabo de un año en sitios quemados y no quemados, e informaron que las plantas pueden aumentar rápidamente la asignación de carbono al crecimiento de las raíces en respuesta a una oferta inadecuada de nutrientes.

No se encontraron diferencias entre plantas quemadas sin defoliar y las plantas quemadas que fueron expuestas a los distintos tratamientos de defoliación. Esto indica que no hubo un efecto de la defoliación luego de la quema en la densidad de longitud de raíces de las tres especies estudiadas. Saint Pierre, *et al.* (2004 c) también encontraron valores similares de densidad de longitud de raíces en plantas defoliadas y no defoliadas de *A. ambigua*, *N. tenuis* y *N. longiglumis*. Una inmediata reducción del crecimiento radical luego de la defoliación permitiría una asignación preferencial de los recursos carbonados a producir nuevos tallos, reestableciendo rápidamente la superficie fotosintética y recuperando el equilibrio entre tallos y raíces (Davidson, 1978; Briske y Richards, 1995). La reducción en el crecimiento radical luego de una defoliación podría

ser un importante determinante de la tolerancia a la herbivoría de las gramíneas y contribuir a la capacidad competitiva de las especies (Richards, 1984). Sin embargo, McNaughton *et al.* (1998) argumentó que si el crecimiento de las raíces es inhibido por la defoliación, también el crecimiento de los tallos sería inhibido, debido a las limitaciones impuestas para la toma de nutrientes y agua. La falta de diferencias significativas en la densidad de longitud de raíces entre plantas quemadas, defoliadas y no defoliadas, sugiere que el restablecimiento del material fotosintético podría ser alcanzado sin sacrificar la producción radical. Por lo tanto, el cambio en la partición del carbono, favoreciendo el crecimiento aéreo sobre el subterráneo, no parecería ser un mecanismo que contribuya a la tolerancia a la defoliación en las especies en estudio. Otros trabajos realizados en gramíneas anuales y perennes (*Paspalum plicatulum*: Ruby y Young, 1953; *Cenchrus ciliaris* y *Themeda triandra*: Hodgkinson *et al.*, 1989; *Piptochaetium napostaense* y *N. tenuis*: Becker *et al.*, 1997c; *Pappophorum vaginatum*: Torres *et al.*, 2013 a y b) demostraron que las especies en estudio tampoco exhibieron una reducción en el crecimiento radical de las mismas luego de ser expuestas a tratamientos de defoliación.

La disponibilidad de agua y temperatura del suelo son factores que inciden directamente sobre el crecimiento radical (Troughton, 1957). El máximo valor de densidad de longitud de raíces encontrado en octubre de 2012 para todos los tratamientos estudiados se podría deber en parte a adecuadas condiciones de temperatura de suelo (promedio mensual: 15°C), sin limitaciones hídricas (Capítulo 2, Fig. 2.3g). En algunas especies de gramíneas perennes de ciclo otoño invierno primaveral, la máxima producción de raíces se asoció a temperaturas de suelo que fluctuaron entre 15-25°C (Troughton, 1957). Drew (1979) informó que aún pequeñas desviaciones de las temperaturas óptimas del suelo para el desarrollo radical, pueden tener un marcado efecto sobre el proceso de crecimiento. Esto se debe a que la temperatura y humedad del suelo tienen una gran influencia sobre la tasa de producción y senescencia radical, y por lo tanto afectan la longitud final resultante de ambos procesos (Nyhan, 1976). Distel y Fernández (1988) atribuyeron el máximo crecimiento radical de *N. tenuis* y *P. napostaense*, a la gran disponibilidad hídrica durante octubre a abril en un área cercana a la estudiada en esta tesis. Becker *et al.* (1997c), en estas mismas especies, también encontraron los mayores valores de densidad de longitud de

raíces en el mes de octubre, en un sitio semiárido ubicado aproximadamente 150km al sur de aquel utilizado por Distel y Fernández (1988).

PROLIFERACIÓN DE RAÍCES

8.1 Introducción

La raíz es el órgano responsable de la absorción de agua y nutrientes por las plantas. Su capacidad de absorción está estrechamente relacionada al grado de desarrollo de las mismas, por lo que su capacidad de ramificación y de penetración constituyen características morfológicas importantes que contribuyen a tolerar condiciones desfavorables (Russell, 1977).

En los ecosistemas naturales el suelo presenta gran heterogeneidad espacial y temporal (Jackson y Caldwell, 1993; Ryel *et al.*, 1996; Smilauer, 1996). Aún en cortas distancias, el suelo puede variar en la disponibilidad de agua y nutrientes, profundidad y compactación, entre otros factores, afectando el normal crecimiento y desarrollo de las plantas (Fitter, 1976). Es por eso que la plasticidad radical juega un rol importante en la respuesta de las raíces a la heterogeneidad del suelo (Fitter, 1994).

En regiones áridas y semiáridas, la competencia por los recursos subterráneos es una de las principales formas de competencia entre las plantas (Orians y Solbrig, 1977; Fowler, 1986; Casper y Jackson, 1997; Saint Pierre *et al.*, 2002 y 2004 a, b, y c; Leva *et al.*, 2009). La ocupación del espacio en el suelo, de importancia primordial en la competencia subterránea, depende de las características del sistema radical tales como su longitud y biomasa (Casper y Jackson, 1997; Saint Pierre *et al.*, 2002). La longitud es una medida cuantitativa considerada como uno de los mejores indicadores de la absorción de agua y nutrientes por las plantas (Boot, 1989; Aerts *et al.*, 1991; Sun *et al.*, 1997, Ryser y Eek, 2000). La biomasa radical es un parámetro cuantitativo fácil de medir y de gran importancia en determinaciones del balance de carbono. La proliferación radical, basada en los dos parámetros cuantitativos recién mencionados, refleja la superficie de absorción por unidad de biomasa de raíces (Nicotra *et al.*, 2002) y expresa la capacidad de la planta para colonizar nuevos espacios vacíos. Como resultado, diferencias en la capacidad de proliferación radical podrían contribuir a

explicar diferencias en la capacidad competitiva o tolerancia a disturbios entre especies (Crick y Grime, 1987; Eissenstat y Caldwell, 1989; Caldwell *et al.*, 1991a, b).

Las especies de plantas difieren en la capacidad de respuesta de sus raíces a enriquecimientos impredecibles de nutrientes en el suelo (Robinson y Rorison, 1983; Jackson y Caldwell, 1989; Robinson, 1994). Mientras que algunas especies exhiben una rápida proliferación radical; otras, provenientes de hábitat pobres en recursos del suelo, pueden no exhibir respuestas ante dichos enriquecimientos (Robinson y Rorison, 1983; Jackson y Caldwell, 1989). Estas últimas especies son capaces de persistir en suelos heterogéneos respecto a la disponibilidad de nutrientes, debido a que poseen extensos sistemas radicales de larga vida que les permiten captar pulsos impredecibles de nutrientes (Fitter, 1994; Robinson, 1994).

El fuego afecta la disponibilidad de los recursos del suelo (Byton y Ralphs, 1979). La quema convierte la biomasa vegetal en cenizas, produciendo inmediatamente una liberación de nutrientes y una reducción en la cantidad de agua presente en el suelo (Wright y Bailey, 1982). Debido a que el crecimiento de las raíces está ligado a la absorción de nutrientes y agua, este crecimiento luego de la quema influye en la forma en que las raíces exploran el suelo por nuevos nutrientes disponibles y humedad que les permita producir el nuevo rebrote (Raison, 1979; Caldwell y Richards, 1986). La persistencia de una especie luego del fuego se podría atribuir a su capacidad para ocupar nuevos espacios creados por la remoción de especies intolerantes al fuego (Thill *et al.*, 1984). Esta capacidad se podría relacionar a las diferencias entre especies respecto a su capacidad para extender sus sistemas radicales luego de un fuego (Melgoza y Nowak, 1991).

Otro factor importante que incide en la proliferación radical es el pastoreo. Las plantas tolerantes a la defoliación exhiben mecanismos por los cuales el crecimiento radical es temporalmente reducido, debido a la asignación preferencial de recursos a la producción de nuevos rebrotes (Crider, 1955; Davidson y Milthorpe, 1966; Richards y Caldwell, 1985). Arredondo y Johnson (1998), sin embargo, encontraron que la topología del sistema radical no difirió entre plantas defoliadas y no defoliadas; mientras que, otros parámetros como la longitud y el diámetro radical mostraron variaciones marcadas con la defoliación.

El objetivo de este capítulo fue analizar el efecto de las distintas combinaciones de quema con o sin defoliación en los estadios fenológicos vegetativo, elongación de entrenudos o ambos estadios, durante el primer o segundo año de estudio, sobre la proliferación radical en plantas de *P. ligularis*, *N. tenuis* y *A. ambigua*. Las hipótesis de trabajo fueron que (1) hacia el final de la segunda estación de crecimiento, las macollas de plantas quemadas y sin defoliar de las tres especies tienen similar proliferación de raíces que las macollas de plantas control o quemadas y defoliadas en los distintos tratamientos de defoliación y (2) las plantas de *P. ligularis* tienen mayores valores de proliferación radical que las plantas de *N. tenuis* y *A. ambigua* en todos los tratamientos estudiados.

8.2 Materiales y métodos

8.2.1 Mediciones

Las mediciones se realizaron sobre las plantas control y aquellas que recibieron las distintas combinaciones de quema con o sin defoliación detalladas en la Tabla 3.1. Se prepararon 144 estructuras de hierro cilíndricas (8 tratamientos/especie x 3 especies x 6 réplicas/tratamiento/especie) de 8 cm de diámetro y 60 cm de longitud, envueltas con malla plástica de 1x1 cm de apertura que llamaremos “cilindros”. Cada cilindro fue enterrado con una perforadora a motor en forma diagonal, desde la periferia y hacia el centro de cada planta debidamente identificada para tal fin (Fig. 8.1 y 8.2). Posteriormente, cada cilindro se rellenó con suelo proveniente del área de estudio, previamente tamizado (malla de 0,355 mm) y, en consecuencia, limpio de raíces y otros residuos (Fig. 8.2). Debido a que las plantas utilizadas estaban separadas al menos por 30 cm de las plantas vecinas, se estimó que la mayoría de las raíces que crecieron dentro de los cilindros pertenecieron a la planta seleccionada (Saint Pierre *et al.*, 2002). Las estructuras se colocaron en marzo de 2011 (luego de la quema) y fueron retiradas y reemplazadas por nuevos cilindros en marzo de 2012, con el objetivo de obtener la mayor cantidad de raíces posible. Éstos permanecieron bajo las plantas hasta finalizar el período de estudio, en diciembre de 2012. Los datos informados corresponden al crecimiento radical hacia, y contenido dentro de los cilindros desde su colocación en el suelo en marzo de 2011 hasta la finalización del estudio en diciembre de 2012. De esta manera, la información representa el efecto acumulativo durante dos ciclos de crecimiento, debido a que todos los tratamientos recién se completaron al finalizar el segundo año luego de la quema.

Para la extracción de los cilindros se realizó una perforación alrededor de los mismos, cortando con tijera las raíces que sobresalieron por fuera de la malla de plástico. Los cilindros conteniendo suelo más raíces se llevaron al laboratorio. Las raíces fueron separadas mediante lavado manual utilizando tamices de 35 mesh. La proliferación radical [longitud de raíz (m) / unidad de peso seco (g)] se estimó a través de mediciones de longitud y peso seco de la materia orgánica libre de cenizas. La longitud radical se determinó sobre imágenes obtenidas por escaneado de las raíces

colocadas entre 2 placas de vidrio, empleando el software ROOTEDGE 2.3b (Kaspar y Ewing, 1997). Con estos datos, y conociendo el volumen del cilindro ($2010,6 \text{ cm}^3$), se obtuvo la densidad de longitud de raíces ($\text{cm de raíz}/\text{cm}^3$ de suelo). Para obtener el peso seco de las muestras, las raíces se secaron a 105°C durante 72 horas. Posteriormente, las muestras se colocaron en una mufla a 550°C durante 6 horas (McNaughton *et al.*, 1998). Por diferencia entre pesos secos a 105°C y a 550°C se determinó el peso seco de la materia orgánica libre de cenizas de cada muestra (Official Methods of Analysis of the Association of Official Agricultural Chemists, 1965).



Figura 8.1. Fotografía de la perforadora a motor empleada para enterrar los cilindros.



Figura 8.2. Vista de la estructura cilíndrica empleada en las mediciones de proliferación radical.

8.2.2 Análisis estadísticos

Los datos obtenidos (crecimiento radical acumulativo de 2011 + 2012) se analizaron con el software estadístico INFOSTAT (Di Rienzo *et al.*, 2013). Previo al análisis fueron transformados con \sqrt{x} (densidad de longitud de raíces) y $\ln(x+1)$ (peso seco libre de cenizas) a fin de cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad. En las figuras se presentan los valores sin transformar. La variable se analizó con ANOVA bifactorial, tomándose como factores las especies y los tratamientos. Cuando se encontró interacción significativa se realizaron ANOVAS simples para cada factor por separado. La comparación de medias se realizó mediante el Test de Tukey con un nivel de significación de 0,05.

8.3 Resultados

8.3.1 Densidad de longitud de raíces

No se detectó interacción significativa ($p > 0,05$) entre especies y tratamientos, ni se encontró ($p > 0,05$) efecto de los tratamientos. *Poa ligularis* presentó mayor ($p \leq 0,05$) densidad de longitud de raíces que *A. ambigua* y ésta mayor ($p \leq 0,05$) que *N. tenuis* (Fig. 8.3).

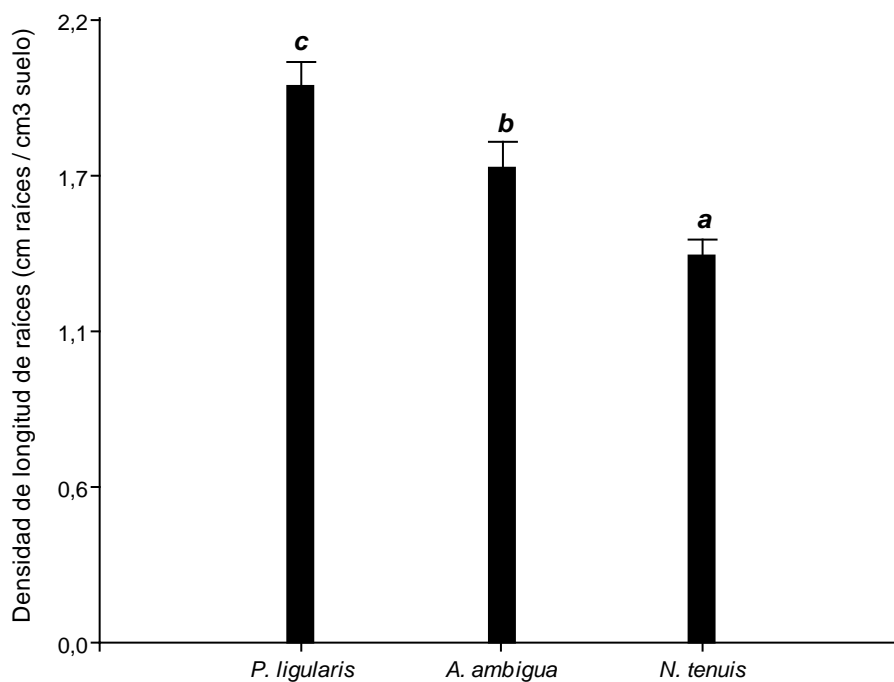


Figura 8.3. Densidad de longitud de raíces (cm raíz / cm³ de suelo) de plantas de *P. ligularis*, *A. ambigua* y *N. tenuis*. Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de n=48. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies.

8.3.2 Peso radical

Se detectó interacción significativa ($p \leq 0,05$) entre especies y tratamientos. El análisis del comportamiento de los tratamientos dentro de cada especie reveló que las raíces de las plantas de *P. ligularis* y *N. tenuis* no presentaron diferencias ($p > 0,05$) entre

tratamientos, mientras que las de *A. ambigua* exhibieron mayor ($p \leq 0,05$) peso seco en el control (NQ ND ND) que en los tratamientos T2 (Q ND ND) y T5 (Q ND DV+E).

Analizando las especies dentro de cada tratamiento, se observó que en el control (NQ ND ND), *A. ambigua* tuvo mayor ($p \leq 0,05$) peso radical que *P. ligularis* y *N. tenuis*; mientras que, en el tratamiento T6 (Q DV DV), *P. ligularis* presentó mayor ($p \leq 0,05$) valor que *N. tenuis*. El resto de los tratamientos no exhibieron ($p > 0,05$) diferencias entre especies (Fig. 8.4).

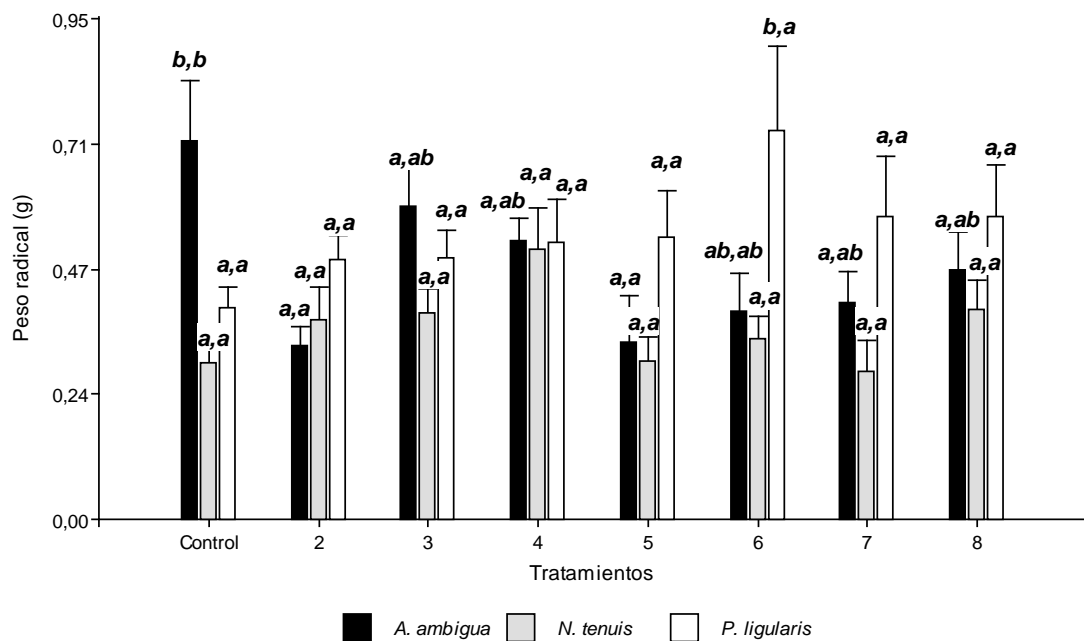


Figura 8.4. Peso radical (g) en plantas de *P. ligularis*, *A. ambigua* y *N. tenuis* expuestas o no a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1). Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de $n=6$. Letras distintas delante de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies, dentro de cada tratamiento. Letras distintas detrás de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos, dentro de cada especie.

8.3.3 Proliferación radical

No se encontraron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre especies o tratamientos (Fig. 8.5).

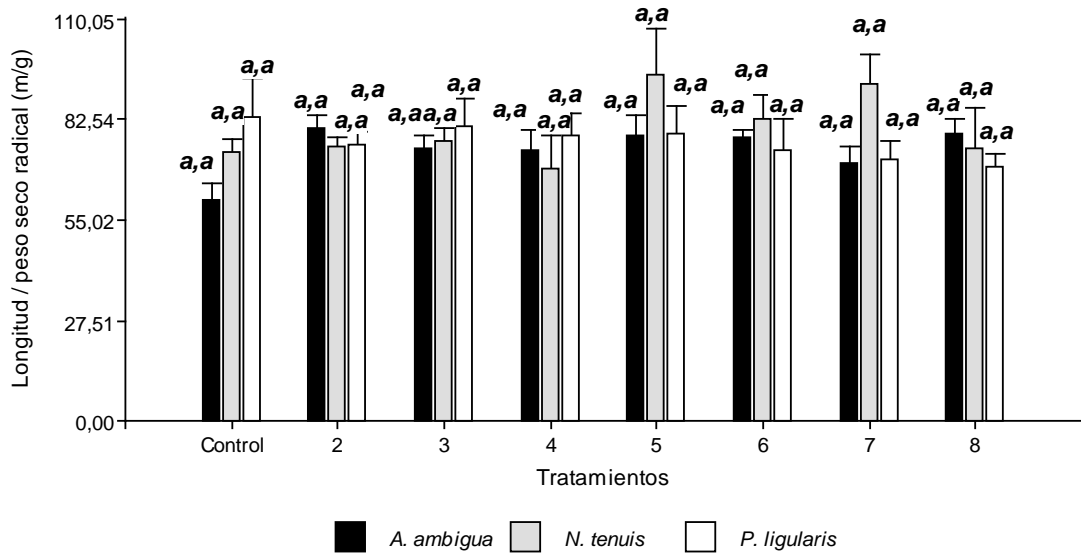


Figura 8.5. Longitud por unidad de peso radical (m/g) en plantas de *P. ligularis*, *A. ambigua* y *N. tenuis* expuestas o no a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1). Cada dato es el promedio \pm 1 error estándar de $n=6$. Letras distintas delante de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies, dentro de cada tratamiento. Letras distintas detrás de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos, dentro de cada especie.

8.4 Discusión

Confirmando la primera hipótesis, la proliferación radical fue similar en todos los tratamientos establecidos. La información acerca de la respuesta del sistema radical ante la presencia de disturbios como el fuego con o sin pastoreo resulta escasa y en algunos casos contradictoria. Se ha informado que los incrementos en la longitud de raíces en sitios quemados responden al rápido crecimiento de las raíces finas durante las etapas tempranas luego de la quema (Dhillion, 1991). Melgoza y Nowak (1991) tampoco encontraron diferencias en la proliferación de raíces entre áreas quemadas y no quemadas, infiriendo que el fuego no tendría ningún efecto a corto plazo sobre la producción de raíces. La supervivencia de las plantas después del fuego estaría más relacionada con la capacidad de utilizar rápidamente el agua y los nutrientes disponibles en el suelo para iniciar el rebrote después de la quema, y no a efectos directos del fuego (Melgoza y Nowak, 1991). Estudios realizados en pastizales con predominio de gramíneas C4 revelaron que la quema puede aumentar la proliferación y biomasa radical (Kucera y Dahlman, 1968; Seastedt y Ramundo, 1990; Johnson y Matchett, 2001; Kitchen *et al.*, 2009), mientras que la eliminación de la biomasa aérea por herbivoría puede reducir la biomasa de raíces (Todd *et al.* 1992). Sin embargo, Benning y Seastedt (1997) hallaron mayor biomasa radical después de cuatro años de defoliaciones sucesivas en una pradera sin quemar comparado con parcelas no defoliadas.

Incrementos de biomasa radical en respuesta a cortes también han sido informados por Dickinson y Polwart (1982) en gramíneas perennes de pastizales naturales de Europa. Sin embargo, Saint Pierre *et al.* (2002) encontraron similar proliferación de raíces en plantas defoliadas y no defoliadas de *Nassella longiglumis*, *N. tenuis* y *A. ambigua*. De nueve estudios sobre productividad de raíces en pastizales pastoreados, tres mostraron un efecto positivo del pastoreo, cuatro de ellos un efecto neutral y dos efectos negativos. Esto indicaría que el efecto del pastoreo sobre la producción radical estaría estrechamente ligado a las características (1) del sitio de estudio (suelo, clima, etc), (2) de la vegetación presente (especies, C3vs C4) y (3) del disturbio (presión de pastoreo, categoría de animal, etc), por lo que no se pueden predecir las consecuencias de un disturbio en un ecosistema particular en función a las respuestas observadas en otros ecosistemas (Johnson y Matchett, 2001).

Aunque en este estudio no se encontraron diferencias entre especies en la longitud radical por unidad de peso seco, *P. ligularis* presentó mayor longitud de raíces por cm³ de suelo que las demás especies en todos los tratamientos, y mayor biomasa radical libre de cenizas que *N. tenuis*, en plantas quemadas y defoliadas en el estadio vegetativo durante los dos años de estudio. Sin embargo, *A. ambigua* obtuvo el mayor peso radical libre de cenizas cuando no fue quemada ni defoliada. Estos resultados sugieren que *P. ligularis*, pero no *A. ambigua*, posee mecanismos (mayor densidad de longitud de raíces) que contribuyen a conferirle una mayor capacidad competitiva que *N. tenuis* y *A. ambigua* luego de defoliaciones, después de una quema. Crick y Grime (1987) informaron que las especies más competitivas tienen una alta plasticidad para modificar rápidamente su crecimiento radical ante un disturbio. Esto le permitiría a la planta explorar un mayor volumen de suelo, llegando hasta micrositios ricos en nutrientes (Caldwell, 1979; Silberbush y Barber, 1983). Sin embargo este mayor crecimiento no necesariamente le asegura una mayor adquisición de los mismos (Eissenstat y Caldwell, 1989). Como lo hicieron Saint Pierre *et al.* (2002) en plantas de *N. longiglumis*, *N. tenuis* y *A. ambigua* en el mismo sitio que los estudios informados en esta tesis, sería necesario determinar las tasas de absorción de nutrientes por las plantas quemadas y/o defoliadas de las especies estudiadas.

En un estudio realizado en pastizales de Kansas (USA) con predominio de gramíneas perennes C4, Kitchen *et al.* (2009) encontraron que la quema incrementó la biomasa radical en un 48% en comparación con parcelas no quemadas ni defoliadas. Esta respuesta difiere de la hallada en plantas quemadas con o sin defoliación en este estudio para las tres especies, donde la biomasa radical se redujo o no varió comparativamente con plantas sin quemar ni defoliar. Estos resultados sugieren un comportamiento diferencial entre plantas quemadas o no, en respuesta a ambos disturbios entre pastizales dominados por especies C3 (presente estudio) o C4 (Kitchen *et al.*, 2009). En pastizales con predominio de especies C4, los incrementos en la productividad aérea debido al fuego se reflejaron también en incrementos en la biomasa subterránea (Briggs y Knapp, 1995; Kitchen *et al.*, 2009).

MICORRIZAS ARBUSCULARES

9.1 Introducción

Las micorrizas arbusculares (MA) son asociaciones simbióticas mutualistas formadas por los hongos micorrízicos del suelo y las raíces de aproximadamente el 80% de las plantas terrestres (Giovanetti y Sbrana, 1998; Vierheilig, 2004). Los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) forman hifas, arbusculas y en algunas especies, vesículas, dentro de las células corticales de las plantas que colonizan (Douds y Millne, 1999, Parodi y Pezzani, 2011). En esta asociación, la planta suministra al hongo fuentes de carbono procedentes de la fotosíntesis y le brinda protección; mientras que el hongo facilita la absorción de agua y nutrientes (principalmente fósforo y nitrógeno) por la planta. La planta difícilmente obtendría eficientemente por sí misma estos recursos del suelo en condiciones extremas (Barrer, 2009).

En ecosistemas áridos y semiáridos la vegetación está expuesta a condiciones adversas como largos períodos de sequía, intensas temperaturas y evaporación, suelos arenosos fácilmente erosionables, suelos con bajos niveles de nutrientes y agua (Montaño *et al.*, 2007). Bajo estas condiciones, las hifas de los hongos micorrízicos arbusculares son fisiológicamente más efectivas para la absorción de agua y nutrientes que las raíces (Friese y Allen, 1991; Jakobsen *et al.*, 1992). La simbiosis entre las plantas y los hongos micorrízicos arbusculares, por lo tanto, incrementa la tolerancia de las plantas a la sequía y permite la absorción de nutrientes relativamente inmóviles como el fósforo (Koltai y Kapulnik, 2010). Como resultado, dicha simbiosis es crítica para el crecimiento y supervivencia de las plantas en ecosistemas usualmente expuestos a condiciones de estrés (Montaño *et al.*, 2007; Koltai y Kapulnik, 2010; Martínez García, 2011). Estas condiciones incluyen la falta de agua, de nutrientes esenciales como el fósforo y el nitrógeno (Leigh *et al.*, 2009), el ataque de microorganismos fitopatógenos (Hussey y Roncadori, 1982; Borowicz, 2001) y la presencia de contaminantes tóxicos como el cobre (Gildon y Tinker, 1983; Sánchez Viveros *et al.*,

2004), zinc (Lambert *et al.*, 1979), níquel (Killham y Firestone, 1983), arsénico (Sánchez Viveros *et al.*, 2004), cloro y sulfato (Buwalda *et al.*, 1983). En el suelo, el micelio de los hongos micorrízicos arbusculares participa en la formación de agregados al facilitar la adhesión de partículas, contribuyendo así a dar estructura y estabilidad al suelo, reduciendo la erosión y mejorando la capacidad de retención del agua por el suelo (Koske *et al.*, 1975; Sutton y Sheppard, 1976; Guadarrama Chávez *et al.*, 2004; Finlay, 2008). Así, en ecosistemas áridos y semiáridos, los efectos de las micorrizas arbusculares a nivel edáfico y sobre las comunidades vegetales, son importantes para el mantenimiento de la diversidad vegetal y de los microorganismos del suelo, la productividad, y para la restauración de ecosistemas perturbados (Montaño *et al.*, 2007).

La magnitud de la colonización micorrízica se ha relacionado con varios caracteres del hospedante como el ciclo de vida (Roumet *et al.*, 2006), el estadio fenológico (Hetrick *et al.*, 1988, 1992), la vía de asimilación del carbono (gramíneas C3 o C4) (Hetrick *et al.*, 1988, 1990; Wilson y Hartnett, 1998; Lugo *et al.*, 2003) y la arquitectura de la raíz (Fitter, 1987; Hetrick *et al.*, 1992; Roumet *et al.* 2006). Un mayor diámetro de raíces fibrosas se ha vinculado con un mayor índice de colonización (Reinhardt y Miller, 1990). En general, se ha demostrado que las especies que poseen sistemas radicales muy ramificados, con una alta densidad de raíces y raíces muy largas (Koide y Kabir, 2000; Brundrett, 2002), son menos dependientes de la asociación con HMA, aunque esto no siempre se relaciona con una menor colonización (Smith *et al.*, 2003).

Dos disturbios importantes que ocurren en los pastizales templados semiáridos del sudoeste bonaerense son el fuego y el pastoreo. Los efectos del fuego sobre la población de HMA resultan difíciles de medir debido a que el suelo debajo de un fuego no se calienta uniformemente, presentando una gran variabilidad espacial horizontal y en profundidad (Pattinson *et al.*, 1999). Los efectos directos de la quema sobre los propágulos de los hongos micorrízicos arbusculares, ya sean hifas libres en el suelo, hifas contenidas en raíces o esporas, dependen de la intensidad, duración y frecuencia de dicho disturbio (Abbott y Gazey, 1994). Se ha encontrado que temperaturas por debajo de la superficie del suelo superiores a 60 - 70 °C resultan en una severa disminución en la colonización de MA (Klopatek *et al.*, 1988; Pattinson *et al.*, 1999). Sin embargo, Bellgard *et al.* (1994) y Aguilar-Fernández *et al.* (2009) informaron que

las quemas moderadas no tendrían un impacto significativo sobre la infectividad por MA probablemente debido a la baja conductividad térmica del suelo y la rápida combustión de la vegetación herbácea.

Los efectos del pastoreo sobre la colonización de las plantas por HMA han sido contradictorios, dependiendo de la intensidad de pastoreo y de la especie vegetal considerada (Parodi y Pezzani, 2011). Se ha encontrado que bajo regímenes intensos de pastoreo, la colonización por MA disminuye (Bethlenfalvay *et al.*, 1985; Trent *et al.*, 1988; Hetrick *et al.*, 1990; Gehring y Whitham 1994, 2002). En cambio, en sistemas pastoriles con moderada intensidad de pastoreo la colonización no es afectada (Borowicz, 1993; Busso *et al.*, 2001; Lugo *et al.*, 2003; Saito *et al.*, 2004; Pietikäinen *et al.*, 2005) o aún puede aumentar (Wallace, 1987; Eom *et al.*, 2001; Kula *et al.*, 2005; Wearn y Gange, 2007). En un estudio con defoliación de las plantas a 2 cm de altura desde el nivel del suelo, se encontró que el aumento de la frecuencia de corte de *Bromus inermis* disminuyó la colonización por HMA; esto fue atribuido a una reducción en la cantidad de fotosintatos disponibles para el hongo (Klironomos *et al.*, 2004).

Si bien existen estudios sobre los efectos de la herbivoría o del fuego sobre las comunidades de HMA, no se han encontrado trabajos en los que se estudie el efecto combinado de ambos disturbios sobre la colonización de micorrizas arbusculares.

El objetivo de este capítulo fue analizar el efecto de las distintas combinaciones de quema con o sin defoliación en los estadios fenológicos vegetativo, elongación de entrenudos o ambos estadios, durante el primer o segundo año de estudio, sobre el porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares en plantas de *P. ligularis*, *N. tenuis* y *A. ambigua*. Las hipótesis de trabajo fueron que (1) las plantas quemadas y no defoliadas de *P. ligularis*, *N. tenuis* y *A. ambigua* tienen menores o similares porcentajes de colonización por micorrizas arbusculares que las plantas sin quemar ni defoliar, o quemadas y defoliadas en los distintos estadios fenológicos hacia el final de la segunda estación de crecimiento, y (2) las plantas de las tres especies presentan valores similares en el porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares en todos los tratamientos y años estudiados.

9.2 Materiales y métodos

9.2.1 Mediciones

Las mediciones se realizaron sobre las plantas control y aquellas que recibieron las distintas combinaciones de quema con o sin defoliación detalladas en la Tabla 3.1. Para las determinaciones se utilizaron las raíces obtenidas de las muestras de suelo tomadas para determinar la densidad de longitud de raíces (Capítulo 7). Luego de escanear las raíces para determinar su longitud, las mismas fueron colocadas en frascos cerrados conteniendo una solución de FAA (formaldehído, ácido acético glacial, etanol) a fin de conservarlas hasta su procesamiento.

El porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares se determinó por el método de Giovannetti y Mosse (1980). Las raíces fueron cortadas en segmentos de 1,5 cm de longitud e introducidas en frascos de vidrio con KOH (Hidróxido de potasio) al 10 % p/v para clarear el citoplasma de las células radicales. Se calentaron durante 15 minutos a 90 °C y se lavaron con agua destilada. Luego se colocaron en recipientes con Azul de Tripiano durante 20 minutos a 90 °C a fin de teñir las hifas, vesículas y/o arbusculas de las micorrizas. Posteriormente, se retiró el exceso de colorante con lactoglicerol, conservándose en la heladera en frascos individuales con esa misma solución.

Las raíces así teñidas se montaron en forma paralela con una extremidad alineada sobre portaobjetos (al menos 10 segmentos radicales por portaobjeto) y se contó el número de intersecciones conteniendo hifas, vesículas y/o arbusculas al realizar tres recorridas a lo largo de cada uno de los tres portaobjetos por muestra bajo microscopio (Leica ICC50 40-400X; Fig. 9.1). Finalmente, el porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares, en cada una de las seis plantas por tratamiento, se obtuvo a partir de la relación entre el número de intersecciones colonizadas (IC) con respecto al número total de intersecciones observadas (IO) de la siguiente manera:

$$\text{Porcentaje de colonización} = (IC / IO) \times 100$$

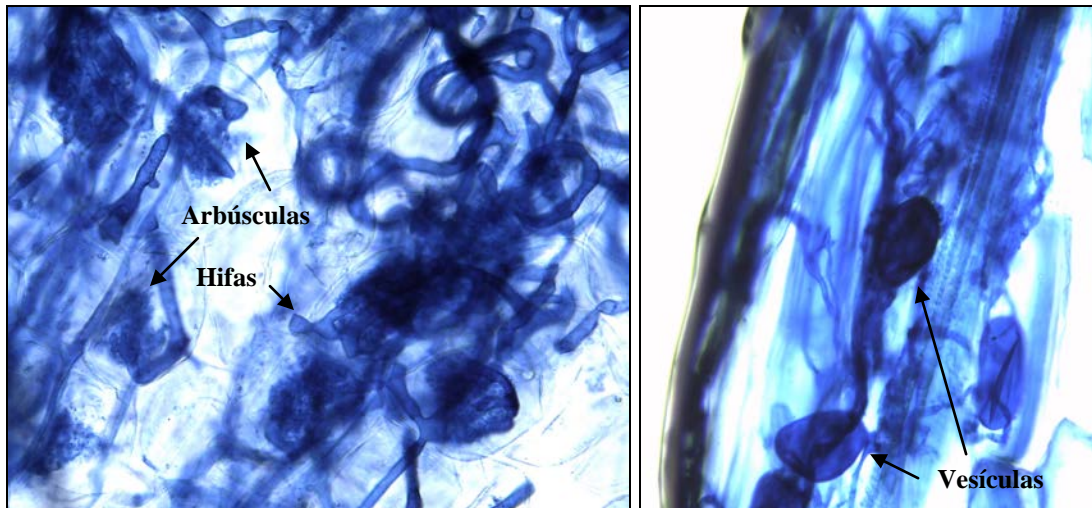


Figura 9.1. Vista al microscopio de hifas, vesículas y arbúsculas de hongos micorrízicos arbusculares.

9.2.2 Análisis estadístico

Los datos obtenidos se analizaron con el software estadístico INFOSTAT (Di Rienzo *et al.*, 2013). Previo al análisis los datos fueron transformados con \sqrt{x} a fin de cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad. En las figuras se presentan los valores sin transformar. La variable se analizó con ANOVA trifactorial tomándose como factores las especies, los tratamientos y las fechas de muestreo. Debido a que los datos corresponden a medidas repetidas, se emplearon modelos lineales mixtos con una correlación residual sin estructura y varianzas residuales heterogéneas en el tiempo. La comparación de medias se realizó mediante el test de Fisher (LSD) protegido, con un nivel de significación del 0,05.

9.3 Resultados

No se detectaron interacciones significativas ($p > 0,05$) de tercer o segundo orden entre factores, ni se encontró ($p > 0,05$) efecto de los tratamientos. *Amelichloa ambigua* y *N. tenuis* presentaron mayor ($p \leq 0,05$) porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares que *P. ligularis* (Fig. 9.2). En una escala temporal, los mayores ($p \leq 0,05$) valores se encontraron en la primera fecha de muestreo, luego en el estadio reproductivo del segundo ($p \leq 0,05$) y primer ($p \leq 0,05$) año, respectivamente y finalmente en el estadio vegetativo del primer ($p \leq 0,05$) y segundo ($p \leq 0,05$) año, respectivamente (Fig. 9.3).

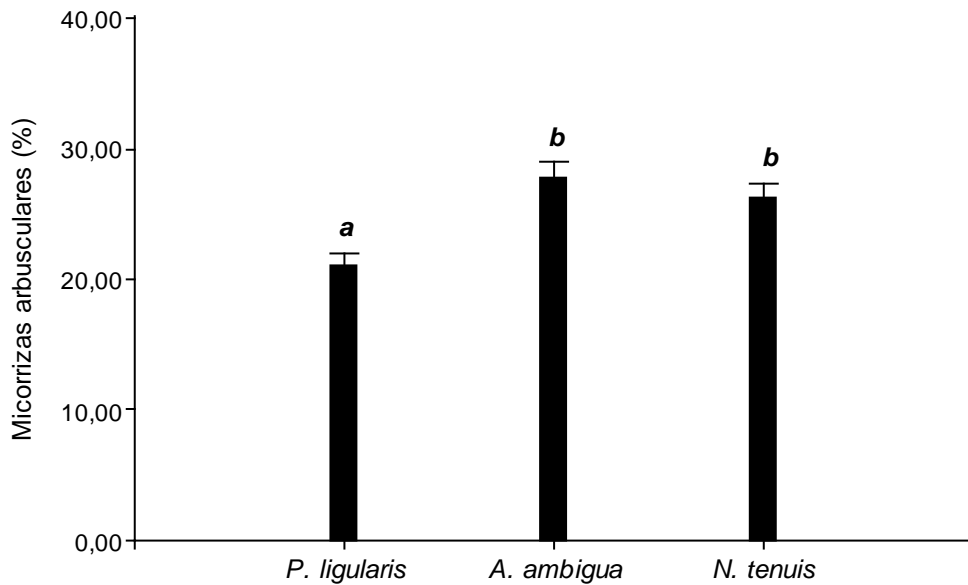


Figura 9.2. Porcentaje de colonización por micorrizas vesículo-arbusculares en plantas de *P. ligularis*, *A. ambigua* y *N. tenuis*. Cada histograma es el promedio \pm 1 error estándar de $n=240$. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies.

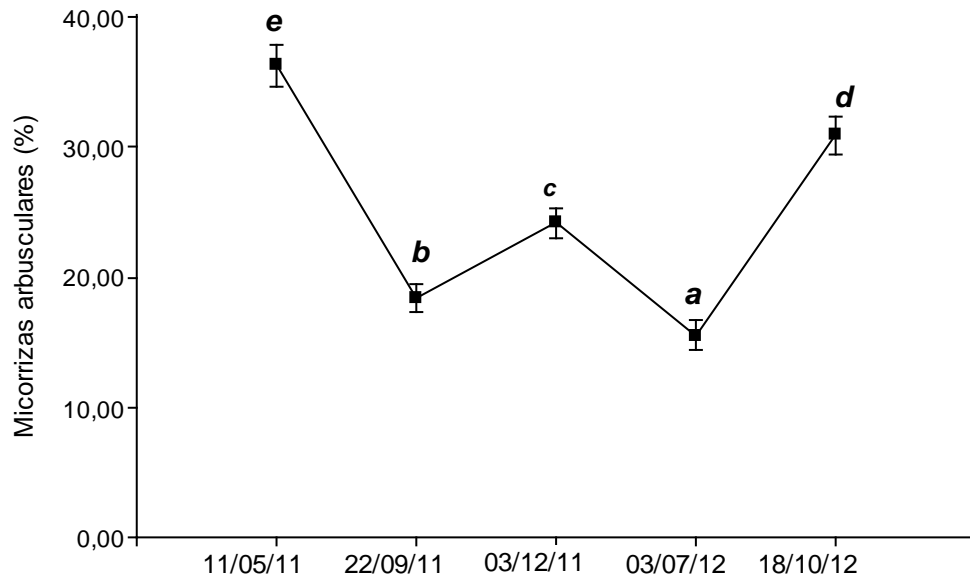


Figura 9.3. Variación del porcentaje de colonización por micorrizas vesículo-arbusculares en las distintas fechas de muestreo. Cada símbolo es el promedio \pm 1 error estándar de $n=144$. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre fechas de muestreo.

9.4 Discusión

Las temperaturas alcanzadas durante una quema y la eliminación del material fotosintético pueden afectar a las comunidades de hongos micorrízicos arbusculares, a través de la muerte de propágulos y la disminución de la asignación de carbono hacia las raíces y hongos micorrízicos (Allsopp y Stock, 1994). Sin embargo, no se observaron efectos de la combinación de ambos disturbios sobre la colonización de micorrizas arbusculares en ninguna de las tres especies estudiadas. La falta de respuesta de las micorrizas arbusculares a la quema controlada podría estar relacionada con la combustión rápida de los pastizales dominados por gramíneas perennes y la baja conductividad térmica del suelo (Bellgard *et al.*, 1994; Aguilar Fernández *et al.*, 2009). En un análisis realizado por Barto y Rillig (2010) sobre 99 experimentos y 33 publicaciones, se informó que la herbivoría sólo redujo la colonización en un 4% de los casos, en las gramíneas perennes. Se ha demostrado que la interacción entre los hongos micorrízicos arbusculares y las plantas, puede variar entre parasítica y mutualista en función de la relación costo - beneficio para la planta y para el hongo (Klironomos, 2003; Pezzani *et al.*, 2006). Bajo condiciones intensas de pastoreo, el follaje y los rebrotes de las plantas pueden competir con los hongos micorrízicos arbusculares por la limitada disponibilidad de carbono (Parodi y Pezzani, 2011). La falta de una reducción en el porcentaje de colonización del sistema radical entre los distintos tratamientos de defoliación, sugiere que el carbono no fue limitante para abastecer el rebrote y la asociación con los hongos micorrízicos. De todas maneras, se ha informado que las micorrizas pueden incrementar la tolerancia de las plantas a la defoliación, debido a que les proveen nutrientes que contribuyen a superar los efectos de la remoción del tejido aéreo (Walling y Zabinski, 2006; Parodi y Pezzani, 2011).

La relación hongos micorrízicos arbusculares - planta no es considerada específica, debido a que cualquier especie de hongo puede colonizar cualquier especie de planta (Posada, 2001; Rodríguez, 2004), ya que los hongos micorrízicos se hallan prácticamente en todo tipo de suelos (Molina, *et al.*, 2005). Sin embargo, *A. ambigua* y *N. tenuis* presentaron mayor porcentaje de colonización que *P. ligularis*. La mayor densidad de longitud de raíces en *P. ligularis* que en *N. tenuis* y *A. ambigua* (Fig. 8.3, Capítulo 8) contribuiría a explicar los menores porcentajes de colonización en la primera, que en las otras dos especies. Koide y Kabir (2000) y Brundrett (2002)

informaron que las especies con una alta longitud de raíces son menos dependientes de la asociación con hongos micorrízicos arbusculares. Además, bajo ciertas condiciones edafo-climáticas, algunos hongos pueden beneficiar en mayor grado a un determinado hospedero (Rodríguez *et al.*, 2004). Corkidi y Rincón (1997) mencionaron que los hongos micorrízicos arbusculares son cruciales para el crecimiento de especies consideradas como tempranas (ej. *A. ambigua*; Saint Pierre *et al.*, 2004 a, b y c) en la sucesión vegetal. Esta asociación planta pionera – hongo micorrízico arbuscular es posible que incremente la probabilidad de éxito en el establecimiento y supervivencia de las plantas (Carmona Escalante *et al.*, 2013). Por otra parte, un mayor diámetro de raíces fibrosas puede estar vinculado con un mayor índice de colonización (Reinhardt y Miller, 1990; Koltai y Kapulnik, 2010). *Amelichloa ambigua* es una especie de etapas serales tempranas (Saint Pierre *et al.*, 2004 a, b y c) que posee un mayor diámetro radical (media \pm 1 error estándar, n: $2,18 \pm 0,1\text{mm}$, 48) que *P. ligularis* (media \pm 1 error estándar, n: $1,84 \pm 0,1\text{mm}$, 48). Esto contribuiría a explicar la mayor colonización observada en *A. ambigua* que en *P. ligularis*.

La información acerca de la variación en el porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares a escala temporal es escasa. Bellgard *et al.* (1994) sugirió que el patrón de infectividad por micorrizas arbusculares está relacionado con las temperaturas estacionales a lo largo del año. De esta manera, altos niveles de infectividad estarían asociados con la primavera y el verano debido a que esas dos estaciones se caracterizan por presentar altas temperaturas diurnas. En este estudio, los mayores valores fueron hallados antes de la primera defoliación (11/05/11), y a fines o mediados de la primavera del segundo y primer año, respectivamente. Al mismo tiempo, los menores valores se hallaron a fines del invierno-principios de la primavera en el primer año, y a mediados del invierno en el segundo año. Heinemeyer *et al.* (2003) también detectaron una mayor colonización en primavera, observándose un incremento del 12% al 25% en seis semanas. Estos autores atribuyeron ese incremento a la existencia de una mayor proporción de raíces jóvenes en la primavera, y raíces viejas o senescentes más tarde. Bentivenga y Hetrick (1991) sugirieron que la dependencia de las micorrizas se incrementa con la temperatura que favorece el crecimiento del huésped.

PRODUCCIÓN DE BIOMASA AÉREA

10.1 Introducción

Para hacer un uso eficiente y sustentable de los pastizales naturales, es necesario conocer la producción de biomasa aérea de las especies que lo componen. Distintas investigaciones han demostrado que las especies que integran los pastizales naturales, han evolucionado dentro de un complejo régimen de disturbios a escala múltiple (Collins, 1987), caracterizado por la presencia de disturbios recurrentes tales como el fuego y la herbivoría (Anderson, 1990), dentro de un contexto de heterogeneidad topográfica y variabilidad climática. El efecto neto de todas estas interacciones ha determinado en última instancia, la habilidad competitiva relativa de cada especie y su productividad (Collins 1987).

En general, las estrategias exitosas del manejo de pastizales, consisten en la aplicación y manipulación planificada de disturbios históricos a los cuales las comunidades de plantas están adaptadas (Whisenant, 1999). Sin embargo, existe cierta incertidumbre sobre los efectos de la frecuencia e intensidad de dichos disturbios sobre las comunidades o especies individuales (Limb, *et al.*, 2011).

El fuego y el pastoreo son dos determinantes importantes de la producción forrajera de las plantas en los pastizales naturales (Knapp *et al.*, 1999). Las características adaptativas de las mismas a dichos disturbios resultan similares (Rosenthal y Kotanen, 1994). Knapp y Seastedt (1986) mencionaron que ambos disturbios podrían tener un rol equivalente en los pastizales, debido a que su efecto más inmediato es la remoción de la biomasa aérea de las plantas. Sin embargo, la literatura ha demostrado que el fuego y el pastoreo no son variaciones del mismo mecanismo de disturbio, ya que poseen consecuencias distintas y específicas para la vegetación (McNaughton 1983 a; Knapp *et al.* 1999).

Dada la complejidad de los ecosistemas naturales, la versatilidad de las especies que los componen (Ehrenreich, 1959) y las características específicas de los disturbios, se han encontrado efectos positivos (Ehrenreich y Aikmann, 1957; Rice y Parenti, 1978; Knapp, 1985; Svejcar y Browning, 1988; Mitchell, 1992), negativos o neutros (McMurphy y Anderson, 1963; Owensby y Anderson, 1967; Anderson *et al.*, 1970) del fuego, sobre la producción de biomasa aérea en distintas áreas de pastizales. Incrementos en la producción forrajera fueron generalmente encontrados en zonas con elevadas precipitaciones, cuando la quema ocurrió luego de algunos años de poca o ninguna remoción de forraje (Ehrenreich y Aikmann, 1957; Rice y Parenti, 1978; Knapp, 1985). En tales sitios, con gran acumulación de biomasa muerta en pie, la quema mejoró el ambiente para el crecimiento de las gramíneas, proveyendo temperaturas de suelo más cálidas, incrementando la penetración de la luz para la emergencia de las macollas, y reduciendo los efectos alelopáticos asociados al decaimiento y muerte de las plantas (Hulbert, 1984). Como contrapartida, la quema puede no mejorar el ambiente para el crecimiento y la producción de biomasa aérea de las gramíneas perennes, si las precipitaciones están por debajo de la media, o en zonas áridas y semiáridas, caracterizadas por presentar escasas precipitaciones (Cuomo *et al.*, 1996).

La producción de forraje de las plantas luego de una defoliación también puede ser mayor (sobrecompensación: McNaughton, 1983, 1986; Dyer *et al.*, 1991; Jaindl *et al.*, 1994), menor (subcompensación: Belsky, 1986; Mutikainen *et al.*, 1993; Painter y Belsky, 1993) o similar (compensación exacta: McNaughton y Chapin, 1985) a la de las plantas no defoliadas. La magnitud del impacto de la defoliación es moderada por distintos factores. Un tiempo prolongado para la recuperación de las plantas luego de la defoliación, favorecerá la ocurrencia de respuestas compensatorias (Ferraro y Oosterheld, 2002). Las gramíneas pueden resistir altos índices de herbivoría a través de varios mecanismos: (1) su habilidad para compensar la pérdida de hojas a través de la producción de nuevas hojas a partir del meristema apical y de la expansión de las hojas desde los meristemas intercalares, y (2) la activación y subsiguiente crecimiento de las yemas axilares que producirán nuevas macollas desde la base de las plantas (Zedler, 2007). También pueden exhibir crecimiento compensatorio, respuesta que eleva las tasas de fijación de carbono de las plantas pastoreadas por encima de la de los individuos no pastoreados (McNaughton, 1979). Sin embargo, la velocidad y magnitud

del restablecimiento de la superficie fotosintética luego de una defoliación, dependerán del número, naturaleza y localización de los meristemas removidos (Gold y Caldwell, 1989; Briske, 1991; Korner, 1991, Zedler, 2007), lo cual está estrechamente relacionado con la fenología de las plantas. Por lo tanto, el estado fenológico en el cual las plantas son defoliadas afectará directamente su subsiguiente producción de forraje (Olson y Richards, 1988a).

Existe una gran interdependencia entre el fuego y el pastoreo (Daubenmire, 1968; McNaughton, 1983 b; Noy Meir, 1995; Knapp *et al.*, 1999). La herbivoría puede alterar el régimen de los fuegos y la intensidad de los mismos, modificando la cantidad y distribución del combustible fino (Zedler, 2007). Por otro lado, la quema estimula la producción de forraje “fresco”, más palatable y rico en nutrientes, que resulta más atractivo para los animales a pastoreo (Knapp *et al.*, 1999). Por esta interconexión, y dada la gran variabilidad edafo-climática en la que ocurre, el efecto neto de la combinación de ambos disturbios sobre la producción de biomasa aérea, puede ser muy diferente a los resultados derivados del estudio de cada factor en forma independiente. Debido a esto, es importante investigar el efecto combinado de estos disturbios, sobre la producción de biomasa aérea de las especies a escala de planta individual, midiendo las características de ambos disturbios, y las condiciones edafo-climáticas bajo las cuales ocurren. De esta manera, se podrá predecir la respuesta de las plantas cuando sean expuestas a niveles similares de disturbios bajo las condiciones edafo-climáticas estudiadas. Esto contribuirá a delinear prácticas de manejo más adecuadas para el sistema ecológico en estudio, y regiones similares.

En este capítulo se analizó el efecto de las distintas combinaciones de quema con o sin defoliación en los estadios fenológicos vegetativo, elongación de entrenudos o ambos estadios, durante el primer o segundo año de estudio, sobre la producción de biomasa aérea de plantas de *P. ligularis*, *N. tenuis* y *A. ambigua*. Las hipótesis de trabajo fueron que (1) los menores valores de producción de materia seca total se obtienen en las macollas de plantas defoliadas dos veces (vegetativo y elongación de entrenudos) después de la quema en ambos ciclos de crecimiento, y (2) al finalizar el estudio, las plantas de *P. ligularis* tienen mayores valores de biomasa aérea que las plantas de *N. tenuis* y *A. ambigua*.

10.2 Materiales y métodos

10.2.1 Mediciones

La producción de biomasa aérea se determinó en plantas control y aquellas que recibieron las distintas combinaciones de quema con o sin defoliación detalladas en la Tabla 3.1 del Capítulo 3, que fueron empleadas en las mediciones de demografía y crecimiento de macollas. El material vegetal cosechado en cada fecha de defoliación y al final del estudio (diciembre de 2012; ver Capítulo 3) fue secado en estufa a 70°C durante 72 h y pesado, a fin de obtener la producción de materia seca total acumulada al cabo de los dos ciclos de crecimiento, para cada tratamiento y especie estudiada.

No se obtuvo la producción de materia seca al finalizar cada año, debido a que la totalidad de los tratamientos recién se completaron al finalizar el segundo año de muestreo.

10.2.2 Análisis estadísticos

Los datos obtenidos se analizaron con el software estadístico INFOSTAT (Di Rienzo *et al.*, 2013). Previo al análisis fueron transformados con $\ln(x+1)$ a fin de cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Los resultados se expresaron como peso seco por planta y por cm^2 de área basal. En las figuras y tablas se presentan los valores sin transformar. La variable se analizó con ANOVA bifactorial tomándose como factores las especies y los tratamientos. La comparación de medias se realizó mediante el test de Tukey, con un nivel de significación del 0,05.

10.3 Resultados

10.3.1 Producción de biomasa aérea (g MS/planta)

No se detectó interacción significativa ($p > 0,05$) entre especies y tratamientos, ni se encontraron diferencias ($p > 0,05$) entre tratamientos. Al finalizar los dos ciclos de crecimiento, las plantas de *P. ligularis* y *A. ambigua* produjeron mayor ($p \leq 0,05$) biomasa aérea que las plantas de *N. tenuis* (Fig. 10.1).

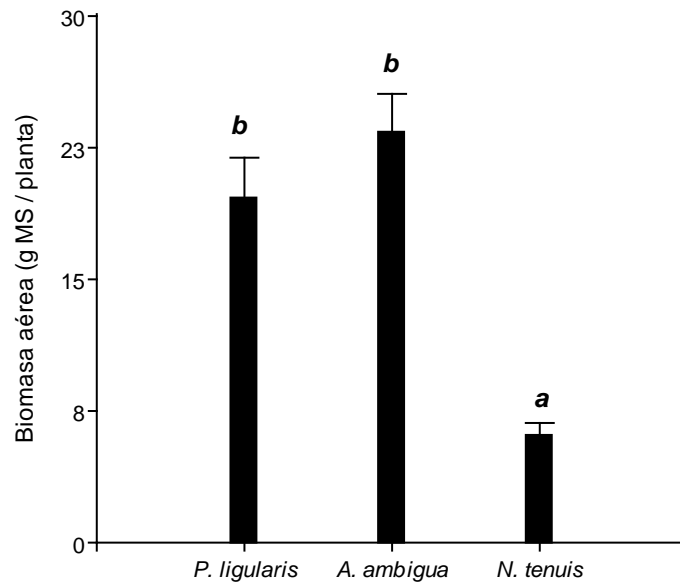


Figura 10.1. Producción de biomasa aérea (g MS/planta) en plantas de *P. ligularis*, *A. ambigua* y *N. tenuis*, expuestas o no a las distintas combinaciones de quema y defoliación. Cada barra es el promedio \pm 1 error estándar de $n=48$, y representa datos acumulativos durante dos años de estudio. Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies.

10.3.2 Producción de biomasa aérea en relación con el área basal (g MS/cm² de área basal)

Se detectó interacción entre especies y tratamientos. Cada tratamiento afectó en forma diferencial la productividad de las especies. *Poa ligularis* produjo mayor ($p \leq 0,05$) biomasa aérea en el tratamiento T3 que en el T8; mientras que, las plantas de *A. ambigua* presentaron valores más elevados ($p \leq 0,05$) en el control que en los demás tratamientos. *Nassella tenuis*, en cambio, no exhibió diferencias ($p > 0,05$) entre tratamientos (Fig. 10.2). Por otra parte, *A. ambigua* tuvo una mayor ($p \leq 0,05$) producción de materia seca que las otras dos especies en el control, y que *P. ligularis* en el tratamiento T2. En el tratamiento T7, *N. tenuis* presentó mayor ($p \leq 0,05$) producción de materia seca que *P. ligularis*. En los demás tratamientos, las tres especies presentaron valores similares ($p > 0,05$) de biomasa aérea/cm² de área basal (Fig. 10.2).

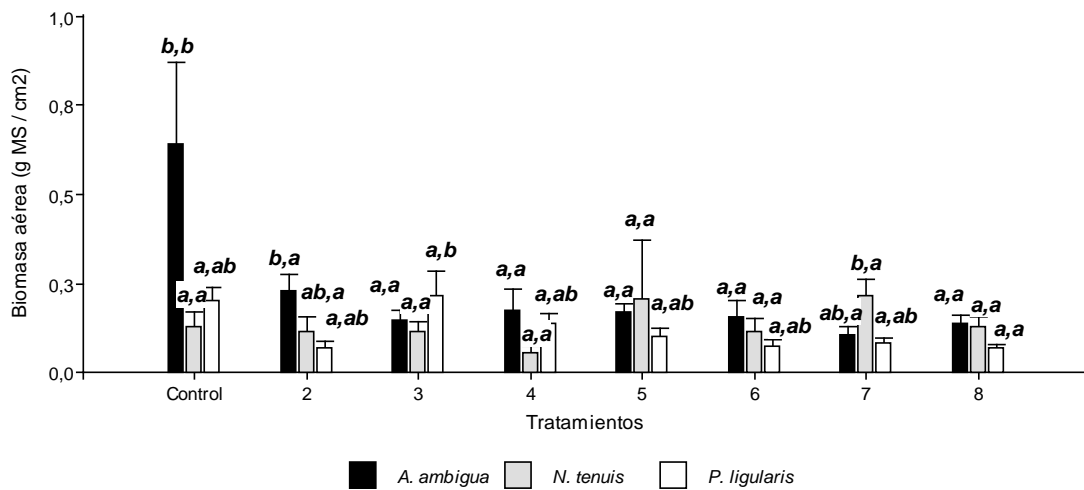


Figura 10.2. Producción de biomasa aérea (g MS/cm²) en plantas de *P. ligularis*, *A. ambigua* y *N. tenuis* expuestas o no a distintas combinaciones de quema y defoliación (Ver Capítulo 3, Tabla 3.1). Cada barra es el promedio \pm 1 error estándar de $n=6$, y representa datos acumulativos durante dos años de estudio. Letras distintas delante de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies, dentro de cada tratamiento. Letras distintas detrás de la coma indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos, dentro de cada especie.

10.4 Discusión

Los resultados obtenidos indicaron que cada especie respondió en forma diferencial ante las distintas combinaciones de fuego y defoliación. La producción de biomasa aérea por planta de *A. ambigua* y *P. ligularis* fue superior a la de *N. tenuis*, debido fundamentalmente a la mayor área basal (Fig. 4.2, Capítulo 4) y número de macollas (Fig. 4.4, Capítulo 4) que presentaron las plantas de las dos primeras, respecto a la última especie. Al eliminar el efecto del tamaño de la planta, calculando la producción de biomasa aérea por cm^2 de área basal, se encontraron otros resultados. Las plantas de *P. ligularis* produjeron mayor cantidad de materia seca cuando fueron defoliadas en el segundo ciclo de crecimiento luego de la quema durante el estado vegetativo, que cuando fueron defoliadas dos veces en los dos ciclos de crecimiento. Este tratamiento le permitiría a la especie recuperarse de la quema antes de ser defoliada. Estos resultados confirman la hipótesis 1, y son consistentes con los encontrados por Ehrenreich y Aikmann (1957) en pastizales naturales de Iowa, en donde defoliaciones frecuentes durante dos años consecutivos luego de una quema, ocasionaron una reducción de la biomasa aérea de las especies de un 79%; mientras que, las plantas que fueron defoliadas sólo al final de cada estación de crecimiento, experimentaron reducciones del 16%.

A medida que se incrementa el número y frecuencia de las defoliaciones, disminuye la producción de materia seca de las gramíneas perennes (Ehrenreich y Aikmann, 1957). Los efectos perjudiciales del incremento en el número de las defoliaciones sobre la producción de biomasa aérea de la vegetación, probablemente se relacionen con la reducción en el área foliar (Ehrenreich y Aikmann, 1957). Esto origina una disminución en la intercepción de la luz por parte del tejido foliar remanente y el agotamiento de las reservas, con la subsiguiente disminución en la producción de carbohidratos (Ehrenreich, 1959; Harris, 1978; Cuesta Muñoz, 2005). Las reservas orgánicas son el mecanismo que les permite a las plantas forrajeras rebrotar, asegurar su persistencia, y mantener su producción aérea y subterránea (Cuesta Muñoz, 2005). Las gramíneas almacenan sustancias de reservas (carbohidratos no estructurales) en las raíces, bases de tallos y coronas, que utilizan para reiniciar el crecimiento luego de una

defoliación, si se ha removido toda la superficie fotosintéticamente activa, o para superar condiciones de estrés climático (Richards y Caldwell, 1985). Por esta razón, las plantas deben ser defoliadas con una frecuencia e intensidad que no determinen un agotamiento de las reservas de carbohidratos no estructurales, ya que si esto ocurre, las plantas morirán (Emmick y Fox, 1993; Briske y Richards, 1995).

Peláez *et al.* (2011) hallaron valores de materia seca similares, en plantas de *P. ligularis* defoliadas seis meses luego de realizada una quema controlada, e inferiores cuando se defoliaron un año luego de la quema, respecto a plantas quemadas y no defoliadas. En dicho estudio las defoliaciones fueron realizadas en dos años distintos. Esta respuesta fue atribuida en parte, a la escasez de precipitaciones ocurrida durante dicho estudio, debido a que las condiciones abióticas (principalmente el agua) antes y después de un evento de defoliación, pueden tener un efecto decisivo en la recuperación de las plantas a dicho evento (Richards, 1993). Resultados opuestos han sido hallados en plantas no defoliadas de *Festuca campestris*, donde el fuego provocó una reducción del 51% en la producción de biomasa aérea, dos estaciones de crecimiento luego de realizada la quema controlada (Bogen *et al.*, 2003). En esta tesis se encontró que las plantas de las especies palatables produjeron cantidades similares de biomasa aérea cuando fueron quemadas y no defoliadas (T2) que cuando no se quemaron ni defoliaron (Control). Sin embargo, las plantas de la especie no palatable presentó valores de materia seca mucho más elevados en el control que cuando fue quemada. Estos resultados sugieren que las plantas de *P. ligularis* y *N. tenuis* tendrían una mayor tolerancia ante una quema controlada, respecto de *A. ambigua*. Disminuciones entre el 15 y 30% en la producción de materia seca por efecto de quemas controladas, realizadas en distintas estaciones del año en pastizales de Texas, también fueron informadas por Trlica y Schuster (1969). Por su parte, White y Terry (1979) revelaron que la mayor cantidad de biomasa aérea encontrada al cabo de dos estaciones de crecimiento, en plantas de *Schizachyrium stolonifer* no quemadas ni defoliadas, se debería a la gran cantidad de material muerto en pie presente en dichas plantas.

Por otra parte, las plantas de *N. tenuis* produjeron cantidades similares de biomasa aérea en todos los tratamientos. Además, las plantas de esta especie superaron la producción de materia seca de las plantas de *P. ligularis*, cuando fueron quemadas y defoliadas durante la elongación de los entrenudos en los dos ciclos de crecimiento. Esta

respuesta podría sugerir una mayor adaptabilidad de *N. tenuis* a distintas frecuencias y momentos de defoliación. Becker *et al.* (1997 a y b) informó que las plantas no quemadas de *P. napostaense* y *N. tenuis* produjeron menor cantidad de biomasa aérea cuando fueron defoliadas durante la elongación de los entrenudos. La remoción de todos los meristemas activos, la existencia de un gran número de yemas metabólicamente inactivas en las plantas, y el poco tiempo disponible para el rebrote, podrían haber contribuido a esta respuesta (Becker *et al.*, 1997 a y b). Reducciones en la producción de materia seca debido a defoliaciones durante la formación de las inflorescencias también fueron observadas en plantas quemadas de *Agropyron spicatum* y *Sitanion hystrix* (Jirik y Bunting, 1994). Las defoliaciones por debajo de los meristemas apicales detienen la elongación de los tallos, y la emergencia de nuevas hojas se retrasa hasta que se forman nuevos tallos provenientes de las yemas basales de la planta (Humphreys, 1966). Estas respuestas están directamente relacionadas con el número y la actividad de las yemas axilares (Hanis, 1978).

Las plantas de *A. ambigua* produjeron mayor biomasa aérea en el control que en los tratamientos. Además, en el control y en el tratamiento quemado pero no defoliado, esta especie produjo mayor cantidad de materia seca que las especies palatables, hecho que podría sugerir que la defoliación, más que la quema, estaría afectando la productividad de esta especie. Esta respuesta podría ser explicada, al menos en parte, a través de los distintos mecanismos de resistencia al pastoreo que emplearían las especies en estudio. La respuesta de las plantas de *P. ligularis* y *N. tenuis* pareció estar más estrechamente relacionada a la utilización de estrategias de tolerancia al pastoreo, a través de procesos que promueven el crecimiento acelerado luego de una defoliación. *Amelichloa ambigua*, en cambio, emplearía estrategias de evitación al pastoreo, al igual que otras especies no palatables. Estas estrategias estarían relacionadas con un alto porcentaje de lignina en sus tejidos (Saint Pierre *et al.*, 2000; Fernández Mayer *et al.*, 2010). Las mismas, reducirían la accesibilidad y palatabilidad de sus tejidos y por lo tanto, la probabilidad de ser pastoreada y/o la severidad del pastoreo, confiriéndole ventajas competitivas dentro de la comunidad al no ser consumidas por el ganado doméstico (Caldwell *et al.*, 1981; Briske, 1991; 1998; Briske y Richards, 1995). Esto explicaría la mayor biomasa observada en las plantas no defoliadas de *A. ambigua* respecto a las que fueron defoliadas.

SÍNTESIS E INVESTIGACIONES FUTURAS

En esta tesis se evaluaron los efectos del fuego con o sin defoliación, sobre varias características funcionales en tres especies de gramíneas perennes de ciclo otoño-inverno-primaverales, pertenecientes a diferentes etapas serales y de distinta preferencia animal (*Poa ligularis*: tardía, deseable; *Nassella tenuis*: intermedia, deseable; *Amelichloa ambigua*: temprana, indeseable), abundantes en los pastizales templados semiáridos del sudoeste bonaerense. Estas características, constituyen algunos de los mecanismos adaptativos, que contribuyen a explicar la persistencia y productividad diferencial de estas especies, en respuesta a dos disturbios comunes en la región de estudio, tales como el fuego y el pastoreo interactuando bajo un entorno edafo-climático particular. En la región de estudio, estos disturbios sumado a los efectos del medio ambiente, contribuyen a caracterizar la estructura y dinámica de la vegetación, y el funcionamiento de los ecosistemas naturales.

En nuestro país, estas áreas naturales tan complejas, son el sustento de gran parte de los sistemas de producción de cría del ganado doméstico. Por tal motivo, se realizó este estudio, con la finalidad de evaluar los mecanismos de respuesta de las gramíneas perennes, ante niveles controlados de fuego con o sin defoliación (pastoreo simulado). El interrogante más importante fue determinar el momento más conveniente para realizar defoliaciones luego de una quema controlada, que permitiera (1) lograr una mayor productividad, haciendo un uso adecuado de las especies deseables del pastizal, y (2) contribuir a optimizar la eficiencia de los sistemas ganaderos.

Este estudio se desarrolló durante dos años cuyas precipitaciones estuvieron dentro del promedio anual para el sitio de estudio. Los componentes de producción de área foliar; el nitrógeno disponible en el suelo; el número de yemas totales, viables, dormantes y muertas; la densidad de longitud de raíces y la colonización por micorrizas arbusculares fueron evaluados luego de cada defoliación después de la quema. La producción de materia seca y la proliferación radical, se analizaron solamente al final de los dos años de estudio, debido a que (1) las variables mencionadas en primer lugar

contribuyen a la formación de estas últimas y (2) porque únicamente al finalizar los dos ciclos de crecimiento de las gramíneas perennes se completaron todos los tratamientos.

Los resultados obtenidos permitieron aceptar por completo algunas de las hipótesis propuestas y rechazar en parte otras, ya que en algunos casos una de las especies cumplía los supuestos pero no las otras. En ninguno de los casos las hipótesis planteadas fueron rechazadas totalmente.

Corroborando la hipótesis 1, durante las primeras fechas luego de la quema, las plantas no quemadas ni defoliadas (control) presentaron valores superiores de los componentes de producción de área foliar que las plantas quemadas. Así, el número de macollas verdes y totales, el número de hojas y la longitud total de hojas (láminas + vainas, verdes + secas) fueron superiores en plantas no quemadas y no defoliadas que en las plantas expuestas a cualquiera de los tratamientos de quema y/o defoliación.

La hipótesis 2 se cumplió en gran parte de los resultados obtenidos, aunque estuvo sujeta a la especie considerada y al parámetro medido. En algunos casos, las plantas defoliadas durante los dos años luego de la quema, presentaron valores superiores o similares de los componentes de producción de área foliar que aquellas que sólo fueron defoliadas el segundo año o no fueron defoliadas. Por ejemplo, al finalizar el segundo ciclo de crecimiento de las gramíneas perennes, el número total de hojas de las macollas en plantas de *P. ligularis* quemadas y defoliadas sólo el segundo año en estado vegetativo (T3) y aquellas quemadas y defoliadas durante la elongación de los entrenudos en el primer y segundo año (T7) de estudio, fue similar entre sí; además en ambos casos, los valores fueron superiores a los observados en los demás tratamientos, incluyendo el control. La proliferación radical y el porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares, también tuvieron valores similares entre todos los tratamientos y el control.

La biomasa aérea/cm² de área basal producida por las plantas de *P. ligularis*, así como las variables que contribuyeron a su obtención, principalmente el número de macollas verdes y totales, el número total de hojas por macolla, la longitud total de hoja y la altura de planta, se vieron reducidas luego de dos años de sucesivas defoliaciones. Sin embargo, el número de yemas no se vio modificado con la aplicación de los

distintos tratamientos. Estos resultados conducirían a aceptar parcialmente la hipótesis 3. En el caso de las plantas de *A. ambigua*, si bien presentaron una disminución de estos parámetros con las defoliaciones, el efecto no fue acentuado con el incremento en el número de defoliaciones sino que su crecimiento y producción forrajera fueron reducidas por cualquiera de los tratamientos de quema y defoliación aplicados. Por otra parte, las plantas de *N. tenuis* tuvieron una respuesta más estable, con el mayor número de hojas y longitud foliar en plantas no defoliadas ni quemadas, que no difirieron estadísticamente de los tratamientos T2, T3, T4, T7 y T8. Además, el menor número de macollas/cm² fue registrado en los tratamientos T5 y T6. Estos resultados, sumado a otros factores, contribuyen a explicar que esta especie haya producido cantidades similares de materia seca en todos los tratamientos, luego de dos años de sucesivas defoliaciones.

Inicialmente, el sistema radical respondió de forma inversa a la parte aérea de las plantas. El fuego causó una rápida transformación del nitrógeno orgánico a formas inorgánicas, disponibles para las plantas. Esta liberación de nitrógeno disponible un mes y medio luego de la quema, bajo condiciones adecuadas de humedad, generó un pulso de crecimiento radical (estimado en términos de densidad de longitud de raíces) que superó al de las plantas control en las tres especies estudiadas. Estas diferencias se mantuvieron hasta la primavera, momento en que las plantas control lograron igualar la densidad de longitud de raíces de las plantas quemadas. Posteriormente, la densidad de longitud de raíces siguió en incremento hasta finalizar la segunda estación de crecimiento en todos los tratamientos y en plantas control, mientras que el nitrógeno disponible descendió al finalizar el primer año en las áreas quemadas. Hacia el final de la segunda estación de crecimiento, tampoco se registraron diferencias entre tratamientos en (1) el porcentaje de colonización del sistema radical por micorrizas arbusculares y (2) la proliferación radical. Estos resultados permitirían aceptar parte de las hipótesis 4 y 5.

Contrariamente a lo esperado, hacia el final de la segunda estación de crecimiento, todos los tratamientos presentaron similares tasas relativas de crecimiento para longitud total de hojas en las tres especies investigadas. Las plantas quemadas que no fueron defoliadas no lograron superar las tasas relativas de crecimiento de las plantas

control o de aquellas que fueron adicionalmente expuestas a los distintos tratamientos de defoliación. Por tal motivo, esta parte de la hipótesis 4 debió ser rechazada.

Los parámetros aéreos y subterráneos analizados en esta tesis contribuyen a explicar la supervivencia, capacidad competitiva, y productividad de las especies estudiadas al ser expuestas a niveles controlados de fuego y defoliación. En la hipótesis 6 se esperaba que las plantas de *P. ligularis*, alcanzaran valores superiores, o al menos similares, a los obtenidos por las demás especies en dichos parámetros. Sin embargo, esto se logró solamente en algunos de ellos, ya que a excepción de los momentos iniciales luego de la quema, las especies respondieron en forma diferencial a los distintos tratamientos a los que fueron expuestas.

En general, las plantas de *P. ligularis* presentaron una mayor área basal y número de macollas totales que las otras especies. Sin embargo, el desarrollo individual de las macollas de esta especie estuvo directamente relacionado a los tratamientos aplicados. De este modo, las macollas de *P. ligularis* exhibieron un mayor número de hojas que las de *N. tenuis* cuando fueron quemadas y defoliadas durante la elongación de los entrenudos en los dos años de estudio (T7), pero de similar longitud foliar total a las demás especies, lo que originó que bajo este tratamiento, la altura de las plantas fuera también similar. En los demás tratamientos de quema y defoliación, esta especie presentó cantidades similares de hojas; y excepto cuando se quemaron y no defoliaron (T2), se defoliaron dos veces en estado vegetativo (T6) o cuando no se quemaron, también hubo longitudes totales similares entre especies. Además, las macollas de *P. ligularis* que no fueron quemadas ni defoliadas produjeron menos hojas y de menor longitud que las macollas de la especie no deseable. *Amelichloa ambigua* presentó una mejor performance cuando no fue defoliada (control y T2), hecho que se reflejó en la mayor producción de materia seca obtenida por esta especie en dichos tratamientos, al cabo de dos años sucesivos de defoliaciones luego de la quema.

Las plantas de *P. ligularis* también superaron a las de *A. ambigua* en el número de macollas totales por cm² de área basal, cuando fueron quemadas y defoliadas en el segundo ciclo de crecimiento durante la elongación de los entrenudos (T4). Asimismo igualaron a las demás especies en el control y en los demás tratamientos, a excepción de T3, donde las plantas de *N. tenuis* presentaron los mayores valores. Además, durante la

etapa de macollaje, *P. ligularis* y *N. tenuis* produjeron más macollas verdes por cm^2 que *A. ambigua*.

Otro parámetro importante que contribuye a la persistencia y productividad de las gramíneas perennes es la presencia de yemas axilares y su actividad metabólica, que se relacionan con el auto-reemplazo de cada macolla. De las tres especies estudiadas, las macollas de *P. ligularis* presentaron la menor cantidad de yemas totales y viables, mientras que *N. tenuis* registró los valores más elevados. Sin embargo, el número de yemas por base de tallo de las tres especies, y por lo tanto, el número de macollas hijas por macolla progenitora resultó bajo. Luego de dos años sucesivos de defoliaciones luego de la quema, el número de yemas metabólicamente activas por base de tallo estuvo por debajo del necesario para el autoreemplazo de cada macolla.

Respecto a las mediciones subterráneas, las plantas de *P. ligularis* exhibieron un menor grado de colonización por micorrizas arbusculares que las plantas de *A. ambigua* y *N. tenuis*. Este resultado estuvo asociado a la mayor densidad de longitud de raíces en *P. ligularis* que en las otras especies, lo que le permitiría a la primera no ser tan dependiente de dicha asociación. Además las tres especies mostraron valores similares de proliferación radical.

En general, las plantas de *P. ligularis* y *A. ambigua* produjeron mayor cantidad de biomasa aérea por planta que *N. tenuis*, debido a que fueron plantas más grandes, con mayor área basal y número de macollas totales. Sin embargo, difirieron en su producción de materia seca por cm^2 de área basal. Las respuestas positivas observadas en los mecanismos observados en las especies palatables ante disturbios como el fuego y la defoliación, son indicativas de la presencia de características adaptativas que se fueron desarrollando a través de un proceso evolutivo, y del empleo exitoso de estrategias de tolerancia al fuego con o sin pastoreo. Esto les permitió y les permite a estas especies mantener o aún aumentar su producción aérea en ambientes disturbados, sin afectar su crecimiento radical. De las especies estudiadas, las plantas de *P. ligularis* produjeron mayor biomasa aérea/ cm^2 cuando fueron defoliadas durante el estado vegetativo en el segundo ciclo de crecimiento luego de la quema, y el menor rendimiento cuando se defoliaron dos veces en los dos ciclos de crecimientos. Sin embargo las plantas de *N. tenuis* produjeron cantidades similares en todos los

tratamientos, lo que denota una gran plasticidad adaptativa ante la exposición a distintas frecuencias y momentos de defoliación, luego de una quema.

Como contrapartida, las plantas de *A. ambigua*, evolucionaron bajo las mismas condiciones edafo-climáticas y niveles de disturbio que las especies palatables. Sin embargo, esta especie, redujo su producción de biomasa aérea bajo condiciones de pastoreo, superó la cantidad de materia seca de las especies palatables cuando las plantas no fueron quemadas ni defoliadas, superó la producción forrajera de *P. ligularis* cuando se quemaron pero no se defoliaron, y tuvo la máxima producción de biomasa aérea cuando no fueron quemadas ni defoliadas. Estas respuestas denotan características adaptativas distintas a las de *P. ligularis* y *N. tenuis*, que incluyen el empleo de estrategias exitosas de evitación al pastoreo, basadas en sus características morfológicas y la menor calidad nutritiva de esta especie.

Un adecuado manejo de los pastizales naturales debe considerar la interacción planta - animal - ambiente, para obtener la mayor producción vegetal, en términos de cantidad y calidad del forraje producido, con la finalidad de optimizar los sistemas de producción ganaderos. El mejoramiento de los pastizales en base a una adecuada utilización de disturbios como el fuego y el pastoreo, que naturalmente ocurren en el ecosistema estudiado, podría considerarse una estrategia apropiada si dichos disturbios son aplicados apropiadamente como herramientas de manejo para la conservación y mejoramiento de los recursos naturales vegetación y suelo. De allí la importancia de la evaluación de las respuestas de las especies en estudio presentes en el pastizal, ante niveles controlados de fuego y defoliación. El sobrepastoreo de la vegetación nativa en busca de mejores índices reproductivos y productivos de los rodeos de cría, ha llevado al reemplazo de las especies deseables tales como *P. ligularis* y *N. tenuis*, por especies indeseables como *A. ambigua*, en muchos pastizales áridos y semiáridos de la Provincia Fitogeográfica del Monte (Busso, 1997). Peor aún, el desplazamiento de la frontera agrícola hacia dicha Región Fitogeográfica con la utilización de metodologías de uso inadecuadas, ha determinado la ruina de muchos establecimientos de la región de estudio (La Nueva Provincia, 2009).

Los resultados obtenidos han demostrado que *A. ambigua* es una especie que reduce su crecimiento, reproducción y producción forrajera cuando es quemada y

defoliada. Sin embargo, en condiciones naturales no es consumida por el ganado doméstico (Cano, 1988). Sólo suele ser despuntada cuando rebrota luego de una quema. En base a esto, una posible estrategia de manejo para el mejoramiento de pastizales degradados dominados por esta especie, sería la realización de quemas controladas, dejando un tiempo prudencial que permita la recuperación de las especies deseables antes del pastoreo. Las defoliaciones posteriores permitirían el pastoreo del nuevo crecimiento más tierno de las plantas de *A. ambigua*, reduciendo su crecimiento, y a su vez favoreciendo el desarrollo y la productividad de las gramíneas deseables del pastizal.

En este estudio se ha encontrado que luego de una quema, las plantas de *A. ambigua* retrasan su rebrote, con respecto a *P. ligularis* y *N. tenuis*, disminuyendo la competencia inicial por los recursos del suelo, que *A. ambigua* le podría ocasionar a las gramíneas deseables. La velocidad de recuperación de las gramíneas perennes ante la falta de una superficie fotosintéticamente activa apropiada, está influenciada por la acumulación de sustancias de reserva en raíces, bases de tallos y coronas de las plantas (Richards y Caldwell, 1985; Obodho y Trlica, 1990; Beguet y Bavera, 2001). Una línea posible de investigación podría incluir el estudio del efecto de defoliaciones luego de la quema sobre la concentración y contenido de carbohidratos no estructurales solubles, en cada una de estas tres partes de las plantas en las especies estudiadas. Conjuntamente con estudios de rebrote etiolado (Busso *et al.*, 1990) se podrá determinar no sólo dónde ocurre el mayor almacenamiento de carbohidratos, sino también cuál de estas secciones provee una mayor contribución del mismo al rebrote de *P. ligularis*, *A. ambigua* y *N. tenuis* luego de estos disturbios.

Luego de ser expuestas a los tratamientos de fuego y defoliación, las plantas de *A. ambigua* disminuyeron su biomasa aérea y la producción de tallos florales e indirectamente así, su probabilidad de reproducción sexual, aún luego de dos años desde el momento de la quema. Esta especie posee frutos cleistógamos en las bases de los tallos (Cano, 1988). La presencia de estas estructuras se podría considerar una característica adaptativa de la especie no palatable que contribuye a su persistencia en los ambientes disturbados estudiados. Los frutos cleistógamos contribuirían a asegurar la pureza genética en *A. ambigua*. Una conclusión similar fue informada por Kulkarni y Beskaran (en prensa) en *Catharanthus roseus*. Tampoco se conoce la magnitud con la

que el fuego, con o sin defoliación podría afectar la viabilidad de dichos frutos, y por lo tanto, el crecimiento a partir de los mismos.

La asociación de las raíces de las plantas con los hongos micorrízicos arbusculares resultan de gran importancia para el crecimiento y supervivencia de las gramíneas perennes, principalmente en ambientes áridos y semiáridos (Martínez García, 2011). Sin embargo, dicha simbiosis es frágil, por lo que la actividad de las micorrizas disminuye con el incremento en los niveles de disturbios (Klopatek *et al.*, 1994). Por lo tanto, sería interesante el estudio del efecto del fuego y la defoliación sobre la estructura de las comunidades de hongos micorrízicos arbusculares en términos de abundancia, viabilidad y diversidad de esporas. Esto es debido a que tanto los hongos como las plantas presentan ecotipos adaptados a distintas condiciones (Pérez y Vertel, 2010). Además, en este estudio no se encontró efecto de los tratamientos sobre el porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares. Sin embargo, no se midieron el porcentaje de las distintas estructuras del hongo (hifas, vesículas y arbúsculos). Esta información resulta de gran importancia debido a que los arbúsculos son las estructuras de intercambio entre el hongo y la planta, por lo que una mayor abundancia de estas estructuras indicaría que dicha asociación se encuentra activa.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abbott, L.K., Gazey, C. 1994. An ecological view of the formation of VA mycorrhizas. *Plant Soil* 259: 69-78.
- Aerts, R., Boot, R.G.A., Van Der Aart, P.J.M.. 1991. The relation between above and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia* 87:551–559.
- Aerts, R., De Caluwe, H. 1997. Nutritional and plant mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species. *Ecology* 78: 244–260.
- Aguilar Fernández, M., Jaramillo, V.J., Varela Fragoso, L., Gavito, M. E. 2009. Short-term consequences of slash-and-burn practices on the arbuscular mycorrhizal fungi of a tropical dry forest. *Mycorrhiza* 19:179–186.
- Ahlgren, I. F. 1974. The effect of fire on soil organisms. Ch. 3. En: *Fire and Ecosystems*. Kozlowski, T. T., Ahlgren, C. E. (eds.). Academic Press. p. 47-72.
- Ahlgren, I. F., Ahlgren, C.E. 1965. Effects of prescribed burning on soil microorganisms in a Minnesota Jack Pine Forest. *Ecology* 46, 304-310.
- Ahn-Heum, E.O.M., D.C. Harnett, F.W.T. Wilson, Figge, D.A.H. 1999. The effect of fire, mowing and fertilizer amendment on arbuscular mycorrhizas in tallgrass prairie. *American Midland Naturalist*. 142: 55-70.
- Albanesi, A., Anriquez, A. 2003. El fuego y el suelo. En: C. Kunst; Bravo, S. y Panigatti, J. L. (eds.). *Fuego en los ecosistemas argentinos*. Editorial INTA, Santiago del Estero, Argentina, p. 47-50.
- Allsopp, N., Stock, W.D. 1994. VA mycorrhizal infection in relation to edaphic characteristics and disturbance regime in three low land plant communities in the south-western Cape, South. *African Journal of Ecology* 82:271–279.

- Ambrosino, M., Busso, C., Minoldo, G., martinez, J., Cardillo, D., Torres, Y., Ithurrart, L., Montenegro, O., Munch, M., Ponce, D., Giorgetti, H., Rodríguez, H. 2014a. Descomposición de broza de gramíneas perennes en los pastizales naturales. XIV Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo y II Reunión Nacional “Materia Orgánica y Sustancias Húmicas”. Bahía Blanca, Buenos Aires, 5 al 9 de mayo de 2014.
- Ambrosino, M., Busso, C., Minoldo, G., martinez, J., Torres, Y., Montenegro, O., Ithurrart, L., Cardillo, D., Montani, T., Ponce, D., Giorgetti, H., Rodríguez, H. 2014b. Producción de broza foliar de *Poa ligularis*, *Nassella tenuis* y *Amelichloa ambigua*. XIV Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo y II Reunión Nacional “Materia Orgánica y Sustancias Húmicas”. Bahía Blanca, Buenos Aires, 5 al 9 de mayo de 2014.
- Anderson, D. L. 1983. Compatibilidad entre pastoreo y mejoramiento de los pastizales naturales. *Producción animal*, Buenos Aires, Argentina 10: 3-22.
www.produccionanimal.com.ar
- Anderson, D. L. 1984. El fuego como elemento de manejo del pastizal natural. EEA INTA San Luis, V. Mercedes. *Informativo Rural* 20: 3-4.
www.produccionanimal.com.ar
- Anderson, R.C. 1982. An evolutionary model summarizing the roles of fire, climate, and grazing animals in the origins and maintenance of grasslands: an end paper. En: *Grasses and Grasslands systematic and ecology*. Estes, J.R., Tyrl, R.J., Brunken, J.N (eds.). Norman, Oklahoma: University of Oklahoma Press, 297-308.
- Anderson, K.L., Smith, E.F., Owensby, C.E. 1970. Burning bluestem range. *Journal of Range Management* 23:81-92.

- Anderson, R.C. 1990. The historic role of fire in the North American grassland. En: Fire in North American Tallgrass Prairies. Collins, S. L., Wallace, L. L. (eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma, USA, p. 9-18.
- Anderson, R.H., Funhendorf, S.D., Engle, D.M. 2006. Soil nitrogen availability in tallgrass prairie under the fire-grazing interaction. *Rangeland Ecology and Management* 59:625-631.
- Anderson, T. M., Ritchie, M. E., McNaughton, S. J. 2007. Responses of grassland plant communities to interactions among grazing, nutrients and precipitation across Serengeti National Park. *Ecology* 88:1191–1201.
- Anderson, T.M., Starmer, W.T., Thorne, M. 2007. Bimodal Root Diameter Distributions in Serengeti Grasses Exhibit Plasticity in Response to Defoliation and Soil Texture: Implications for Nitrogen Uptake. *Functional Ecology* 21: 50-60.
- Andrioli, R.J., Distel, R.A. 2008. Litter quality of C3 perennial grasses and soil inorganic nitrogen in a semiarid rangeland of central Argentina. *Journal of Arid Environments* 72: 1684-1689.
- Anslow, R.C. 1966. The rate of appearance of leaves on tillers of the gramineae. *Herbage Abstracts* 36:149-155.
- Archibald, S., Bond, W.J., Stock, W.D., Fairbanks, D.H.K. 2005. Shaping the landscape: fire-grazer interactions in an African savanna. *Ecological Applications* 15:96–109.
- Arocena, J.M., Opio, C. 2003. Prescribed fire-induced changes in properties of sub-boreal forest soils. *Geoderma* 113: 1-16.
- Arredondo, J.T., Johnson, D.A. 1998. Clipping effects on root architecture and morphology of three range grasses. *Journal of Range Management* 51: 207-214.

- Atkinson, C.J. 1986. The effect of clipping on the net photosynthesis and dark respiration rates of plants from an Upland Grassland, with reference to carbon partitioning in *Festuca ovina*. *Annals of Botany* 58:61-72.
- Austin, A. T., Yahdjian, L., Stark, J. M., Belnap, J.A., Porporato, U., Norton, D., Ravetta, A., Schaeffer, S. M. 2004. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia* 141: 221-235.
- Barrer, S. 2009. El uso de hongos micorrizicos arbusculares como una alternativa para la agricultura. *Facultad de Ciencias agropecuarias* 7: 123-132pp.
- Barto, E.K., Rilling, M.C. 2010. Does herbivory really suppress mycorrhiza? A metaanalysis. *Journal of Ecology* 98:745-753.
- Becker, G.F., Busso, C.A., Montani, T. 1997a. Effects of defoliating *Stipa tenuis* and *Piptochaetium napostaense* at different phenological stages. I. Axillary bud viability and growth. *Journal of Arid Environments* 35:233-250.
- Becker, G.F., Busso, C.A., Montani, T., Orchansky, A.L., Brevedan, R.E., Burgos, M.A., Flemmer, A.C. 1997b. Effects of defoliating *Stipa tenuis* and *Piptochaetium napostaense* at different phenological stages. II. Tiller demography and growth. *Journal of Arid Environments* 35:251-268.
- Becker, G.F., Busso, C.A., Montani, T., Burgos, M.A., Flemmer, A.C., Toribio, M.B. 1997c. Effects of defoliating *Stipa tenuis* and *Piptochaetium napostaense* at different phenological stages. III. Root growth. *Journal of Arid Environments* 35:269-283.
- Beguet, H.A., Bavera, G.A. 2001. Fisiología de la planta pastoreada. www.produccion-animal.com.ar
- Belsky, A.J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *The American Naturalist* 127:870-892.

- Bellgard, S. E., Whelan, R. J., Muston, R. M. 1994. The impact of wildfire on vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and their potential to influence the re-establishment of post-fire plant communities. *Mycorrhiza* 4:139-146.
- Benning, T., Seastedt, T. 1997. Effects of fire, mowing, and nitrogen addition on root characteristics in tall-grass prairie. *Journal of Vegetation Science* 8:541-546.
- Benson, E.J., Hartnett, D.C., Mann, K.H., 2004. Belowground bud banks and meristem limitation in tallgrass prairie plant population. *American Journal of Botany* 91: 416–421.
- Bentivenga, S.P., Hetrick, B.A.D. 1991. Relationship between mycorrhizal activity, burning, and plant productivity in tallgrass prairie. *Canadian Journal and Botany* 69: 2597-2602.
- Berendse, F. 1994. Litter decomposability a neglected component of plant fitness. *Journal of Ecology* 82, 187–190.
- Bethlenfalvay, G.J., Evans, R.A., Lesperance, A.L. 1985. Mycorrhizal colonization of crested wheatgrass as influenced by grazing. *Agronomy Journal*, 77: 233–236.
- Biederbeck, V.O., Campbell, C.A., Bowren, K.E., Schnitzer, M., McIver, R.N. 1980. Effect of burning cereal straw on soil properties and grain yields in Saskatchewan. *Soil Science Society of America Journal* 44: 103-111.
- Binkley, D., Hart, S. C. 1989. The components of nitrogen availability assessments in forest soils. *Advances in Soil Science* 10: 57-112.
- Bittman, S., Simpson, G.M., Mir, Z. 1988. Leaf senescence and seasonal decline in nutritional quality of three temperate forage grasses as influenced by drought. *Crop Science* 28:546-552.
- Blair, J.M. 1997. Fire, N availability, and plant response in grasslands: a test of the transient maxima hypothesis. *Ecology* 78:2359–2368.

- Blair, J.M., Seastedt, T.R., Rice, C.W., Ramundo, R.A. 1998. Terrestrial nutrient cycling in tallgrass prairie. En: Grassland dynamics: long-term ecological research in tallgrass prairie. Knapp, A. K., Briggs, J. M., Hartnett, D. C., Collins, S. L. (eds.) Oxford University Press, New York. p. 222–243.
- Boerner, R.E. 1982. Fire and nutrient cycling in temperate ecosystems. *Bioscience* 32: 187-192.
- Bogen, A. D., Bork, E. W., Willms W. D. 2003. Defoliation impacts on *Festuca campestris* (Rydb.) plants exposed to wildfire. *Journal of Range Management* 56: 375-381.
- Bond, W.J., Keeley, J.E. 2005. Fire as a global ‘herbivore’: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 387–394.
- Bond, W.J., van Wilgen, B.W., 1996. *Fire and Plants*. London: Chapman & Hall, 263pp.
- Bóo, R.M. 1990. Algunos aspectos a considerar en el empleo del fuego. *Revista de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de La Pampa* 5:63-80.
- Bóo, R.M., Giorgetti, H.D., Bravo, O., Peláez, D.V., Mayor, M., Montenegro, O.A., Rodríguez, G.D. 2007. Día de campo a tranqueras abiertas. Chacra Experimental de Patagones, Ministerio de Asuntos Agrarios de la Provincia de Buenos Aires, Patagones. p. 7-10.
- Bóo, R.M., Peláez, D.V. 1991. Ordenamiento y clasificación de la vegetación en un área del Sur Del Distrito del Caldén. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 27:135-141.
- Bóo, R.M., Peláez, D.V., Bunting, S.C., Elia, O.R., Mayor, M.D. 1996. Effect of fire on grasses in central semi-arid Argentina. *Journal of Arid Environments* 32: 259-269.

- Bóo, R.M., Peláez, D.V., Bunting, S.C., Mayor, M.D., Elia, O.R., 1997. Effect of fire on woody species in central semi-arid Argentina. *Journal of Arid Environments* 35: 87–94.
- Boot, R.G.A., 1989. The significance of size and morphology of root systems for nutrient acquisition and competition. En: *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants*. Lambers, H., Konings, H., Cambridge, M.L., Pons, T.L. (Eds.), SPB Academic Publishing, The Hague, p. 299–311.
- Bork, E. W., Adams, B. W., Willms, W. D. 2002. Resilience of foothills rough fescue, *Festuca campestris*, rangeland to wildfire. *The Canadian Field-Naturalist* 116: 51-59.
- Borowicz, V.A. 1993. Effects of benomyl, clipping, and competition on growth of prereproductive *Lotus corniculatus*. *Canadian Journal of Botany* 71: 1169–1175.
- Borowicz, V.A. 2001. Do arbuscular mycorrhizal fungi alter plant–pathogen relations? *Ecology* 82:3057-3068.
- Bouma, T.J., Nielsen, K.L., Van Hal, J., Koutstaal, B. 2001. Root system topology and diameter distribution of species from habitats differing in inundation frequency. *Functional Ecology* 15: 360-369.
- Branson, F.A. 1953. Two factors affecting resistance of grasses to grazing. *Journal of Range Management* 6: 165-171.
- Brewster, J., Tinker, P. 1970. Nutrient cation flows in soil around plant roots. *Soil Science Society of America. Proceedings* 34:421-426.
- Briggs, J.M., Knapp, A.K. 1995. Interannual variability in primary production in tallgrass prairie: climate, soil moisture, topographic position and fire as determinants of aboveground biomass. *American Journal of Botany* 82:1024–1030.

- Briske, D.D. 1991. Developmental morphology and physiology of grasses. En: *Grazing Management: An Ecological Perspective*. Heitschmidt, RK, Stuth, JW (eds.). Timber Press, Inc., Portland, Oregon, USA, 259 pp.
- Briske, D.D. 1998. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. In: Hodgson, J. & Illius, A.W. (eds.), pp 37-67. *The Ecology and Management of Grazing Systems*, CAB International, New York. 466 p.
- Briske, D.D., Anderson, 1990. Competition ability of the bunchgrass *Schizachyrium scoparium* as affected by grazing history and defoliation. *Vegetation* 103:41-49.
- Briske, D.D., Noy Meir, I. 1997. Plant responses to grazing: a comparative evaluation of annual and perennial grasses. *Ecological basis of livestock grazing in Mediterranean ecosystems* p. 13- 26.
- Briske, D.D., Richards, J.H. 1994. Physiological responses of individual plants to grazing: current status and ecological significance. In: Vavra, M., Laycock, W.A. & Pieper, R.D. (Eds), *Ecological Implications of Livestock Herbivory in the West*, pp. 147–176. Denver: Society for Range Management. 297 pp.
- Briske, D.D., Richards, J.H. 1995. Plant responses to defoliation: a physiological, morphological and demographic evaluation. En: *Wildland Plants: Physiological Ecology and Developmental Morphology*. Bedunah, DJ, Sosebee, RE (eds.). Society for Range Management, Denver, Colorado, USA, p. 635-710 .
- Brown, J. 2000. Introduction and fire regimes. En: *Wildland Fire in Ecosystems: Effects of fire on flora*. Brown J. y Kapler Smith J. (eds.). USDA Forest Service Rocky Mountain Research Station GTR RMRS GTR 42, Vol. 2. 257pp.
- Brown, R.W. 1995. The water relations of range plants: adaptations to water deficits. En: *Wildland Plants: Physiological Ecology and Developmental Morphology*. Bedunah, D.J., Sosebee, R.E. (eds.). Society for Range Management. Denver, Colorado, USA. pp. 291-413.

- Brundrett, M.C. 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist*, 154: 275-304.
- Busso, C.A. 1997. Towards an increased and sustainable production in semiarid rangelands of Central Argentina: Two decades of research. *Journal of Arid Environments* 36: 197-210.
- Busso, C.A., Bóo, R.M., Peláez, D.V. 1993. Fire effects on bud viability and growth of *Stipa tenuis* in semiarid Argentina. *Annals of Botany* 71: 377-381.
- Busso, C.A., Brevedan, R.E., Flemmer, A.C., Bolletta, A.I. 2003. Morphophysiological and demographic responses of perennial grasses to defoliation under water stress. En: *Plant Physiology and Plant Molecular Biology in the New Millennium. Advances in Plant Physiology*, Vol. V. Hemantaranjan, A (ed.). Scientific Publishers, Jodhpur, India, p. 341-395.
- Busso, C.A., Briske, D.D., Olalde Portugal, V. 2001. Root traits associated with nutrient exploitation following defoliation in three coexisting perennial grasses in a semiarid savanna. *Oikos* 93:332-342.
- Busso, C.A., Guittins, C., Becker, G., Ghermandi, L. 2011. Tiller hierarchy and defoliation frequency determine bud viability in the grass *Poa ligularis*. *Ecological Research* 26: 985-997.
- Busso, C.A., Mueller, R.J., Richards, J.H. 1989. Effects of drought and defoliation on bud viability in two caespitose grasses. *Annals of Botany* 63:477-485
- Busso, C.A., Richards, J.H. 1989. Fenología y crecimiento en dos especies de gramínea: Efectos del estrés hídrico. *Revista de la Facultad de Agronomía* 10:127-138.
- Busso, C.A., Richards, J.H. 1993. Leaf extension rate in two tussock grasses: Effects of water stress and clipping. *Acta Oecologica, International Journal of Ecology* 14:3-15.

- Busso, C.A., Richards, J.H. 1995. Drought and clipping effects on tiller demography and growth of two bunch grasses in Utah. *Journal of Arid Environment* 29:239-251.
- Busso, C.A., Richards, J.H., Chatterton, N.J. 1990. Nonstructural carbohydrates and spring regrowth of two cool-season grasses: Interaction of drought and clipping. *Journal of Range Management* 43:336-343.
- Busso, C.A., Torres, Y.A., Ithurrart, L.S., Richards, J.H. 2015. The TTC- technique might not appropriately test the Physiological Stage of Plant Tissues. *Russian Journal of Plant Physiology* 62: 551-556.
- Buwalda, J.G., Stribley, D.P., Tinker, P.B. 1983. Increased uptake of anions by plants with vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Plant and Soil* 71: 463-467.
- Byton, C.M., Ralphs, M.H.. 1979. Use of fire as a management tool in sagebrush ecosystems. En: *The Sagebrush Ecosystem: A Symposium*. Utah State University, Logan. p. 101-109.
- Cabrera, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas Argentinas. En: *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Ferreira Sobral, EF (ed.). ACME, Buenos Aires, Argentina, p. 1-85.
- Caldwell, M.M. 1979. Root structure: the considerable cost of belowground function. En: *Topics in Plant Population Biology*. Soldbrig, OT, Jain, S, Johnson, GB, Raven, PH (eds.). Columbia University Press, New York, USA, p. 408-427.
- Caldwell, M.M., Manwaring, J.H., Durham, S.L. 1991a. The microscale distribution of neighboring plant roots in fertile soil microsites. *Functional Ecology* 5: 765-772.
- Caldwell, M.M., Manwaring, J.H., Jackson, R.B. 1991b. Exploitation of phosphate from fertile soil microsites by three Great Basin perennial when in competition. *Functional Ecology* 5:757-764.

- Caldwell, M.M., Richards, J.H. 1986. Competing root systems: morphology and models of absorption. En: *On the Economy of Plant Form and Function*. Givnish, TJ (ed.). Cambridge University Press, Cambridge, England, p. 251-273.
- Caldwell, M.M., Richards, J.H., Johnson, D.A., Nowak, R.S., Dzurec, R.S. 1981. Coping with herbivory: photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid *Agropyron* bunchgrasses. *Oecologia* 50:14-24.
- Canales, M.J., Silva, J.F. 1987. Efecto de una quema sobre el crecimiento y demografía de vástagos en *Sporobolus cubensis*. *Ecología generalis* Vol. 8 N° 3: 391-401.
- Cano, E. 1988. Pastizales naturales de La Pampa. Descripción de las especies más importantes. Convenio AACREA - Provincia de La Pampa, Argentina, 438 pp.
- Carilla, J., Aragón, R., Gurvich, D.E. 2011. Fire and grazing differentially affect aerial biomass and species composition in Andean grasslands. *Acta Oecológica* 37: 337-345.
- Carmona Escalante, A., Guadarrama, P., Ramos Zapata, J., Castillo Argüero, S., Montaña, N.M. 2013. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with coastal vegetation in Chuburna, Yucatán, Mexico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 16: 431 – 443.
- Carter, D.L., Vander Weide, B.L., Blair, J.M. 2012. Drought mediated stem and below-ground bud dynamics in restored grasslands. *Applied Vegetation Science* 15: 470-478.
- Casal, J.J., Sánchez, R.A., Gibson, D. 1990. The significance of changes in the red/far-red ratio, associated with either neighbour plants or twilight, for tillering in *Lolium multiflorum* Lam. *New Phytologist* 116: 565-572.
- Casper, B.B., Jackson, R.B. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 28:545-570.

- Castelli, L.M., Lazzari, M.A. 2002. Impact of fire on soil nutrients in central semiarid Argentina. *Arid Land Research and Management* 16: 349-364.
- Celaya Michel, H., Castellanos Villegas, A. E. 2011. Mineralización de nitrógeno en el suelo de zonas áridas y semiáridas. *Terra Latinoamericana* 29 (3): 343-356.
- Chapin, F. S., Matson, P. A., Mooney, H. A. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer, New York.p. 529.
- Coleman, D.C. 1976. A review of root production processes and their influence on soil biota in terrestrial ecosystems. En: *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*. Anderson, M., Macfayden, A. (ed.). Blackwell Scientific. Oxford, England. P. 417-434.
- Coleman, D.C., Reid, C.P.P, Cole, C.V. 1983. Biological strategies of nutrient cycling in soil systems. *Advances in Ecological Research* 13: 1-55.
- Collins, S. L. 1987. Interaction of disturbances in tallgrass prairie: a field experiment. *Ecology* 68:1243-1250.
- Collins, S.L., Gibson, D.J. 1990. Effects of fire on community structure in tallgrass and mixed-grass prairie. En: *Fire in North American Tallgrass Prairies*. Collins, S. L, Wallace, L. L. (eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma, USA. P.81-98.
- Constable, G.A., Hearn, A.B. 1978. Agronomic and physiological responses of soybean and sorghum crops to water deficits. 1. Growth, development and yield. *Australian Journal of Plant Physiology* 5:159-167.
- Corkidi, L., Rincón E. 1997. Arbuscular mycorrhizae in a tropical sand dune ecosystem on the Gulf of Mexico. II. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of species distributed in different early successional stages. *Mycorrhiza*. 7:17-23.

- Coutinho, L.M. 1976. Contribucao ao conhecimento de papel ecológico das queimadas na floração de espécies do cerrado. Universidad de São Paulo. 173 pp.
- Coutinho, L. M. 1979. The ecological effects of fire in Brazilian cerrado. Work shop on dynamic changes in Savana ecosystems. Kruger National Park.
- Cox, J.R., Giner Mendoza, M., Dobrenz, A.K., Smith, M.F. 1992. Defoliation effects on resource allocation in arizona cottontop (*Digitaria californica*) and lehmann lovegrass (*Eragrostis lehmanniana*). Journal of the Grassland Society of South Africa, 9: 53–59.
- Cowan, I. 1965. Transport of water in the soil plant atmosphere system. Journal of Applied Ecology 8:267-267.
- Crick, J.C., Grime, J.P. 1987. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. New Phytologist 107:403-414.
- Crider, F.J. 1955. Root-growth stoppage resulting from defoliation of grass. USDA Technical Bulletin No. 1102. Washington. DC, USA: US Department of Agricultura.
- Cuesta Muñoz, P.A. 2005. Fundamentos de manejo de praderas para mejorar la productividad de la ganadería del trópico colombiano. Revista Corpoica 6: 5-13.
- Cuomo, G.J., B.E. Anderson, L.J. Young, Wilhelm, W.W. .1996. Harvest frequency and burning effects on monocultures of three warm-season grasses. Journal of Range Management 49:157-162.
- Dahl, B.E. 1995. Development morphology of plants. En: Wildland plants: physiological ecology and developmental morphology. Bedunah, D.J., Sosebee, R.E. (eds.) Soc Range Manage, Denver, p. 22–58.

- Dalgleish, H.J., Hartnett, D. C. 2009. The effects of fire frequency and grazing on tallgrass prairie productivity and plant composition are mediated through bud bank demography. *Plant Ecology* 201:411–420.
- Daubenmire, R. 1968. Ecology of fire in grasslands. En: *Advances in Ecological Research*. Craig, J. B. (ed.). Academic Press, New York. New York, USA. P. 209-266.
- Davidson, R.L. 1978. Root system the forgotten component of pastures. En: *Plant relations in pastures*. Wiklson, J.R. (ed.). CSIRO. East Melbourne, Australia. P. 86-94.
- Davidson, J.L., Milthorpe, F.L. 1966. The effect of defoliation on the C balance in *Dactylis glomerata*. *Annals of Botany* 30: 185-198.
- DeBano, L. F., Neary, D., Folliott, P. F. 1998. Fire's effects on ecosystems. John Wiley & Sons, New York, New York, USA.
- Defossé, G.E., Robberecht, R. 1996. Effects of competition on the postfire recovery of two bunchgrass species. *Journal of Range Management* 49:137-142.
- De Mazancourt, C., Loreau, M., Abbadie, L. 1998. Grazing optimization and nutrient cycling : when do herbivores enhance plant production? *Ecology* 79: 2242-2252.
- De Roo, H. 1969. Tillage and root growth. In: *Root Growth*. London. Whittington, W.J. (ed.). p. 339-357.
- DeSteven, D., Windsor, D.M., Putz, F.E., DeLeon, B. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica* 19:342-356.

- Derner, J.D., Briske, D.D. 1999. Does a tradeoff exist between morphological and physiological root plasticity? A comparison of grass growth forms. *Acta Oecologica* 20: 519-526.
- Dhillon, S. S.; Anderson, R. C.; Liberta, A. E. 1988. Effect of fire on the mycorrhizal ecology of little bluestem (*Schizachyrium scoparium*). *Canadian Journal of Botany* 66:706–713
- Dhillon, S.S. 1991. Mycorrhizas and mycorrhizal little bluestem (*Schizachyrium scoparium*) on burned and unburned sand prairies. Ph.D. dissertation, Illinois State University, Normal, USA.
- Dhillon, S.S., Anderson, R.C. 1993. Growth dynamics and associated mycorrhizal fungi of little bluestem grass (*Schizachyrium scoparium*) on burned and unburned sand prairies. *New Phytologist* 123:77–91.
- Dickinson, N.M., Polwart, A. 1982. The effect of mowing regime on an amenity grassland ecosystem: above and below ground components. *Journal of Applied Ecology* 19:569–577.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C.W. INFOSTAT versión 2013. Grupo INFOSTAT, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Distel, R.A., Bóo, R.M. 1996. Vegetation states and transitions in temperate semiarid rangelands of Argentina. En: *Proceedings of the Vth International Rangeland Congress. Rangelands in a Sustainable Biosphere West*, EN (ed.), Society for Range Management, Salt Lake City, USA, p. 117-118.
- Distel, R.; Fernández, O. 1988. Dynamics of root growth and decay in two grasses native to semi-arid Argentina. *Australian Journal of Ecology* 13: 327-336.
- Douds, D., Millne, R., P. 1999. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems. *Agriculture, ecosystems y environment* 74: 77- 93.

- Drew, M.C. 1979. Root development and activities. En: Arid-land Ecosystems: Structure, Functioning and management Vol. 1. D.W. Goodall, R., Perry, A., Howes, K.M.W. (eds.) Cambridge University Press, Cambridge. p 573-606.
- Dunn, P.H., DeBano, L.F., Eberlein, G.E. 1979. Effects of burning on chaparral soils: II. Soil microbes and nitrogen mineralization. Soil Science Society of America Journal 45:504-514.
- Dyer, M.I., Turner, C.L., Seastedt, T.R. 1991. Herbivory and its consequences. Ecological Applications 3:10-16.
- Ehrenreich, J. H. 1959. Effect of burning and clipping on growth of native prairie in Iowa. Journal of Range Management 12: 133-137.
- Ehrenreich, J.H., Aikman, J.M. 1957. Effects of burning on seedstalk production of native prairie grasses. The proceedings of the Iowa Academy of Science.pp 64.
- Eissenstat, D.M., Caldwell, M.M. 1989. Invasive root growth into disturbed soil of two tussock grasses that differ in competitive effectiveness. Functional Ecology 3:345-353.
- Emmick, D.L., Fox, D.G. 1993. Prescribed grazing management to improve pasture productivity in New York. United States Department of Agriculture. Soil conservation Service and Cornell University Department of Animal Science. 17 pp. www.css.comell.edu/forage/pasture.
- Eom, A.H., Wilson, G.W., Hartnett, D.C. 2001. Effect of ungulate grazers on arbuscular mycorrhizal symbiosis and fungal community structure on tallgrass prairie. Mycologia, 93: 233-242.
- Evans, C.C., Allen, S.E. 1971. Nutrient losses in smoke produced during heather burning. Oikos 22: 149-154.

- Fenn, M. E., Poth, M. A., Aber, J. D., Baron, J. S., Bormann, B. T., Johnson, D. W., Lemly, A. D., McNulty, S. G., Ryan, D. F., Stottlemyer, R. 1998. N excess in North American ecosystem: predisposing factors, ecosystem responses, and management strategies. *Ecological Applications* 8: 706–733.
- Fernández, O. A., Busso, C.A. 1999. Arid and semi-arid rangelands: two thirds of Argentina. En: *Case Studies of Rangeland Desertification*. Arnalds, O, Archer, S (eds.). Agricultural Research Institute Report N° 200, Reykjavik, Island, p. 41-60.
- Fernández Mayer, A.E., Lauric, A., Tulesi, M., Gómez, D., Vázquez, L. 2010. Evaluación de la calidad nutricional del pasto puna (*Stipa brachychaeta* Godron) y la paja vizcachera (*Stipa ambigua* Spegazzini) a lo largo de todo un año. Sitio Argentino de Producción Animal. 10p. www.produccionanimal.com.ar
- Ferraro, D.O., Oosterheld, M. 2002. Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos* 98: 125–133.
- Finlay, R.D. 2008. Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *Journal of Experimental Botany* 59: 1115–1126.
- Fisher, D.G., Hart, S., Rebill, B., Lindroth, A., Keim, P., Whitham, T. 2006. *Oecología* 149: 668-675.
- Fitter, A.H. 1976. Effects of nutrient supply and competition from other species on root growth of *Lolium perenne* in soil. *Plant and Soil* 45:177-189.
- Fitter, A.H., 1987. An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. *New Phytologist* 106: 61-77.
- Fitter, A.H. 1994. Architecture and biomass allocation as components of the plastic response of root systems to soil heterogeneity. En: *Exploitation of environmental heterogeneity by plants: ecophysiological processes above and*

- belowground. Caldwell, M.M., Pearcy, R.W. (eds.) New York, USA: Academic Press p. 305-323.
- Fitter, A.H., Hay, R.K.M. 1983. Environmental Physiology of plants. Academic Press, London. 355pp.
- Fitter, A.H., Strickland, T.R. 1991. Architectural analysis of plant root systems. Influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant species. *New Phytologist* 118: 383-389.
- Flemmer, A.C., Busso, C.A., Fernández, O.A. 2002a. Bud viability in perennial grasses: Water stress and defoliation effects. *Journal of Range Management* 55:150-163.
- Flemmer, A.C., Busso, C.A., Fernández, O.A., Montani, T. 2002b. Root growth, appearance and disappearance in perennial grasses: Effects of the timing of water stress with or without defoliation. *Canadian Journal of Plant Science* 82:539-547.
- Fontana, L., Lobos, L., Sáenz, A., Rabotnikof, C., Morici, E., Fernández, L. 2007. Leaf tissues flow for two years after burning in a *stipa tenuissima* bunchgrass range of the central semiarid region of Argentina. *Sitio Argentino de Producción Animal*. www.produccionanimal.com.ar
- Fowler, N.L. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 17:89-110.
- Frank, D.A., McNaughton, S.J., Tracy, B.F. 1998. The ecology of the Earth's grazing ecosystems. *Bioscience* 48:513-521.
- Fransen, B., de Kroon, H., Berendse, F. 1998. Root morphological plasticity and nutrient acquisition of perennial grass species from habitats of different nutrient availability. *Oecologia* 115: 351-358.

- Fresnillo Fedorenko, D.E., Fernández, O.A., Busso, C.A. 1992. Seasonal dynamics of root growth and decomposition in *Medicago minima* and *Erodium cicutarium*, two annual forages in semi-arid Argentina. *Acta Oecologica*, 13: 119–126.
- Friese, C.F., Allen, M.F. 1991. The spread of VA mycorrhizal fungal hyphae in the soil: inoculum types and external hyphal architecture. *Mycologia* 83:409-418.
- Frost, P.G.H., Robertson, F. 1985. The ecological effects of fire in savannas. *Determinants of Tropical Savannas: Presentations Made by Savanna Researchers at a Workshop in Harare, Zimbabwe*. International Council of Scientific Unions, Miami. Walker, B. H. (ed.). IRL, Oxford. p. 93–140.
- Gaff, D.F., Okong'ogola, O. 1971. The use of non permeating pigments for testing the survival of cells. *Journal of Experimental Botany* 22:756-758.
- Gehring, C.A., Whitham, T.G. 1994. Interactions between aboveground herbivores and the mycorrhizal mutualists of plants. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 251–255.
- Gehring, C.A., Whitham, T.G. 2002. Mycorrhizae-herbivore interactions: population and community consequences. En: *Mycorrhizal ecology*. Van der Heijden, M.G., Sanders, I. (eds.). Berlín. Springer-Verlag. pp. 295–320.
- Giardina, C. P., Sanford (Jr.), Dockersmith, I. C. 2000. Changes in soil phosphorus and nitrogen during slash and burn clearing of a dry tropical forest. *Soil Science Society of America Journal* 64: 399-405.
- Gignoux, J., Clobert, J. Menaut, J.C. 1997 Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia*, 110, 576–583.
- Gildon, A., Tinker, P.B. 1983. Interactions of vesicular-arbuscular mycorrhizal infections and heavy metals in plants. II. The effects of infection on uptake of copper. *New Phytologist* 95:263-268.

- Giorgetti, H., Montenegro, O.A., Rodríguez, G.D., Busso, C.A., Montani, T., Burgos, M.A., Flemmer, A.C., Toribio, M.B., Horvitz, S.S. 1997. The comparative influence of past management and rainfall on range herbaceous standing crop in east-central Argentina: 14 years of observations. *Journal of Arid Environments* 36:623-637.
- Giovannetti, M, Mosse. B. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesiculararbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytologist* 84:489-499.
- Giovanetti, M., Sbrana, C. 1998. Meeting a non-host: the behavior of AM fungi. *Mycorrhiza*, 8: 123-130.
- Gittins, C. 2010. Mecanismos de persistencia de *Poa ligularis* expuesta a varias frecuencias de defoliación en noroeste de la Patagonia. Tesis de doctorado en Agronomía. Universidad Nacional del Sur. Bahía Blanca. 675pp.
- Gold, W.G., Caldwell, M.M. 1989. The effects of the spatial pattern of defoliation on regrowth of a tussock grass. I. *Oecologia* 80:289-296.
- Gold, W.G, Caldwell M.M. 1989. The effects of the spatial pattern of defoliation on regrowth of a tussock grass. II. Canopy gas exchange. *Oecologia* 81:437-442.
- González, C., Abril, A., Acosta, M. 1999. Efecto del fuego sobre la fertilidad edáfica y las comunidades microbianas en el Chaco occidental argentino. *Ecología Austral* 9: 3-10.
- Grove, T.S., O'Connell, A.M., Dimmock, G.M. 1986. Nutrient changes in surface soils after intense fire in jarrah (*Eucalyptus marginata* Donn ex Sm.) forest. *Australian Journal of Ecology* 11: 303-317.
- Guadarrama Chávez, P., Sánchez Gallén, I., Álvarez Sánchez, J., Ramos Zapata, J. 2004. Hongos y plantas: beneficios a diferentes escalas de micorrizas arbusculares. *Ciencias* 73: 38-45.

- Guillon, D. 1983. The fire problem in tropical savannas. En: Tropical Savannas. Bourliere, F. (ed.). Elsevier, Amsterdam. p. 617-641.
- Hanis, W. 1978. Defoliation as a determinant of the growth, persistence and composition of pasture. En: Plant relations in pastures. Wilson, J.R. (ed.). CSIRO, Melbourne, Australia. p.67.
- Harley, J.L., Smith, S.E. 1983. Mycorrhizal Symbiosis [1st edition]. Academic Press, London.
- Hassan, M.A., West, N.E. 1986. Dynamics of soil seed pools in burned and unburned sagesbrush semi-deserts. *Ecology*, 67, 269–272.
- Heady, H. F, Child, D. R. 1994. Rangeland Ecology and Management. Westview Press. Boulder, Colorado, USA, 519 pp.
- Heinemeyer, A., Ridgway, K.P., Edwards, E.J., Benham, D.G., Young, P.W., Fitter, A.H. (2003) Impact of soil warming and shading on colonization and community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of a native grassland community. *Global Change Biology* 10:52–64.
- Hendrickson J.R., Berdahlj. D. 2002. Intermediate wheatgrass and Russian wildrye responses to defoliation and moisture. *Journal of Range Management* 55:99-103.
- Hepper, E., Urioste, A., Belmonte, V., Buschiazzo, D. 2008. Temperaturas de quema y propiedades físicas y químicas de suelos de la región semiárida pampeana central. *Ciencias del Suelo* 26: 29-34.
- Hetrick, B.A., 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.

- Hetrick, B.A.D., Wilson, G.W.T., Leslie, J.F. 1991. Root architecture of warm and cool season grasses: Relationship to mycorrhizal dependence. *Canadian Journal of Botany* 69: 112-118.
- Hetrick, B.A.D., Wilson, G.W.T., Todd, T.C. 1990. Differential responses of C3 and C4 grasses to mycorrhizal symbiosis, phosphorus fertilization and soil microorganisms. *Canadian Journal of Botany* 68:461-467.
- Hetrick, B.A., Wilson, W.T., Todd, T.C. 1992. Relationships of mycorrhizal symbiosis, rooting strategy, and phenology among tallgrass prairie forbs. *Canadian Journal of Botany* 70: 1521-1528.
- Hilbert, D.W., Swift, D.M., Detling, J.K., Dyer, M.I. 1981. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia* 51:14-18.
- Hobbie, S.E. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 336-339.
- Hobbs, N.T. 1996. Modification of ecosystems by ungulates. *Journal of Wildlife Management* 60:695-713.
- Hobbs, N.T. Schimel, D.S. 1984. Fire effects on nitrogen mineralization and fixation in mountain shrub and grassland communities. *Journal of Range Management* 37, 402-405.
- Hobbs, N.T., Schimel, D.S., Owensby, C.E., Ojima, D.J. 1991. Fire and grazing in tallgrass prairie: contingent effects of nitrogen budgets. *Ecology* 72:1374-1382.
- Hodgkinson, K.C., Ludlow, M.M., Mott, J.J., Baruch, Z. 1989. Comparative responses of the savanna grasses *Cenchrus ciliaris* and *Themeda triandra* to defoliation. *Oecologia* 79: 45-52.
- Hoffman, W.A. 1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *Journal of Ecology*, 84, 383-393.

- Holland, E.A., Detling, J.K. 1990. Plant response to herbivory and belowground nitrogen cycling. *Ecology* 71: 1040–1049.
- Holland, E.A., Parton, W.J., Detling, J.K., Coppock, D.L. 1992. Physiological responses of plant populations to herbivory and their consequences for ecosystem nutrient flow. *American Naturalist* 140:685–706.
- Hover, I.E., Braga, T.B. 1981. Effect of season of burning and mowing on an eastern Nebraska *Stipa* - *Andropogon* prairie. *American Midland Naturalist* 105: 13-18.
- Hubbard, J.A. 2003. Fire-grazing interactions in a mixed grass prairie. Tesis de doctorado en filosofía. University of Arizona, Estados Unidos. 152pp.
- Hubbert, K.R., Preisler, H.K., Wohlgemuth, P.M., Graham, R.C. y Narog, M.G. 2006. Prescribed burning effects on soil physical properties and soil water repellency in a steep chaparral watershed, southern California, USA. *Geoderma* 130: 284-298.
- Hughes, R.H. 1970. Year long management of forage and cattle on pine wiregrass range of the southeastern United States. *Int. Grassl. Cong. Proc* 11: 45-48.
- Huhta, A.P., Hellstrom, K., Rautio, P., Tuomi, J. 2003. Grazing tolerance of *Gentianella amarella* and other monocarpic herbs: why is tolerance highest at low damage levels? *Plant Ecology* 166: 49–61.
- Hulbert, L.C. 1969. Fire and Litter Effects in Undisturbed Bluestem Prairie in Kansas. *Ecology* 50: 874-877.
- Hulbert, L.C. 1984. Fire effects on tallgrass prairie. En: Ciampy, G.K., Pemble, R.H. (eds.), *Proc. the North Amer. Prairie Conf.*, Morehead Minn. p.138-142.
- Humphreys, L.R. 1966. Pasture defoliation practice: A review. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science* 32:93-705.

- Hussey, R.S., Roncadori, R.W. 1982. Vesicular-Arbuscular mycorrhizae may limit nematode activity and improve plant growth. *Plant Disease* 66:9-14.
- Huxman, T.E., Snyder, K.A., Tissue, D., Leffler, A.J., Ogle, K., Pockman, W.T., Sandquist, D.R., Potts, D.L., Schwinning, S. 2004. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia* 141: 254-268.
- Hyder, D.N. 1972. Defoliation in relation to vegetative growth. En: *Biology and Utilization of Grasses*. Younger, VB, McKell, CM (eds.). Academic Press, New York, USA, p. 302-317
- Hyder, D.N. 1974. Morphogenesis and Management of perennial grasses in the United States (89-98). En: *Plant morphogenesis as basis for scientific management of range resources*. Proceeding of the Workshop of the US/Australian Rangelands Panel. Berkeley CA. March 29- April 5, 1971. USDA Misc. Publ. 1271.
- Ithurrart, L., Busso, C.A., Martz, P., Torres, Y.A., Montenegro, O., Ponce, D., Rodríguez, G., Giorgetti, H. 2010 a. "Tasa relativa de crecimiento en gramíneas perennes de diferente palatabilidad expuestas a un fuego moderado". V Congreso Iberoamericano de Ambiente y Calidad de Vida y VI Congreso de Ambiente y Calidad de Vida, pág. 404. Catamarca.
- Ithurrart, L.S., Busso, C.A., Torres, Y.A., Martz, P., Montenegro, O.A., Ponce, D. 2010 b. "Efecto del fuego sobre el crecimiento de *Poa ligularis* y *Amelichloa ambigua* en el Sudoeste Bonaerense". 33º Congreso Argentino de Producción Animal, pág. 310. Viedma, Río Negro.
- Ithurrart, L., Busso, C., Torres, Y.A., Ponce D., Montenegro, O. 2010c. "Fire temperature effects on regrowth of cool-season grasses". *Biocell* 34(2): 96.
- Ithurrart, L., Busso, C., Montenegro, O., Torres, Y., Cardillo, D., Giorgetti, H., Rodríguez, G., Varela, F., Ambrosino, M., Ponce, D., Montani, T. 2012. Crecimiento de plantas quemadas de *Poa ligularis* y *Amelichloa ambigua* en el

sudoeste bonaerense. XXIX Jornadas Científicas de la Asociación de Biología de Tucumán. Horco Molle, Tucumán.

Jackson, R.B., Caldwell, M.M. 1989. The timing and degree of root proliferation in fertile-soil microsites for three cold-desert perennials. *Oecologia* 81: 149-153.

Jackson, R.B., Caldwell, M.M. 1993. Geostatistical patterns of soil heterogeneity around individual perennial plants. *Journal of Ecology* 81: 683–692.

Jackson, R.B., Caldwell, M.M. 1996. Integrating resource heterogeneity and plant plasticity modeling nitrate and phosphate uptake in a patchy soil environment. *Journal of Ecology* 84: 891-903.

Jaindl, R.G., Doescher, P., Miller, R.F., Eddleman, L.E. 1994. Persistence of Idaho fescue on degraded rangelands: adaptation to defoliation or tolerance. *Journal of Range Management* 47:54-59.

Jakobsen, I., Abbott, L.K., Robson, A.D. 1992. External hyphae of vesicular-arbuscular micorrhizal fungi association with *Trifolium subterraneum* L. Spread of hyphae and phosphorus inflow into roots. *New Phytologist* 120:371-379.

Janos, D. 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* (supplement) 12: 56–64, 83–95.

Jirik, S.J., Bunting, S.C. 1994. Post-fire defoliation response of *Agropyron spicatum* and *Sitanion hystrix*. *International Journal of Wildland Fire* 4: 77–82.

Johnson, L.C., Matchett, J.R. 2001. Fire and grazing regulate belowground processes in tallgrass prairie. *Ecology* 82: 3377–3389.

Kalmbacher, R.S., Martin, F.G., Terry, W.S., Hunter, D.H., White, L.D. 1985. Effects of clipping on burned and unburned creeping Bluestem. *Journal of Range Management* 38: 531-535.

- Kaspar, T.C., Ewing, R.P. 1997. ROOTEDGE: Software for measuring root length from desktop scanner images. *Agronomy Journal* 89:932-940.
- Kaye, J.P., Hart, S.C. 1998. Ecological restoration alters N transformations in a ponderosa pine-bunchgrass ecosystem. *Ecological Applications* 8:1052–1060.
- Kaye, J.P., Hart, S.C., Cobb, R.C., Stone, J.E. 1999. Water and nutrient outflow following the ecological restoration of a ponderosa pine-bunchgrass ecosystem. *Restoration Ecology* 7:252–261.
- Keeley, J.E., Fotheringham, C.J. 1997. Trace gas emissions and smoke-induced seed germination. *Science* 276: 1248–1250.
- Killham, K., Firestone, M.K. 1983. Vesicular arbuscular mycorrhizal mediation of grass response to acidic and heavy metal depositions. *Plant and Soil* 72:39-48.
- Kitchen, D.J., Blair, J.M., Callahan, M.A. Jr. 2009. Annual fire and mowing alter biomass, depth distribution, and C and N content of roots and soil in tallgrass prairie. *Plant Soil* 323:235–247.
- Klimesová, J., Klimes, L. 2007. Bud banks and their role in vegetative regeneration – A literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8:115–129.
- Klironomos, J.N. 2003. Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* 84: 2292– 2301.
- Klironomos, J.N., McCune, J., Moutoglis, P. 2004. Species of arbuscular mycorrhizal fungi affect mycorrhizal responses to simulated herbivory. *Applied Soil Ecology*, 26: 133-141.
- Klopatek, C.C., Debano, L.F., Klopatek, J.M. 1988. Effects of simulated fire on vesicular-arbuscular mycorrhizae in pinyon-juniper woodland soil. *Plant and Soil* 109:245-249.

- Klopatek, C.C., Freise, C.F., Allen, M.F. 1994. J. Soc. Am. For. (Twelfth Conference on Fire and Forest Mineralogy, Special Issue) 94: 762-776
- Knapp, A.K. 1985. Effect of fire and drought on the ecophysiology of *Andropogon gerardii* and *Panicum virgatum* in a tallgrass prairie. *Ecology* 66:1309-1320.
- Knapp, A.K., Blair, J.M., Briggs, J.M., Collins, S.L., Hartnett, D.C., Johnson, L.C., Towne, E.G. 1999. The keystone role of bison in North American tallgrass prairie. *Bioscience* 49:39-50.
- Knapp, A.K., Briggs, J.M., Blair, J.M., Turner, C.L. 1998. Patterns and controls of aboveground net primary production in tallgrass prairie. En: *Grassland dynamics: long-term ecological research in tallgrass prairie*. Knapp, A.K., Briggs, J.M., Hartnett, D.C., Collins, S.L. (eds). Oxford University Press. New York, p.193–221.
- Knapp, A.K., Seastedt, T.R. 1986. Detritus accumulation limits productivity of tallgrass prairie. *Bioscience* 36: 662–668.
- Knops, J.M.H., Bradley, K.L., Wedin, D.A. 2002. Mechanisms of plant species impacts on ecosystem nitrogen cycling. *Ecology Letters* 5: 454–466.
- Koide, R.T., Kabir, Z. 2000. Extraradical hyphae of the mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* can hydrolyze organic phosphate. *New Phytologist* 148: 511-517.
- Koltai, H., Kapulnik, Y. 2010. *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*. Springer, Dordrecht, Netherlands, 320 p.
- Korner, Ch. 1991. Some often overlooked plant characteristics as determinants of plant growth: a reconsideration. *Functional Ecology* 5:162-173.
- Koske, R.E., Sutton, J.C., Sheppard, B.R. 1975. Ecology of *Endogone* in Lake Huron sand dunes. *Canadian Journal of Botany* 53:87-93.

- Kovacic, D. A., Swift, D. M., Ellis, J. E., Hankonson, T. E. 1986. Immediate effects of prescribed burning on mineral soil N in ponderosa pine of New Mexico. *Soil Science* 141: 71–76.
- Kucera, C.L., Dahlman, R.C. 1968. Root-rhizome relationships in fire-treated stands of big bluestem, *Andropogon gerardii* Vitman. *American Midland Naturalist* 80:268–271.
- Kula, A.A.R., Hartnett, D.C., Wilson, G.W.T. 2005. Effects of mycorrhizal symbiosis on tallgrass prairie plant-herbivore interactions. *Ecology Letters* 8: 61– 69.
- Kunst, C. 2011. Ecología y uso del fuego en la región chaqueña argentina: una revisión. *Boletín Informativo del CIDEU* 10: 81-105.
- Kutiel, P., Naveh, Z. 1987. The effect of fire in a pine forest soil. *Plant and Soil* 104: 269–274.
- Lacey, C.J., Walker, J., Noble, I.R. 1982. Fire in Australian Savannas. In: Huntley B. J y Walekr B. H. (eds.). *Ecology of Tropical Savannas*. Sprinegr-Verlag. N. Y.
- Lambert, D.H., Baker, D.E., Cole Jr., H. 1979. The role of mycorrhizae in the interactions of phosphorus with zinc, copper and other elements. *Soil Science Society of America Journal* 43:976-980.
- Langer, R.H.M. 1972. *How grasses grow*. Edward Arnold (Ed.). London. 60pp.
- La Nueva Provincia. 2009. Edición del 12 de abril del diario La Nueva Provincia, Bahía Blanca, Pcia de Buenos Aires.
- Laude, H. M. 1972. External factors affecting tiller development. En: *The Biology and utilization of grasses*. Youngnerand, V. B., McKell, C. M. (eds.). Academic Press. New York. p. 146-154.

- Leigh, J., Hodge, A., Fitter, A.H. 2009. Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. *New Phytologist* 181:199-207.
- Lennartsson, T., Tuomi, J., Nilsson, P., 1997. Evidence for an evolutionary history of overcompensation in the grassland biennial *Gentianella campestris* (Gentianaceae). *The American Naturalist* 149: 1147–1156.
- Leva, P.E., Aguiar, M.R., Oesterheld, M. 2009. Underground ecology in a Patagonian steppe: Root traits permit identification of graminoid species and classification into functional types. *Journal of Arid Environments* 73: 428–434.
- Lieth, H. 1974. Introduction to phenology and the modeling of seasonality. En: *phenology and Seasonality Modeling*. Lieth, H (ed.). Springer-Verlag, New York, USA, p. 3-19.
- Limb, R.F., Fuhlendorf, S.D., Engle, D.M., Kerby, J.D. 2011. Growing-Season Disturbance in Tallgrass Prairie: Evaluating Fire and Grazing on *Schizachyrium scoparium*. *Rangeland Ecology and Management* 64:28-36.
- Lobert, J.M., Scharffe, D.H. Hao, W.M., Crutzen, P.J. 1990. Importance of biomass burning in the atmospheric budget of nitrogen-containing gases. *Nature* 346: 552-554.
- Loretta, C. Johnson, J., Matchett, R. 2001. Fire and Grazing Regulate Belowground Processes in Tallgrass Prairie. *Ecology* 82: 3377-3389.
- Lugo, M.A., González Maza, M.E., Cabello, M.N. 2003. Arbuscular mycorrhizal fungi in a mountain grassland: II Seasonal variation of colonization studied, along with its relation to grazing and metabolic host type. *Mycologia* 95: 407-415.
- Martínez García, L.B. 2011. Micorrizas arbusculares en ecosistemas semiáridos. Respuesta a factores de estrés ambiental. *Ecosistemas* 20(2-3):117-120.

- McMurphy, W.E., Anderson, K.L. 1963. Burning bluestem-forage yields. Transactions of the Kansas Academy of Science 66: 49-51.
- McNaughton, S.J. 1976. Serengeti migratory wildebeest: facilitation of energy flow by grazing. Science 191:92-94.
- McNaughton, S.J. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. The American Naturalist 113: 691-703.
- McNaughton, S.J. 1983 a. Compensatory plant growth as a response to herbivory. Oikos 40:329-336.
- McNaughton, S.J. 1983 b. Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. Ecological Monographs 53:291-320.
- McNaughton, S.J. 1986. On plant herbivores. The American Naturalist 128:765-770.
- 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., Chapin, F.S. 1985. Effects of phosphorus nutrition and defoliation on C4 graminoids from The Serengeti plants. Ecology 66:1617-1629.
- Melgoza G., Novak R. 1991. Competition between cheatgrass and two native species after fire: implications from observations and measurements of root distribution. Journal of Range Management 44: 27-33.
- Melgoza, G., Nowak, R., Tausch, R.J. 1990. Soil water exploitation after fire: competition between *Bromus tectorum* (cheatgrass) and two native species. Oecologia 83: 7-13.

- 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.
- Miller, R.M., Hetrick, B.A.D., Wilson, G.W.T. 1997. Mycorrhizal fungi affect root stele tissue in grasses. *Canadian Journal of Botany* 75:1778–1784.
- Mitchell, R.A. 1992. Effect of time, burning, fertilization, and atrazine on big bluestem yield and quality. M.S. Thesis, Univ. Nebraska. Lincoln, Neb.
- Molina, M., Maecha, L., Medina, M. 2005. Importancia del manejo de hongos micorrizógenos en el establecimiento de árboles en sistemas silvopastoriles. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias* 18: 162-175.
- Montaño, N.M.; Camargo Ricalde, S.L.; García Sánchez, R.; Monroy, A. 2007. Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos. Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, Mundi Prensa SA de CV, UAM Iztapalapa, FES Zaragoza, UNAM. Distrito Federal, México. 460 pp
- Moretto, A.S., Distel, R.A., 2001. Decomposition and nutrient dynamic of leaf litter and roots from palatable and unpalatable grasses in a semi-arid grassland. *Applied Soil Ecology* 18: 31–37.
- Moretto, A.S., Distel, R.A. 2002. Soil nitrogen availability under grasses of different palatability in a temperate semi-arid rangeland of central Argentina. *Austral Ecology* 27: 509-514.
- Moretto, A., Distel, R. 2003. Decomposition of and nutrient dynamics in leaf litter and roots of *Poa ligularis* and *Stipa gyneriodes*. *Journal of Arid Environments* 55: 503–514.
- Mullahey, J.J., Waller, S.S., Moser, L.E. 1990. Defoliation effects on production and morphological development of little bluestem. *Journal of Range Management* 43:497–500.

- Mulvaney, R. L., Khan, S.A., Stevens, W. B., Mulvaney, C. S. 1996. Improved diffusion methods for determination of inorganic nitrogen in soil extracts and water. *Biology and Fertility of Soils* 24:413–420.
- Murphy, J.S, Briske, D.D. 1992. Regulation of tillering by apical dominance: Chronology, interpretive value, and current perspectives. *Journal of Range Management* 45:419-429.
- Mutikainen, P, Walls, M., Ojala, A. 1993. Effects of simulated herbivory on tillering and reproduction in the annual ryegrass, *Lolium remotum*. *Oecologia* 95:54-60.
- Naveh, Z. 2004. Multifunctional, self organizing biosphere landscapes and the future of our total human ecosystem. *World Futures* 60: 469–503.
- Nicotra, A.B., Babicka, N., Westoby, M. 2002. Seedling root anatomy and morphology: an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts. *Oecologia* 130:136–145.
- Noy Meir, I. 1995. Interactive effects of fire and grazing on structure and diversity of Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science* 6:701-710.
- Nyhan, J.W. 1976. Influence of soil temperature and water tension on the decomposition rate of carbon-14 labelled herbage. *Soil Science* 121: 288-293.
- Obodho, A.B, Trlica, M.J. 1990. Clipping and long-term grazing effects on biomass and carbohydrate reserves of *Indian ricegrass*. *Journal of Range Management* 43: 52-57.
- Oosterheld, M., Loreti, J. Semmartin, M., Paruelo, J. M. 1999. Grazing, fire, and climate effects on primary productivity of grasslands and savannas. En: *Ecosystems of the world 16: ecosystems of disturbed ground*. Walker, L. R. (ed.). Elsevier, New York. p.287–306.

- Official Methods of Analysis of the Association of Official Agricultural Chemists. 1965. Horwitz, W (ed.). 10th Edition, Association of Official Agricultural Chemists, Washington DC, USA, 957 pp.
- Old, S.M. 1969. Microclimate, fire, and plant production in an Illinois prairie. *Ecological Monographs*, 39, 355-384.
- Olson, B.E., Richards, J.H. 1988a. Annual replacement of the tillers of *Agropyron desertorum* following grazing. *Oecologia* 76:1-6.
- Olson, B.E., Richards, J.H. 1988b. Tussock regrowth after grazing: intercalary meristem and axillary bud activity of tillers of *Agropyron desertorum*. *Oikos* 51:374-382.
- Olson, B.E., Richards, J.H. 1989. Grazing effects on crested wheatgrass growth and replacement in central Utah. Research Bulletin N° 516, Utah State University, Logan, Utah, USA, 34 pp.
- Orbea, J.R, Agnus, M., Cauhepé, M.A. 1985. Efecto de tres intensidades de corte sobre la productividad, vigor y persistencia de *Poa lanigera* Nees. *Revista Argentina de Producción Animal* 5:441-450.
- Orians, G.H., Solbrig, O., 1977. A cost-income model of leaves and roots with special reference to arid and semiarid areas. *American Naturalist* 111: 677-690.
- Owensby, C.E., Anderson, K.L. 1967. Yield responses to time of burning in the Kansas flint hills. *Journal of Range Management* 20:12-16.
- Painter, E.L, Belsky, A.J. 1993. Application of herbivory optimization theory to rangelands of the western United States. *Ecological Applications* 3:2-9.
- Parodi, G., Pezzani, F. 2011. Micorrizas arbusculares en dos gramíneas nativas de Uruguay en áreas con y sin pastoreo. *Agrociencia Uruguay* 15:1-10.

- Parton, W., Silver, W.L., Burke, I.C., Grassens, L., Harmon, M.E., Currie, W., King, J.Y., Adair, E.C., Brandt, L.A., Hart, S.C., Fasth, B. 2007. Global – scale similarities in nitrogen release patterns during long – term decomposition. *Science* 315: 361-364.
- Pastor, J., Stillwell, M.A., Tilman, D. 1987. Nitrogen mineralization and nitrification in four Minnesota old fields. *Oecologia* 71:481-485.
- Pattinson, G.S., Hammil, K.A., Sutton, B.G., McGee, P.A. 1999. Simulated fire reduces the density of arbuscular mycorrhizal fungi at the soil surface. *Mycol. Res.* 103: 491-496.
- Pechanec, J.F., Stewart, G., Blaisdell, J.P. 1954. Sagebrush burning, good and bad. U.S. Dep. Agr. Farmers' Bull. 1948 Rev. ed., 34 p.
- Peláez, D.V., Bóo, R.M., Elía, O.R., Mayor, M.D. 1997. Effect of fire intensity on bud viability of three grass species native to central semiarid Argentina. *Journal of Arid Environments* 37: 309-317.
- Peláez, D.V., Bóo, R.M., Elía, O.R., Mayor, M.D. 2001. Effect of fire intensity on mortality of three perennial grass species native to central semi-arid Argentina. *Journal of Range Management* 54:617-621.
- Peláez, D.V., Bóo, R.M., Elia, O., Mayor, M.D. 2003. Effect of fire on growth of three perennial grasses from central semi-arid Argentina. *Journal of Arid Environment* 55:657-673.
- Peláez, D.V., Bóo, R.M., Mayor, M.D., Elia, O.R., Cardona, N.M. 2009. Effect of post-fire defoliation on bud viability and plant mortality of *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hack. and *Poa ligularis* Ness. *Journal of Arid Environments* 73: 708–712.

- Peláez, D.V., Elía, O., Blázquez, F. 2011. Effects of defoliation and competition on the post-fire response of *Poa ligularis* Ness. in semi-arid central Argentina. *The Rangeland Journal* 33: 59–66.
- Pérez, A.C., Vertel, M.M. 2010. Evaluación de la colonización de micorrizas arbusculares en pasto *Bothriochloa pertusa* (L) A. Camus. *Revista MVZ Córdoba* 15: 2165-2174
- Pezzani, F., Montaña, C., Guevara, R. 2006. Association between arbuscular mycorrhizal fungi and grasses in the successional context of a two phase mosaic in the Chihuahuan Desert. *Mycorrhiza* 16: 285-295.
- Picone, L., Quaglia, G., García, F., Littera, P. 2003. Biological and chemical response of a grassland soil to burning. *Journal of Range Management* 56: 291-297.
- Pietikäinen, A., Kytöviita, M.M., Vuoti, U. 2005. Mycorrhiza and seedling establishment in a subarctic meadow: effects of fertilization and defoliation. *Journal of Vegetation Science* 16: 175–182.
- Platt, W., Connell, J. 2003. Natural disturbances and directional replacement of species. *Ecological Monographs* 73: 507-522.
- Posada, R. 2001. Presencia de propágulos de hongos de micorriza arbuscular en muestras de hojarasca alrededor de dos especies arbóreas en un bosque húmedo tropical. *Acta biológica colombiana*, 6: 47-55.
- Rabotnikof, C. M., Sáenz, A. M., Fontana, L. M. C., Morici, E. A. F., Cerqueira, E. D. 2005. Valor nutritivo postquema de un pajonal de um bosque de caldén em la región semiárida central de Argentina. *Memorias XIX Reunión de la Asociación Latinoamericana de Producción Animal*. Tampico, México. Pp 297-299.
- Raghavendra, N., Kulkarni, Kuppusamy Baskaran. From hercogamy to cleistogamy in *Periwinkle*. *Journal of Heredity*. doi: 10.1093/jhered/ess077 (en prensa).

- Raison, R.J. 1979. Modification of the soil environment by vegetation fires, with particular reference to N transformations: a review. *Plant and Soil* 51:73–108.
- Raison, R.J., Keith, H. Khanna, P.K. 1990. Effects of fire on the nutrient supplying capacity of forest soils. En: *Impact of intensive harvesting on forest site productivity. Proceedings. Dyck, W. J., Mees, C. A. (ed.). IEA/BE A3 Workshop, South Island. New Zeland. P. 39-54.*
- Raison, R.J., Khanna, P.K., Woods, P.V. 1985. Mechanisms of element transfer to the atmosphere during vegetation fires. *Canadian Journal of Forest Research* 15:132–140.
- Rapp, M. 1990. N status and mineralization in natural and disturbed Mediterranean forests and coppices. *Plant and Soil* 128:21–30.
- Redmann, R.E. 1978. Plant and soil water potentials following a fire in a northern mixed grassland. *Journal of Range Management* 31: 443-445.
- Reinhardt, D.R., Miller, R.M. 1990. Size classes of root diameter and mycorrhizal fungal colonization in two temperate grassland communities. *New Phytology* 116, 129-136.
- Renbuss, M.A., Chilvers, G.A., Pryor, L.D. 1973. Microbiology of an ashbed. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 97: 302-311.
- Rice, E.L., Parenti, R.L. 1978. Causes of decreases in productivity in undisturbed tall grass prairie. *American Journal of Botany* 65:1091-1097.
- Richards, J.H. 1984. Root growth response to defoliation in two *Agropyron* bunchgrasses: field observations with an improved root periscope. *Oecologia* 64: 21-25.
- Richards, J.H. 1993. Physiology of plants recovering from defoliation. *Proceedings of the XVII International Grassland Congress: 85-94.*

- Richards, J.H., Caldwell, M.M. 1985. Soluble carbohydrates, concurrent photosynthesis and efficiency in regrowth following defoliation: a field study with *Agropyron* species. *Journal of Applied Ecology* 22: 907-920.
- Richards, J.H., Caldwell, M.M. 1993. Physiology of plants recovering from defoliation. *Proceeding of the International Grassland Congress* p. 85-94
- Richards, J.H., Mueller, R.J., Mott, J.J. 1988. Tillering in tussock grasses in relation to defoliation and apical bud removal. *Annals of Botany*, 62: 173–179.
- Risser, P.G., Birney, C.E., Blocker, H.D., May, S.W., Parton, W.J., Weins, J.A. 1981. The true prairie ecosystem. *US/IBP Synthesis Series* 16. Hutchinson Ross, Stroudsburg.
- Robinson, D. 1994. The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients. *New Phytologist* 127: 635-674.
- Robinson, D., Rorison, I.H. 1983. A comparison of the responses of *Lolium perenne* L., *Holcus lanatus* L. and *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. to a localized supply of nitrogen. *New Phytologist* 94: 263-273.
- Robinson, D., Rorison, I.H. 1988. Plasticity in grass species in relation to nitrogen supply. *Functional Ecology* 2: 249-257.
- Rodriguez, Y. 2004. Estudio comparativo de seis cepas de hongos micorrízicos arbusculares en su interacción con el tomate (*Lycopersicum esculentum* M. var “Amalia”). *Ecología Aplicada*, 13: 162-171.
- Rosenthal, J. P., Kotanen, P.M. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 9:145–148.

- Roumet, C., Urcelay, C., Días, S. 2006. Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New Phytologist* 170: 357 – 368.
- Ruby, E.S., Young, V.A. 1953. The influence of intensity and frequency of clipping on the root system of brownseed paspalum. *Journal of Range Management*, 6: 94–99.
- Russell, R. 1977. *Plant root systems*. Londres. Mc Graw Hill. Cap. 5 y 9.
- Ryel, R.J., Caldwell, M.M., Manwaring, J.H. 1996. Temporal dynamics of soil spatial heterogeneity in sagebrush–wheatgrass steppe during a growing season. *Plant and Soil* 184: 299–309.
- Ryser, P., Eek, L., 2000. Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. *American Journal of Botany* 87: 402–411.
- Saá, A., Trasar Cepeda, M.C., Carballas, T. 1998. Soil P status and phosphomonoesterase activity of recently burnt and unburnt soil following laboratory incubation. *Soil Biology and Biochemistry* 30:419-428.
- Saint Pierre, C. 2001. Capacidad competitiva y tolerancia a la defoliación en *Stipa clarazzi*, *Stipa tenuis* y *Stipa ambigua*. Tesis de Magister, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina, 81 pp.
- Saint Pierre, C., Busso, C.A., Montenegro, O.A., Rodriguez, G.D., Giorgetti, H.D., Montani, T. 2000. Producción de materia seca en especies de gramíneas perennes nativas del centro de argentina. XVI Reunión latinoamericana de producción animal, Montevideo. 4pp. www.produccionanimal.com
- Saint Pierre, C., Busso, C.A., Montenegro, O.A., Rodríguez, G.D., Giorgetti, H.D., Montani, T., Bravo, O.A. 2002. Root proliferation in perennial grasses of low and high palatability. *Plant Ecology* 165:161-169.

- Saint Pierre, C., Busso, C.A., Montenegro, O.A., Rodríguez, G.D., Giorgetti, H.D., Montani, T., Bravo, O. 2004a. Direct assessment of competitive ability and defoliation tolerance in perennial grasses. *Canadian Journal of Plant Science* 84:195-204.
- Saint Pierre, C., Busso, C.A., Montenegro, O.A., Rodríguez, G.D., Giorgetti, H.D., Montani, T., Bravo, O.A. 2004b. Defoliation tolerance and ammonium uptake rate in perennial tussock grasses. *Journal of Range Management* 57:82-88.
- Saint Pierre, C., Busso, C.A., Montenegro, O.A., Rodríguez, G.D., Giorgetti, H.D., Montani, T., Bravo, O.A. 2004c. Soil resource acquisition mechanisms, nutrient concentrations and growth in perennial grasses. *Interciencia* 29:303-311.
- Saito, K., Suyama, Y., Sato, S., Sugawara, K. 2004. Defoliation effects on the community structure of arbuscular mycorrhizal fungi based on 18S rDNA sequences. *Mycorrhiza* 14: 363-373.
- Sala, O.E., Lauenroth, W.K. 1982. Small rainfall events: an ecological role in semiarid regions. *Oecologia* 53: 301-304.
- Sánchez Viveros, G., Carrillo González, R., Martínez Garza, A., González Chavez, M. 2004. Tolerancia adaptativa de hongos micorrízicos arbusculares al crecer en sustratos contaminados con As Y Cu. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental* 20:147-158.
- San José, J.J., Farinas, M.R. 1983. Changes in tree density and species composition in a protected *Trachypogon* savanna, Venezuela. *Ecology*, 64, 447-453.
- San José, J.J., Medina, E. 1975. Effect of Fire on organic matter production and water balance in a tropical savanna. In: Golley F. B. & Medina E. (eds.). *Tropical Ecological Systems*, Springer-verlag. N. Y.
- Sarmiento, G. 1992. Adaptive strategies of perennial grasses in South American savannas. *Journal of Vegetation Science*, 3, 325-336.

- Scanlan, J.C. 1980. Effects of spring wildfires on *Astrebla* (Mitchell Grass) grasslands in north-west Queensland under varying levels of growing season rainfall. *Australian Range land Journal*, 2, 162-168.
- Scanlan, J.C. 1983. Changes in tiller and tussock characteristics of *Astrebla lappacea* (curly Mitchell grass) after burning. *Australian Range Journal* 5: 13-19.
- Seastedt, T.R., Ramundo, R.A. 1990. The influence of fire on belowground processes of tallgrass prairie. En: *Fire in North American tallgrass prairies*. Collins, S.L., Wallace, L.L. (eds) University of Oklahoma Press, Norman, p 99–117.
- Semmartin, M., Piñeiro, G., Altesor, A., Paruelo, J. 2006. Efectos del pastoreo vacuno sobre la dinámica del nitrógeno y la biota del suelo en un pastizal sub-húmedo. XXII Reunión Argentina de Ecología. Córdoba. 22 al 25 de agosto.
- Shariff, A.R., Biondini, M.E., Grygiel, C.E. 1994. Litter decomposition rates and soil nitrogen dynamics as a function of grazing intensity. *Journal of Range Management* 47:444-449.
- Sharrow, S.H., Wright, H.A. 1977a. Effects of fire, ash, litter on soil nitrate, temperature, moisture and tobasagrass production in the Rolling Plains. *Journal of Range Management* 30:266-270.
- Sharrow, S.H., Wright, H.A. 1977b. Proper burning intervals for tobasagrass in west Texas based on nitrogen dynamics. *Journal of Range Management* 30:343-346.
- Silberbush, M., Barber, S.A. 1983. Sensitivity of simulated phosphorus uptake to parameters used by mechanistic-mathematical model. *Plant and Soil* 74:94-100.
- Silva, J.F, Raventos, J., Caswell, H. 1990. Fire and fire exclusion effects on the growth and survival of two savanna grasses. *Acta Oecologica* 11: 783-800.

- Skarpe, C. 1992. Dynamics of savanna ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 3: 293-300.
- Skinner, R.H., Nelson, C.J. 1994. Role of leaf appearance rate and the coleoptile tiller in regulating tiller production. *Crop Science* 34:71-75.
- Smilauer, P. 1996. Modern approaches to analysis of ecological data. PhD Thesis. Ceske Budejovice, Czech Republic: University of South Bohemia.
- Smith, M.D, Hartnett, D.C., Wilson, G.W.T. 1999. Interacting influence of mycorrhizal symbiosis and competition on plant diversity in tallgrass prairie. *Oecologia* 121:574–582.
- Smith, S.E., Read, N.D. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*, 3th Edition, Academic Press, London, England, 606 pp.
- Smith, S.E., Smith, F.A., Jakobsen, I. 2003. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiology* 133: 16-20.
- Smith, S.M., Newman, S., Garrett, P.B., Leeds, J.A. 2001. Differential effects of surface and peat fire on soil constituents in a degraded wetland of the Northern Florida Everglades. *Journal of Environmental Quality* 30: 1998-2005.
- Smoliak, S., Dormaar, J. F., Johnston, A. 1972. Long term grazing effects on *Stipa-Bouteloua* prairie soils. *Journal of Range Management* 25:246-250.
- Sokal, RR, Rohlf, F.J. 1984. *Introducción a la Bioestadística*. Editorial Reverté S.A., Barcelona, España, 376 pp.
- Souto, C.P., Becker, G.F., Siffredi, G., Busso, C.A., Sternberg, M. 2004. Axillary bud viability and dry matter production of *Poa ligularis* in Patagonian grasslands. *Phyton, International Journal of Botany* 53:39-51.

- Steponkus, P. L., Lanphear, F. O. 1967. Refinement of the Triphenyl Tetrazolium Chloride Method of Determining Cold Injury. *Plant Physiology* 42:1423-1426.
- Stout, D.G., Hall, J., Brooke, B., McLean, A. 1981. Influence of successive years of simulated grazing (clipping) on pinegrass growth. *Canadian Journal of Plant Science* 61: 939–943.
- Stubbendieck, J., Burzlaff, D. F. 1969. Effects of temperature and daylength on axillary bud and tiller development in *Blue Grama*. Technical note. Nebraska Agriculture Experiment Station, p. 63-66.
- Sun, G., Coffin, D.P., Lauenroth, W.K., 1997. Comparison of root distributions of species in North American grasslands using GIS. *Journal of Vegetation Science* 8: 87–596.
- Sutton, J.C., Sheppard, B.R. 1976. Aggregation of sand-dune soil by endomycorrhizal fungi. *Canadian Journal of Botany* 54:326-333.
- Svejcar, T.J. 1989. Animal performance and diet quality as influenced by burning tallgrass prairie. *Journal of Range Management* 42:11–15.
- Svejcar, T.J. 1990. Response of *Andropogon gerardii* to fire in the tallgrass prairie. En: *Fire in North American tallgrass prairies*. Collins, S.L., Wallace, L.L. (eds.) University of Oklahoma Press, Norman, OK, US. p. 19–27.
- Svejcar, T.J., Browning, J.A. 1988. Growth and gas exchange by *Andropogon gerardii* as influenced by burning. *Journal of Range Management* 41:239-244.
- Taub, D.R., Goldberg, D. 1996. Root system topology of plants from habitats differing in soil resource availability. *Functional Ecology* 10: 258-264.
- Thill, D.C., Beck, K.G., Callihan, R.H.. 1984. The biology of downy brome (*Bromus recrorum*). *Weed Science* 32:7-12.

- Todd, T.C., James, S.W., Seastedt, T.R. 1992. Soil invertebrate and plant responses to mowing and Carbofuran application in a North American tallgrass prairie. *Plant Soil* 144:117–124.
- Tomlinson, K.W., O'Connor, T.G. 2004. Control of tiller recruitment in bunchgrasses: uniting physiology and ecology. *Functional Ecology* 18: 489–496.
- Torres, Y.A., Busso, C., Montenegro, O., Giorgetti, H., Rodriguez, G., Ithurrart L. 2013a. Plant traits contributing to the performance of native and introduced rangeland grasses in arid Argentina. En: *Seedlings: Ecology, Growth and Environmental Influences*, p. 161-187. C. Busso (ed.). Nova Science Publishers, Inc. Hauppauge, NY, USA. ISBN: 978-1-62618-653-8.
- Torres, Y.A., Busso, C., Montenegro, O., Ithurrart L., Giorgetti, H., Rodríguez, G., Bentivegna, D., Brededan, R., Fernández, O., Mujica, M.M., Baioni, S., Entío, J., Fioretti, M.N., Tucac, G. 2011. Defoliation effects on the arbuscular mycorrhizas of ten perennial grass genotypes in arid Patagonia, Argentina. *Applied Soil Ecology* 49:208-214.
- Torres, Y.A., Busso, C.A., Montenegro, O.A., Ithurrart, L., Giorgetti, G.D., Rodríguez, G.D., Bentivegna, D., Brededan, R.E., Fernández, O.A., Mujica, M.M., Baioni, S.S., Entío J., Fioretti, M., Tucac, G. 2013b. Plant growth and survival of five perennial grass genotypes exposed to various defoliation managements in arid Argentina. *Grass and Forage Science* 69: 580-595.
- Torres, Y.A., Busso, C., Montenegro, O., Ithurrart, L., Giorgetti, H., Rodríguez, G., Bentivegna, D., Brededan, R., Fernández, O., Mujica, M.M., Baioni, S., Entío, J., Fioretti, M.N., Tucac, G. 2014. Root proliferation in native perennial grasses of arid Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Land*. 6: 195-204.
- Trent, J.D., Wallace, L.L., Svejcar, T.J., Christiansen, S. 1988. Effect of grazing on growth, carbohydrate pools, and mycorrhizae in winter wheat. *Canadian Journal of Plant Science* 68: 115–120.

- Trlica, M. J., Schuster, J. L. 1969. Effects of fire on grasses of the Texas High Plains. *Journal of Range Management* 23: 329-333.
- Troughton, A. 1957. The underground organs of herbage grasses. Commonwealth Bureau of Pastures and Field Crops. Bulletin N° 44.
- Van Loo, E.N., 1992. Tillering, leaf expansion and growth of plants of two cultivars of perennial ryegrass grown using hydroponics at two water potentials. *Annals of Botany* 70:511–518.
- Van Noordwijk, M. 1992. Roots: length, biomass, production and mortality. En: *Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods*. Publisher: CABI, Wallingford, UK. 221pp
- Van Vuuren, M.M.I., Berendse, F., De Visser, W., 1993. Species and sites differences in the decomposition of litter and roots from wet heathlands. *Canadian Journal of Botany* 71: 167–173.
- Vierheilig, H. 2004. Regulatory mechanisms during the plant - arbuscular mycorrhizal fungus interaction. *Canadian Journal of Botany* 82: 1166-1176.
- Vila, M., Lloret, F., Ogheri, E., Terradas, J. 2001. Positive fire-grass feedback in Mediterranean Basin woodlands. *Forest Ecology and Management* 147: 3-14.
- Vitousek, P.M., Aber, J.D., Howarth, R.W., Likens, G.E., Matson, P.A., Schindler, D. W., Schlesinger, W.H., Tilman, D.G. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological applications* 7:737-750.
- Wallace, L.L. 1987. Mycorrhizal in grasslands: interactions of ungulates, fungi and drought. *New Phytologist* 105: 619-632.
- Walling, S.Z., Zabinski, C.A. 2006. Defoliation effects on arbuscular mycorrhizae and plant growth of two native bunchgrasses and an invasive forb. *Applied Soil Ecology* 32:111-117.

- Wan, C., Sosebee, R.E. 1998. Tillering responses to red:far-red light ratio during different phenological stages in *Eragrostis curvula*. *Journal of Experimental Botany* 40:247-25.
- Wan, S., Hui, D., Luo, Y. 2001. Fire effects on nitrogen pools and dynamics in terrestrial ecosystems: a meta-analysis. *Ecological Applications* 11: 1349–1365.
- Wang, Z., Li, L., Han, X., Dong, M. 2004. Do rhizome severing and shoot defoliation affect clonal growth of *Leymus chilensis* at ramet population level? *Acta Oecologica* 26:255–260.
- Wearn, J.A., Gange, A.C. 2007 Above-ground herbivory causes rapid and sustained changes in mycorrhizal colonization of grasses. *Oecologia* 153: 959–971.
- Wedin, D.A., Tilman, D. 1990. Species effects on nitrogen cycling: a test with perennial grasses. *Oecologia* 84: 433-441.
- Wells, C.G., Campbell, R.E., DeBano, L.F., Lewis, C.E., Fredriksen, R.L., Franklin, B.C., Froelich, R.C., Dunn, P.H. 1979. Effects of fire on soil: a state-of-knowledge review. National Fire Effects Workshop. Denver, Colorado. USDA For. Serv. Wash. Off. Gen. Tech. Rep. WO-7, 34p.
- Whelan, R.J. 1995. *The Ecology of Fire*. Cambridge University Press, Cambridge. 346 pp.
- Whisenant, S.G. 1999. *Repairing damaged wildlands: a process-oriented, landscape-scale approach*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press. 312 p.
- White, E.W., Thompson, W.W., Gartner, F.R. 1973. Heat effects on nutrient release from soils under ponderosa pine. *Journal of Range Management* 26:22–24.

- White, L.D., Terry, W.S. 1979. Creeping bluestem response to prescribed burning and grazing in south Florida. *Journal of Range Management* 32:369-371.
- White, P., Jentsch, A. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in Botany* 62: 399-450.
- Wicklow Howard, M. 1989. The occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizae in burned areas of the Snake River Birds of Prey Area, Idaho. *Mycotaxon*. 34: 253-257.
- Willems, J.H. 1983. Species composition and aboveground phytomass in chalk grassland with different management. *Plant Ecology* 53: 171–180.
- Wilson, G.W.T., Hartnett, D.C. 1998 Interspecific variation in plant responses to mycorrhizal colonization in tallgrass prairie. *American Journal of Botany* 85: 1732–1738.
- Wink, R.L., Wright, H.A., 1973. Effects of fire on a juniper community. *Journal of Range Management* 26: 326-329.
- Wright, H.A. 1974. Effect of fire on southern mixed prairie grasses. *Journal of Range Management* 27:417-419.
- Wright, H.A., Bailey, A. W. 1982. *Fire Ecology. United States and Southern Canadá.* John Wiley and Sons: New York. 501p.
- Wright, H.A., Klemmedson, J.O. 1965. Effect of fire on bunchgrasses of the sagebrush-grass region in Southern Idaho. *Ecology* 46: 680-688.
- Yapur, J. M., Sáenz, A. M, Cerqueira, E. D. 2002. Efecto de la quema y del régimen de corte sobre la acumulación de biomasa aérea y la calidad nutritiva de *Stipa tenuísima*. *Revista Argentina de Producción Animal* 33: 225-226.

- Young, R.P. and R.F. Miller. 1985. Response of *Sitanion hystrix* (Nutt.) J. G. to prescribed burning. *American Midland Naturalist* 113:182-187.
- Zammit, C. 1988. Dynamics of resprouting in the lignotuberous shrub *Banksia oblongifolia*. *Australian Journal Ecology* 13: 311–320.
- Zedler, P.H. 2007. Fire Effects on Grasslands. In: *Plant disturbance ecology. The process and the response*. Edward A. Johnson y Kiyoko Miyanishi (eds.), p. 397-439.
- Zimmermann, J., Higgins, S. I., Grimm, V., Hoffmann, J., Münkemüller, T., Linstädter, A. 2008. Recruitment Filters in a Perennial Grassland: The Interactive Roles of Fire, Competitors, Moisture and Seed Availability. *Journal of Ecology* 96: 1033-1044.

Tabla A1: Análisis del Modelo linear con efectos mixtos para un diseño trifactorial con Tratamientos, Especies y Tiempos como efectos fijos del área basal.

Factor	Num DF	F	p-value
TRATAMIENTO	7	3,96	0,0003
ESPECIE	2	81,12	<0,0001
TIEMPO	4	9,43	<0,0001
TRATAMIENTO*ESPECIE	14	1,70	0,0523
TRATAMIENTO*TIEMPO	28	1,64	0,0211
ESPECIE*TIEMPO	8	2,17	0,0284
TRATAMIENTO*ESPECIE*TIEMPO	56	0,84	0,7887

Tabla A2: Análisis del Modelo linear con efectos mixtos para un diseño trifactorial con Tratamientos, Especies y Tiempos como efectos fijos del número de macollas totales por planta.

Factor	Num DF	F	p-value
TIEMPO	4	53,70	<0,0001
ESPECIE	2	32,27	<0,0001
TRATAMIENTO	7	2,06	0,0460
TIEMPO*ESPECIE	8	9,18	<0,0001
TIEMPO*TRATAMIENTO	28	1,05	0,4011
ESPECIE*TRATAMIENTO	14	1,02	0,4317
TIEMPO*ESPECIE*TRATAMIENTO	56	1,20	0,1536

Tabla A3: Análisis del Modelo linear con efectos mixtos para un diseño trifactorial con Tratamientos, Especies y Tiempos como efectos fijos del número de macollas totales por cm² de área basal.

Factor	Num DF	F	p-value
TRATAMIENTO	7	16,65	<0,0001
ESPECIE	2	15,90	<0,0001
TIEMPO	4	14,17	<0,0001
TRATAMIENTO*ESPECIE	14	2,05	0,0127
TRATAMIENTO*TIEMPO	28	2,77	<0,0001
ESPECIE*TIEMPO	8	3,39	0,0008
TRATAMIENTO*ESPECIE*TIEMPO	56	1,81	0,0005

Tabla A4: Análisis del Modelo linear con efectos mixtos para un diseño trifactorial con Tratamientos, Especies y Tiempos como efectos fijos del número de macollas verdes por cm² de área basal.

Factor	Num DF	F	p-value
TRATAMIENTO	7	8,46	<0,0001
ESPECIE	2	13,10	<0,0001
TIEMPO	4	32,24	<0,0001
TRATAMIENTO*ESPECIE	14	2,57	0,0013
ESPECIE*TIEMPO	8	8,41	<0,0001
TRATAMIENTO*TIEMPO	28	2,17	0,0005
TRATAMIENTO*ESPECIE*TIEMPO	56	1,88	0,0002

Tabla A5: Análisis del Modelo linear con efectos mixtos para un diseño trifactorial con Tratamientos, Especies y Tiempos como efectos fijos del número de macollas reproductivas por cm² de área basal.

Factor	Num DF	F	p-value
TRATAMIENTO	7	2,08	0,0451
ESPECIE	2	45,16	<0,0001
TIEMPO	2	57,19	<0,0001
ESPECIE*TIEMPO	4	21,68	<0,0001
TRATAMIENTO*ESPECIE	14	0,87	0,5876
TRATAMIENTO*TIEMPO	14	3,00	0,0002
TRATAMIENTO*ESPECIE*TIEMPO	28	2,12	0,0010

Tabla A6: Análisis del Modelo linear con efectos mixtos para un diseño trifactorial con Tratamientos, Especies y Tiempos como efectos fijos de la altura de las plantas.

Factor	Num DF	F	p-value
TRATAMIENTO	7	51,41	<0,0001
ESPECIE	2	9,16	0,0001
TIEMPO	4	72,73	<0,0001
TRATAMIENTO*ESPECIE	14	1,97	0,0176
TRATAMIENTO*TIEMPO	28	8,88	<0,0001
ESPECIE*TIEMPO	8	41,89	<0,0001
TRATAMIENTO*ESPECIE*TIEMPO	56	1,75	0,0009

Tabla A7: Análisis del Modelo linear con efectos mixtos para un diseño trifactorial con Tratamientos, Especies y Tiempos como efectos fijos del número de macollas hijas por macolla progenitora.

Factor	Num DF	F	p-value
TRATAMIENTO	7	0,60	0,7571
ESPECIE	2	0,48	0,6201
TIEMPO	3	26,52	<0,0001
TRATAMIENTO*ESPECIE	14	0,74	0,7298
ESPECIE*TIEMPO	6	1,41	0,2093
TRATAMIENTO*TIEMPO	21	0,99	0,4681
TRATAMIENTO*ESPECIE*TIEMPO	42	1,01	0,4495

Tabla A8: Análisis del Modelo linear con efectos mixtos para un diseño trifactorial con Tratamientos, Especies y Tiempos como efectos fijos del número de hojas (verdes + secas) por macolla.

Factor	Num DF	F	p-value
ESPECIE	2	0,97	0,3815
TRATAMIENTO	7	5,59	<0,0001
TIEMPO	4	43,49	<0,0001
ESPECIE*TRATAMIENTO	14	2,34	0,0037
TRATAMIENTO*TIEMPO	28	3,48	<0,0001
ESPECIE*TIEMPO	8	26,37	<0,0001
ESPECIE*TRATAMIENTO*TIEMPO	56	1,90	0,0002

Tabla A9: Análisis del Modelo linear con efectos mixtos para un diseño trifactorial con Tratamientos, Especies y Tiempos como efectos fijos de la longitud total de hojas (láminas + vainas, verdes + secas) por macolla.

Factor	Num DF	F	p-value
TRATAMIENTO	7	37,77	<0,0001
ESPECIE	2	5,78	0,0032
TIEMPO	4	26,68	<0,0001
ESPECIE*TIEMPO	8	14,15	<0,0001
TRATAMIENTO*ESPECIE	14	3,34	<0,0001
TRATAMIENTO*TIEMPO	28	10,31	<0,0001
TRATAMIENTO*ESPECIE*TIEMPO	56	2,05	<0,0001

Tabla A10: Análisis del Modelo lineal con efectos mixtos para un diseño trifactorial con Tratamientos, Especies y Tiempos como efectos fijos de la Relación entre longitud de hoja verde / seca por macolla.

Factor	Num DF	F	p-value
TRATAMIENTO	7	2,31	0,0246
ESPECIE	2	1,27	0,2825
TIEMPO	4	48,26	<0,0001
TRATAMIENTO*ESPECIE	14	0,92	0,5409
TRATAMIENTO*TIEMPO	28	1,98	0,0021
ESPECIE*TIEMPO	8	8,46	<0,0001
TRATAMIENTO*ESPECIE*TIEMPO	56	0,95	0,5851

Tabla A11: Análisis del Modelo lineal con efectos mixtos para un diseño trifactorial con Tratamientos, Especies y Tiempos como efectos fijos de la Tasa Relativa de Crecimiento para longitud total de hojas.

Factor	Num DF	F	p-value
TRATAMIENTO	7	6,70	<0,0001
ESPECIE	2	174,42	<0,0001
TIEMPO	3	268,44	<0,0001
ESPECIE*TIEMPO	6	232,19	<0,0001
TRATAMIENTO*ESPECIE	14	3,36	<0,0001
TRATAMIENTO*TIEMPO	21	5,18	<0,0001
TRATAMIENTO*ESPECIE*TIEMPO	42	5,66	<0,0001

Tabla A12: Análisis de la varianza con diseño en parcelas divididas en el tiempo del número total de yemas por macolla, tomándose como parcelas principales las especies y los tratamientos, y como subparcela las fechas de muestreo.

Factor	gl	F	p-value
TRATAMIENTO	7	0,95	0,4692
ESPECIE	2	16,89	<0,0001
TRATAMIENTO*ESPECIE	120	0,86	0,7985
FECHA	1	12,03	0,0007
FECHA*TRATAMIENTO	7	0,94	0,4746
FECHA*ESPECIE	2	0,55	0,5800
FECHA*TRATAMIENTO*ESPECIE	14	0,52	0,9179
Error	134		
Total	287		

Tabla A13: Análisis de la varianza con diseño en parcelas divididas en el tiempo de la actividad metabólica de las yemas, tomando como parcelas principales las especies y los tratamientos y como subparcelas las fechas de muestreo y las categorías de yemas.

Factor	gl	F	p-value
TRATAMIENTO	7	0,98	0,4467
ESPECIE	2	17,42	<0,0001
TRATAMIENTO*ESPECIE	120	0,66	0,9959
FECHAS	1	7,02	0,0084
CATEGORÍA	1	190,43	<0,0001
FECHAS*TRATAMIENTO	7	0,60	0,7526
FECHAS*ESPECIE	2	0,67	0,5131
FECHAS*CATEGORÍA	1	54,77	<0,0001
TRATAMIENTO*CATEGORÍA	7	0,90	0,5103
ESPECIE*CATEGORÍA	2	5,48	0,0045
FECHAS*TRATAMIENTO*ESPECIE	14	0,39	0,9771
FECHAS*TRATAMIENTO*CATEGORIA	7	1,29	0,2553
FECHAS*ESPECIE*CATEGORÍA	2	1,77	0,1713
TRATAMIENTO*ESPECIE*CATEGORIA	14	0,70	0,7741
FECHAS*TRATAMIENTO*ESPECIE*CATEGORIA	14	0,9	0,4940
Error	374		
Total	575		

Tablas A14 (a, b, c, d, e): Análisis de la varianza bifactoriales (factores: especies y tratamientos) de cada fecha de muestreo, para el nitrógeno disponible en el suelo.

a) 04/04/11

Factor	gl	F	p-value
Especie	2	9,12	0,0008
Tratamiento	1	1,38	0,2494
Especie*Tratamiento	2	0,27	0,7621
Error	30		
Total	35		

b) 11/05/11

Factor	gl	F	p-value
Especie	2	0,44	0,6498
Tratamiento	1	16,68	0,0003
Especie*Tratamiento	2	0,44	0,6480
Error	30		
Total	35		

c) 30/09/11

Factor	gl	F	p-value
Especie	2	9,61	0,0003
Tratamiento	2	6,94	0,0024
Especie*Tratamiento	4	0,97	0,4350
Error	45		
Total	53		

d) 03/12/11

Factor	gl	F	p-value
Especie	2	1,75	0,1803
Tratamiento	4	0,44	0,7767
Especie*Tratamiento	8	3,12	0,0042
Error	75		
Total	89		

e) 05/06/12

Factor	gl	F	p-value
Especie	2	19,30	<0,0001
Tratamiento	5	5,23	0,0003
Especie*Tratamiento	10	2,39	0,0144
Error	90		
Total	107		

Tablas A15 (a, b, c, d, e, f): Análisis de la varianza bifactoriales (factores: especies y fechas de muestreo) de cada tratamiento, para el nitrógeno disponible en el suelo.

a) NQ ND ND

Factor	gl	F	p-value
FECHA	4	65,07	<0,0001
Especie	2	7,72	0,0009
FECHA*Especie	8	2,54	0,0165
Error	75		
Total	89		

b) Q ND ND

Factor	gl	F	p-value
FECHA	4	13,41	<0,0001
Especie	2	5,47	0,0061
FECHA*Especie	8	1,13	0,3530
Error	75		
Total	89		

c) Q DV DV

Factor	gl	F	p-value
FECHA	2	27,56	<0,0001
Especie	2	16,41	<0,0001
FECHA*Especie	4	1,79	0,1469
Error	45		
Total	53		

d) Q DE ND

Factor	gl	F	p-value
FECHA	1	40,11	<0,0001
Especie	2	1,56	0,2261
FECHA*Especie	2	9,24	0,0007
Error	30		
Total	35		

e) Q DV+E DV

Factor	gl	F	p-value
FECHA	1	10,03	0,0035
Especie	2	5,12	0,0122
FECHA*Especie	2	0,73	0,4892
Error	30		
Total	35		

f) Q ND DV

Factor	gl	F	p-value
Especie	2	4,23	0,0350
Error	15		
Total	17		

Tabla A16: Análisis del Modelo lineal con efectos mixtos para un diseño trifactorial con Tratamientos, Especies y Tiempos como efectos fijos de la densidad de longitud de raíces.

Factor	Num DF	F-value	p-value
TRATAMIENTO	7	1,09	0,3710
ESPECIE	2	17,61	<0,0001
TIEMPO	4	73,13	<0,0001
TRATAMIENTO*ESPECIE	14	0,45	0,9545
TRATAMIENTO*TIEMPO	28	1,77	0,0098
ESPECIE*TIEMPO	8	0,92	0,4996
TRATAMIENTO*ESPECIE*TIEMPO	56	0,84	0,7885

Tabla A17: Análisis de la varianza bifactorial (factores: especies y tratamientos) para densidad de longitud de raíces del estudio de proliferación radical.

Factor	gl	F	p-value
Tratamiento	7	1,59	0,1461
Especie	2	15,49	0,0001
Tratamiento*Especie	14	1,58	0,0954
Error	120		
Total	143		

Tabla A18: Análisis de la varianza bifactorial (factores: especies y tratamientos) para la biomasa de raíces del estudio de proliferación radical.

Factor	gl	F	p-value
Especie	2	12,46	<0,0001
Tratamiento	7	1,48	0,1794
Especie*Tratamiento	14	2,28	0,0084
Error	120		
Total	143		

Tabla A19: Análisis de la varianza bifactorial (factores: especies y tratamientos) para la proliferación radical (longitud de raíz / unidad de peso seco).

	gl	F	p-value
Tratamiento	7	0,86	0,5411
Especie	2	1,40	0,2500
Tratamiento*Especie	14	1,28	0,2313
Error	120		
Total	143		

Tabla A20: Análisis del Modelo linear con efectos mixtos para un diseño trifactorial con Tratamientos, Especies y Tiempos como efectos fijos de la colonización radical por micorrizas arbusculares.

Factor	Num DF	F-value	p-value
TRATAMIENTO	7	1,37	0,2148
ESPECIE	2	7,89	0,0004
TIEMPO	4	72,93	<0,0001
TRATAMIENTO*ESPECIE	14	1,27	0,2215
TRATAMIENTO*TIEMPO	28	1,48	0,0553
TRATAMIENTO*ESPECIE*TIEMPO	64	1,08	0,3111

Tabla A21: Análisis de la varianza bifactorial (factores: especies y tratamientos) para la producción de biomasa aérea / planta.

Factor	gl	F	p-value
ESPECIE	2	41,27	<0,0001
TRATAMIENTO	7	1,43	0,1981
ESPECIE*TRATAMIENTO	14	1,51	0,1163
Error	120		
Total	143		

Tabla A22: Análisis de la varianza bifactorial (factores: especies y tratamientos) para la producción de biomasa aérea / cm² de área basal.

Factor	gl	F	p-valor
ESPECIE	2	7,49	0,0009
TRATAMIENTO	7	3,92	0,0007
ESPECIE*TRATAMIENTO	14	2,77	0,0014
Error	120		
Total	143		