



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DE DOCTOR EN AGRONOMÍA

**INFLUENCIA DE LAS ESPECIES LEÑOSAS SOBRE LA PRODUCTIVIDAD,
LA CALIDAD Y EL CRECIMIENTO AÉREO DE GRAMÍNEAS PERENNES NATIVAS
DEL SUR DEL CALDENAL**

Ing. Agr. Francisco Rubén Blazquez

BAHIA BLANCA

ARGENTINA

2016

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 los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el ámbito del Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur durante el período comprendido entre el 11/10/2011 y el 17/11/2016, bajo la dirección de Dr. Daniel Valerio Peláez, Investigador Independiente de la CIC y Profesor Titular de la cátedra de Producción y Utilización de Pasturas.

Francisco R. Blazquez
Bahía Blanca, Noviembre de 2016



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR
Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

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

***A mí querida familia y amigos
A Dios...***

Agradecimientos

Esta tesis fue posible gracias al apoyo y aliento de muchas personas.

En primer lugar a Daniel, que con su paciencia y dedicación me acompañó desde el inicio en las tareas de investigación brindándome todos sus conocimientos y apoyo. Pero por sobre todo, por ser una excelente persona.

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

A Romi y Omar, por su compañía en los viajes al campo, su predisposición a ayudarme, aguantarme, por ser grandes compañeros y amigos de trabajo.

A otros compañeros de trabajo, con los que compartimos laboratorios, cursos, prácticas, mates y pedacitos de nuestras vidas.

A los alumnos, que brindaron su apoyo y en algunos casos su tiempo para ayudarme.

A mi familia, que me vió crecer y me formó como persona en un hogar donde nunca faltó amor. Particularmente a mi mamá, por darme todos los días el ánimo necesario para seguir adelante. Mis hermanas, que siempre fueron mi ejemplo, por ser personas de bien, brindarme su alegría en los momentos difíciles y regalarme 4 hermosos sobrinos. Y a mi papá por enseñarme el valor del trabajo.

A mi novia, por su cariño, contención y palabras positivas que me mantuvieron siempre con una actitud perseverante.

A mis amigos Mauri, Sol, Guille, Esteban, Débora, Luly, Nico, Majo, Maju, Damián, Ale, Rita, Cristian, Lucio, Diego, Andre, Gus, Vero, Raúl, Pablo, Vivi, etc., por ser siempre atentos conmigo y mostrarme con su ejemplo que los objetivos pueden y tienen que ser cumplidos.

A todos y cada uno de los niños del grupo scout Ntra. Sra. de Lurdes que con sus caritas sonrientes me alegran las semanas.

A Dios, por darme todo lo que hoy tengo y acompañarme en cada uno de mis sueños.

Muchas gracias a todos!!!

RESUMEN

La interacción entre especies es un fenómeno ecológico habitual en la naturaleza. En sistemas donde las plantas leñosas forman parte de la comunidad vegetal, como sucede en el sur del Distrito Fitogeográfico del Caldén (Caldenal), su presencia altera el medio ambiente de forma tal que influyen sobre los organismos vegetales bajo su área de influencia. Las relaciones leñosas/gramíneas incluyen efectos positivos (facilitación) y negativos (competencia) que ocurren simultáneamente. Así, el efecto neto de una planta sobre otra estará determinado por el balance de diferentes mecanismos en determinadas condiciones físicas y bióticas. El objetivo general del presente trabajo fue estudiar el efecto de las especies leñosas *Prosopis caldenia* (caducifolia) y *Larrea divaricata* (perennifolia) sobre el crecimiento aéreo de las macollas, la producción de biomasa aérea y la calidad forrajera de *Piptochaetium napostaense* y *Nassella clarazii*, dos gramíneas perennes forrajeras nativas del Caldenal. Además, se evaluaron las modificaciones de las condiciones microambientales y edáficas debajo y fuera de la canopia de ambas especies leñosas.

La altura, la longitud del tallo más vainas, la longitud de láminas verdes y la longitud total verde de las macollas de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* fueron en general mayores que las registradas en las macollas de aquellas plantas que crecieron en los sitios abiertos entre individuos de esas especies leñosas. Asimismo, las macollas de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* tendieron a mostrar una mayor longitud total verde que las macollas de aquellas plantas que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata*.

La biomasa aérea mostró un comportamiento diferencial entre *P. napostaense* y *N. clarazii* en función de la especie leñosa considerada. La presencia de *L. divaricata* habría favorecido la producción de biomasa aérea de *P. napostaense*; mientras que, la presencia de *P. caldenia* habría favorecido la producción de biomasa aérea de *N. clarazii*.

El contenido de proteína bruta, al final del período de crecimiento vegetativo, en las plantas de *P. napostaense* que crecieron debajo de la canopia de ambas especies leñosas estudiadas fue menor que el de aquellas plantas que crecieron en los sitios abiertos. Sin embargo, el contenido de proteína bruta de las plantas de *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* fue mayor que el de aquellas plantas que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata*.

Al final del período de crecimiento vegetativo, el mayor porcentaje de fibra detergente neutra y ácida en las gramíneas estudiadas se registró en las plantas que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata*. Al final del período de crecimiento reproductivo, el porcentaje de fibra detergente neutra en las plantas de *N. clarazii* que crecieron debajo de las canopias de *P. caldenia* fue mayor que el de las plantas que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata*.

El porcentaje de lignina detergente ácida de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii*, al final de ambos períodos de crecimiento, que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y en los sitios abiertos entre individuos de esta leñosa fue mayor que el de aquellas plantas que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata* y en los sitios abiertos entre individuos de la misma. En ambos períodos de crecimiento evaluados, la menor digestibilidad *in vitro* de *P. napostaense* y *N. clarazii* se registró en las plantas que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y en los sitios abiertos de esta leñosa.

En general, los resultados obtenidos en este estudio sugerirían que *P. caldenia* y *L. divaricata* al mejorar en su área de influencia el contenido de nitrógeno, materia orgánica y densidad aparente del suelo tendrían un cierto nivel de facilitación sobre *P. napostaense* y *N. clarazii*; sin embargo, esta mejora no favoreció significativamente el crecimiento aéreo de sus macollas, la producción de biomasa aérea y/o algunos parámetros asociados con su calidad forrajera.

En conjunto los resultados obtenidos, bajo las condiciones en que se desarrolló el presente estudio, sugieren que *P. caldenia* y *L. divaricata* tienen un efecto neutro o negativo sobre el crecimiento, la producción de biomasa aérea y la calidad de *P. napostaense* y *N. clarazii* en los pastizales naturales semiáridos del sur del Caldenal.

SUMMARY

The interaction between woody and grass species is a common feature of semi-arid rangelands, as is southern Caldenal in central Argentina. Woody species can exert positive and/or negative influence on the growth of neighbouring grass species through imposing changes in the abiotic conditions in which the latter species grow, leading to a balance in which either facilitative or competitive interactions prevail. The objective of this work was to assess the impact of woody species on grass growth over a 2-y period. The study comprised two morpho-physiologically different woody species and two cool-season perennial grass species highly preferred by domestic livestock. The species chosen for the study were *Prosopis caldenia* and *Larrea divaricata*, a warm-season deciduous and an evergreen woody species, respectively; and *Nassella clarazii* and *Piptochaetium napostaense* as representatives of perennial grasses highly preferred by livestock.

The study involved the assessment of tiller growth parameters, biomass production and forage quality in grasses growing beneath the canopy of woody species and in open rangeland areas. Tiller growth was evaluated through measurements of height, pseudostem length, green blade length and total green length as the sum the latter two parameters. In addition, soil temperature, pH and water, nitrogen, phosphorus and organic matter content were estimated at the same study sites. Tiller growth parameters of grasses growing beneath the canopy of woody species were generally higher than those of grasses growing in open areas. Also, total green length of grass tillers tended to be higher when growing beneath the canopy of *P. caldenia* than *L. divaricata*.

Biomass production differed between grasses and woody species under consideration for *L. divaricata* might have favoured biomass production of *P. napostaense* while *P. caldenia* might have favoured that of *N. clarazii*.

At the end of vegetative growth period, crude protein content of *P. napostaense* was lower beneath the canopy of woody species than in open areas. Whereas, crude protein content of *N. clarazii* was higher beneath the canopy of *P. caldenia* than *L. divaricata*. Fiber content, both acid and neutral detergent, at the end of vegetative growth period was highest in grasses growing beneath the canopy of *L. divaricata*. At the end of reproductive growth period, neutral detergent fiber content in *N. clarazii* was higher beneath the canopy of *P. caldenia* than *L. divaricata*. Acid detergent fiber content at the end of both growth periods was higher beneath the canopy of *P.*

caldenia and in open areas between individuals of this species than beneath the canopy and open areas between individuals of *L. divaricata* for both grass species. The lowest records of in vitro digestibility were registered beneath the canopy and open areas between individuals of *P. caldenia* for both grass species and for both growth periods.

In general, the results obtained in this study suggest that *P. caldenia* and *L. divaricata*, when improving in their area of influence the nitrogen content, organic matter and apparent density of the soil will have a certain level of facilitation on *P. napostaense* and *N. clarazii*. However, this improvement did not favor substantially the aerial growth of their tillers, the production of aerial biomass and / or some parameters associated with their forage quality.

The results obtained, under the conditions under which the present study was carried out, suggest that *P. caldenia* and *L. divaricata* have a neutral or negative effect on growth, aerial biomass production and quality of *P. napostaense* and *N. clarazii* in the semi-arid natural grasslands of southern Caldenal.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Modelo de separación de nichos (Walker y Noy-Meir, 1982). Los círculos en negro raíces representan las raíces de las leñosas y círculos abiertos las raíces de las gramíneas.....	11
Figura 2	Ubicación geográfica del sitio de estudio: Sudeste de la provincia de La Pampa, departamento de Caleu-Caleu al margen de la Ruta provincial N°1. Campo de la Familia Cepeda (38° 45'S; 63° 45'O).....	22
Figura 3	Vista del sitio de estudio.....	23
Figura 4	Diagrama de muestreo de plantas de <i>P. napostaense</i> y <i>N. clarazii</i> ubicadas debajo y fuera de la canopia de <i>L. divaricata</i> y <i>P. caldenia</i>	27
Figura 5	Número de hojas verdes de las plantas de <i>P. napostaense</i> y <i>N. clarazii</i> que crecieron debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc – D Ld</i>) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc – SaLd</i>) en 2011. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p>0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan los E.E.....	31
Figura 6	Número de hojas verdes de las plantas de <i>P. napostaense</i> y <i>N. clarazii</i> que crecieron debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc – D Ld</i>) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc – SaLd</i>) en 2012. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p>0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan los E.E.....	32
Figura 7	Altura (cm) de las plantas de <i>P. napostaense</i> y <i>N. clarazii</i> que crecieron debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc – D Ld</i>) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc – SaLd</i>) en 2011. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p\geq 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan los E.E.	33
Figura 8	Altura (cm) de las plantas de <i>P. napostaense</i> y <i>N. clarazii</i> que crecieron debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc – D Ld</i>) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc – SaLd</i>) en 2012. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p\geq 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan los E.E.	34
Figura 9	Longitud del tallo más vainas verdes (cm) de las plantas de <i>P. napostaense</i> y <i>N. clarazii</i> que crecieron debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc – D Ld</i>) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc – SaLd</i>) en 2011. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p\geq 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan los E.E.....	35

Figura 10	Longitud del tallo más vainas verdes (cm) de las plantas de <i>P. napostaense</i> y <i>N. clarazii</i> que crecieron debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc – D Ld</i>) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc – SaLd</i>) en 2012. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p \geq 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan los E.E.....	37
Figura 11	Longitud de láminas verdes (cm) de las plantas de <i>P. napostaense</i> y <i>N. clarazii</i> que crecieron debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc – D Ld</i>) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc – SaLd</i>) en 2011. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p \geq 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan los E.E.....	38
Figura 12	Longitud de láminas verdes (cm) de las plantas de <i>P. napostaense</i> y <i>N. clarazii</i> que crecieron debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc – D Ld</i>) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc – SaLd</i>) en 2012. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p \geq 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan los E.E.	39
Figura 13	Longitud total verde (cm) de las plantas de <i>P. napostaense</i> y <i>N. clarazii</i> que crecieron debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc – D Ld</i>) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc – SaLd</i>) en 2011. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p \geq 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan los E.E.	40
Figura 14	Longitud total verde (cm) de las plantas de <i>P. napostaense</i> y <i>N. clarazii</i> que crecieron debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc – D Ld</i>) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc – SaLd</i>) en 2012. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p \geq 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan los E.E.	41
Figura 15	Tasa relativa de crecimiento de la longitud total verde (cm/día) de las plantas de <i>P. napostaense</i> y <i>N. clarazii</i> que crecieron debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc – D Ld</i>) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc – SaLd</i>) en 2011. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p \geq 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan los E.E.	42
Figura 16	Tasa relativa de crecimiento de la longitud total verde (cm/día) de las plantas de <i>P. napostaense</i> y <i>N. clarazii</i> que crecieron debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc – D Ld</i>) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc – SaLd</i>) en 2012. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p \geq 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan los E.E.	43

Figura 17	Biomasa aérea (gMS.m ⁻²) de plantas de <i>P. napostaense</i> que crecieron debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc - D Ld</i>), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc - SaLd</i>) en los años 2011, 2012 y 2013. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p>0,05$). Cada columna, es la media de cinco plantas y las barras verticales representan los E.E.....	45
Figura 18	Biomasa aérea (gMS.m ⁻²) de plantas de <i>N. clarazii</i> que crecieron debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc - D Ld</i>), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc - SaLd</i>) en los años 2011, 2012 y 2013. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p>0,05$). Cada columna, es la media de cinco plantas y las barras verticales representan los E.E.....	46
Figura 19	Porcentaje de proteína bruta (PB) en plantas de <i>P. napostaense</i> y <i>N. clarazii</i> que crecieron debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc - D Ld</i>), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc - SaLd</i>) en 23/10/2012 y 07/12/2012. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p\geq 0,05$). Cada columna, es la media de cinco plantas y las barras verticales representan los E.E.	47
Figura 20	Porcentaje de fibra detergente neutra (FDN) en plantas de <i>P. napostaense</i> y <i>N. clarazii</i> que crecieron debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc - D Ld</i>), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc - SaLd</i>) en 23/10/2012 y 07/12/2012. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p\geq 0,05$). Cada columna, es la media de cinco plantas y las barras verticales representan los E.E.....	49
Figura 21	Porcentaje de fibra detergente ácida (FDA) en plantas de <i>P. napostaense</i> y <i>N. clarazii</i> que crecieron debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc - D Ld</i>), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc - SaLd</i>) en 23/10/2012 y 07/12/2012. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p\geq 0,05$). Cada columna, es la media de cinco plantas y las barras verticales representan los E.E.....	50
Figura 22	Porcentaje de lignina detergente ácida (LDA) en plantas de <i>P. napostaense</i> y <i>N. clarazii</i> que crecieron debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc - D Ld</i>), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc - SaLd</i>) en 23/10/2012 y 07/12/2012. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p\geq 0,05$). Cada columna, es la media de cinco plantas y las barras verticales representan los E.E.....	52
Figura 23	Porcentaje de digestibilidad <i>in vitro</i> de la materia seca (DIVMS) en plantas de <i>P. napostaense</i> y <i>N. clarazii</i> que crecieron debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc - D Ld</i>), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc - SaLd</i>) en 23/10/2012 y 07/12/2012. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p\geq 0,05$). Cada columna, es la media de cinco plantas y las barras verticales representan los E.E.....	53
Figura 24	Precipitaciones registradas durante el período de estudio 2011, 2012 y 2013. Fuente: Servicio Meteorológico Nacional.....	54

Figura 25	Densidad aparente (g.cm^{-3}) del suelo debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc</i> – <i>D Ld</i>), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc</i> – <i>SaLd</i>). Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p>0,05$). Cada columna, es la media de $n=5$	57
Figura 26	Valores de pH del suelo debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc</i> – <i>D Ld</i>), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc</i> – <i>SaLd</i>). Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p>0,05$). Cada columna, es la media de $n=6$	58
Figura 27	Contenido de fósforo (ppm) del suelo debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc</i> – <i>D Ld</i>), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc</i> – <i>SaLd</i>). Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p>0,05$). Cada columna, es la media de $n=6$	58
Figura 28	Contenido materia orgánica (%MO) del suelo debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc</i> – <i>D Ld</i>), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>SaPc</i> – <i>SaLd</i>). Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p>0,05$). Cada columna, es la media de $n=6$..	59
Figura 29	Contenido de nitrógeno (%) del suelo debajo de la canopia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> (<i>D Pc</i> – <i>D Ld</i>), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (<i>Sa Pc</i> – <i>Sa Ld</i>). Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p>0,05$). Cada columna, es la media de $n=6$	60

LISTA DE TABLAS

Tabla 1	Contenido hídrico (%) a 20 cm de profundidad debajo de la canopia y en los sitios abiertos entre individuos (SA) de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> período de muestreo 2011. En cada fecha de muestreo, letras iguales no son diferentes significativamente ($p>0,05$). Cada valor, es la media de $n=6$	55
Tabla 2	Contenido hídrico (%) a 20 cm de profundidad debajo de la canopia y en los sitios abiertos entre individuos (SA) de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> período de muestreo 2012. En cada fecha de muestreo, letras iguales no son diferentes significativamente ($p>0,05$). Cada valor, es la media de $n=6$	55
Tabla 3	Temperatura del suelo a 5 cm de profundidad debajo de la canopia y en los sitios abiertos entre individuos (SA) de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> período de muestreo 2011. En cada fecha de muestreo, letras iguales no son diferentes significativamente ($p>0,05$). Cada valor, es la media de $n=6$	56
Tabla 4.	Temperatura del suelo a 5 cm de profundidad debajo de la canopia y en los sitios abiertos entre individuos (SA) de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> período de muestreo 2012. En cada fecha de muestreo, letras iguales no son diferentes significativamente ($p>0,05$). Cada valor, es la media de $n=6$	56

INDICE

Prefacio.....	I
Agradecimientos.....	III
Resumen.....	V
Summary.....	VII
Lista de Figuras.....	IX
Lista de Tablas.....	X
INTRODUCCIÓN.....	1
Hipótesis y Objetivos.....	2
REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	4
Los pastizales naturales en la Argentina.....	5
Las leñosas en los pastizales naturales.....	7
Interacción leñosas/gramíneas.....	9
Influencia de las leñosas en el crecimiento aéreo de las gramíneas.....	16
Influencia de las leñosas sobre las condiciones microedáficas.....	20
MATERIALES Y MÉTODOS.....	22
Sitio de estudio.....	22
Clima.....	23
Suelo.....	23
Vegetación.....	24
Descripción de las especies estudiadas.....	24
Influencia de las leñosas en el crecimiento aéreo de las gramíneas.....	26
Influencia de las leñosas en la producción de biomasa y calidad de las gramíneas....	28
Influencia de las leñosas sobre las condiciones microedáficas.....	29
RESULTADOS.....	30
Influencia de las leñosas en el crecimiento aéreo de las gramíneas.....	30
Influencia de las leñosas en la producción de biomasa y calidad de las gramíneas....	44
Influencia de <i>P. caldenia</i> y <i>L. divaricata</i> sobre las condiciones microedáficas.....	54
DISCUSIÓN.....	61
CONCLUSIONES.....	71
LITERATURA CITADA.....	72

INTRODUCCIÓN

El Distrito Fitogeográfico del Caldén, conocido comúnmente como el Caldenal o Bosque de Caldén (Tortorelli, 1956; Ragonese, 1967), es un ecosistema endémico de la Argentina que conserva un alto porcentaje de sus componentes originales. El Caldenal se caracteriza por presentar tres estratos de vegetación. Uno arbóreo caducifolio y xerófilo, cuya especie dominante es *Prosopis caldenia* (caldén), otro arbustivo y un estrato herbáceo compuesto principalmente por gramíneas. Debido a la gran extensión del Caldenal y a que ocupa paisajes con suelos muy diferentes los tipos de bosque que pueden observarse de norte a sur en la región son muy diversos (Poduje, 1987).

En las áreas del Caldenal, en que no se registraron procesos de desmonte, los cambios que han sufrido los pastizales se encuentran bien documentados para el período que va desde el año 1940 a la actualidad (Busso, 1997). Su principal uso, desde entonces, es la producción bovina basada en la utilización de gramíneas perennes nativas tales como *Piptochaetium napostaense* (flechilla negra) y *Nassella clarazii* (flechilla grande) Esto continúa así en la actualidad ya que, lo que corresponde al sur de esta región el 93% de los establecimientos realizan la cría y/o recría bovina constituyendo su principal actividad económica (Dirección General de Estadísticas y Censos de la Provincia de La Pampa, 2012). El mal manejo de los pastizales naturales ha originado cambios en la estructura de la comunidad vegetal del Caldenal favoreciendo el aumento de la abundancia de especies leñosas nativas tales como *P. caldenia* y *Larrea divaricata* (jarilla). Las principales especies de ambas formas de vida, que en la actualidad integran la comunidad vegetal de los pastizales naturales aunque en proporciones diferentes a las que podían observarse varias décadas atrás, han convivido y evolucionado conjuntamente en la región desde antes que intervenga el hombre.

La interacción entre especies es un fenómeno ecológico muy difundido en la naturaleza. Walter (1971) propuso que las especies leñosas y gramíneas obtienen los recursos (agua y nutrientes) de distintas profundidades del perfil del suelo. Esta separación de nichos permite que ambas formas de vida convivan en el mismo lugar (Walker, 1985; Belsky *et al.*, 1993). Sin embargo, Rodríguez *et al.* (2007), comprobaron que este modelo de separación de nichos no sería aplicable a ecosistemas áridos de la

Patagonia, ya que la mayor densidad de raíces de las especies leñosas (*L. divaricata*) y las gramíneas (*N. tenuis*) se encontró en los primeros cm de profundidad del suelo.

En sistemas donde las plantas leñosas forman parte de la comunidad vegetal, como sucede en el Caldenal, su presencia altera el medio ambiente de forma tal que influyen sobre los organismos vegetales bajo su área de influencia (e.g. gramíneas). Las relaciones leñosas/gramíneas incluyen efectos positivos (facilitación) y negativos (competencia) que ocurren simultáneamente, y pueden afectar diferentes variables, y cambian dependiendo de la escala espacio-temporal y el momento en el ciclo de vida de las plantas considerado. Así, el efecto neto de una planta sobre otra estará determinado por el balance de diferentes mecanismos en determinadas condiciones físicas y bióticas (Armas y Pugnaire, 2005). Los efectos de las especies leñosas sobre las gramíneas perennes forrajeras, sean positivos o negativos, pueden verse reflejados en el crecimiento aéreo, la producción de biomasa aérea y/o en la calidad nutricional de las mismas (Bedunah y Sosebee, 1984; Daniel *et al.*, 1982; McPherson y Wright, 1990; Belsky *et al.*, 1989 y 1993; Tinte *et al.*, 1995; Laxson *et al.*, 1997; Miller *et al.*, 2000 y Kahi *et al.*, 2009)

Si bien algunos estudios han evaluado los efectos del control de las especies leñosas sobre la producción y el crecimiento aéreo (Bóo *et al.*, 1996; Peláez *et al.*, 2001 y 2003), y la calidad forrajera (Moretto *et al.*, 2003; Flemmer *et al.*, 2003; Cerqueira *et al.*, 2004) de algunas de las gramíneas forrajeras más conspicuas en el sur del Caldenal, no existe información disponible acerca de la influencia (facilitación/competencia) de las especies leñosas sobre la performance de las gramíneas perennes forrajeras más importantes de la región. En consecuencia, estudiar los aspectos relacionados con la interacción leñosas/gramíneas contribuirá a la comprensión del funcionamiento de los pastizales naturales del sur del Caldenal. Asimismo, permitirá diseñar estrategias de manejo de las especies leñosas tendientes a mantener la estabilidad y sustentabilidad de los mismos.

HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

El presente estudio se basó en las siguientes hipótesis:

1. La presencia de especies leñosas favorece el crecimiento aéreo de las macollas de las plantas de las gramíneas perennes forrajeras que crecen bajo su área de influencia.

2. La presencia de especies leñosas favorece la producción de biomasa aérea y mejora la calidad forrajera de las plantas de las gramíneas perennes que crecen bajo su área de influencia.
3. La presencia de especies leñosas modifica las condiciones microambientales y edáficas bajo su área de influencia lo cual favorece el crecimiento aéreo de las macollas, la producción y la calidad forrajera de las plantas de las gramíneas perennes.

En función de las hipótesis propuestas se establecieron los siguientes objetivos:

1. Registrar la altura, la longitud del pseudo-tallo/tallo, la longitud de láminas verdes, la longitud total verde y el número de hojas verdes de plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia ⁽¹⁾ de *P. caldenia* y *L. divaricata* y en los espacios abiertos entre individuos de estas leñosas (hipótesis 1).
2. Determinar la producción de biomasa aérea de plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* y en los espacios abiertos entre individuos de estas leñosas (hipótesis 2).
3. Determinar el contenido de proteína bruta, fibra y digestibilidad *in vitro* de plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* y en los espacios abiertos entre individuos de estas leñosas (hipótesis 2).
4. Determinar el pH y el contenido de materia orgánica, nitrógeno, fósforo y la densidad aparente del suelo debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata*, y en los espacios abiertos entre individuos de estas leñosas (hipótesis 3).
5. Registrar la temperatura y el contenido hídrico del suelo entre 0-10 cm de profundidad debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* y en los espacios abiertos entre individuos de estas especies leñosas (hipótesis 3).

⁽¹⁾ En esta tesis el término canopia se usa en remplazo de dosel o canopeo. Proviene del inglés *canopy* (del latín *canopus*) e identifica al sistema aéreo de una planta leñosa que incluye hojas y ramas (Aliquó y Díaz Bruno, 2008).

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

Los ecosistemas de pastizales naturales ocupan alrededor de 117 millones de km² (Scholes y Hall, 1996), abarcando entre el 45% y el 52% de la superficie mundial de tierras con vegetación (Matthews, 1983; Saggar *et al.*, 2009). Estos se encuentran principalmente distribuidos en las regiones áridas y semiáridas del mundo y en general estas tierras no son aptas para la agricultura (Harrington *et al.*, 1984). Es así que podemos incluir dentro de estos ecosistemas a más de la mitad de la superficie de África y Australia, el 45% de América del Sur, y el 10% de la India y el sudeste de Asia (Werner, 1991).

Los ecosistemas de pastizales naturales son ecotonos dinámicos entre formaciones de plantas leñosas y formaciones de pastizal (estepas arbustivas, matorrales desérticos, bosques, etc.), pudiendo variar sustancialmente con respecto a la altura de la especie leñosa presente (arbusto vs. árbol), la cobertura de las copas (5% a 80%), el tipo y ciclo del follaje (hoja perenne vs. caducifolia; latifoliado vs. aciculifoliados) y la disposición espacial de los elementos leñosos que los componen (al azar, regular o agrupada). Del mismo modo, el estrato herbáceo puede estar formado por especies de distintos tamaños, formas de crecimiento (erectas, rastreras, rizomatozas, etc.) o vías fotosintéticas (C₃, C₄ o ambas). Esta variación en las características estructurales y funcionales de los pastizales naturales refleja una gran variedad de interacciones relacionadas con el clima (cantidad y estacionalidad de las lluvias), los suelos (profundidad y textura) y los disturbios (pastoreo y fuego) (Backéus, 1992; Anderson *et al.*, 1999). Dada la gran diversidad de posibles combinaciones estructurales hay poco acuerdo sobre cómo deben ser clasificados y nombrados ciertos tipos de pastizales naturales. La abundancia relativa de las plantas herbáceas y leñosas en estos ecosistemas puede ser muy dinámico y cambiar notablemente en cortas escalas de tiempo (Archer, 1996).

Las condiciones climáticas, particularmente la lluvia y la temperatura ambiente, son las principales determinantes de la productividad y la estabilidad de los ecosistemas de pastizales naturales, ya que influyen directamente en la disponibilidad de agua y de

nutrientes en el suelo. Las áreas que un que reciben menos de 250 mm de precipitación anual se denominan zonas áridas; mientras que, aquellas que reciben entre 250-500 mm son semiáridas. Asimismo, la UNEP (1992) para una estimación más precisa del grado de aridez propone la utilización no sólo de la precipitación promedio anual sino también de la evapotranspiración potencial, a través de este índice de aridez aceptado por la FAO, los pastizales naturales pueden clasificarse en hiperáridos, áridos, semiáridos y subhúmedo-seco. Además, otra característica de estos ecosistemas es que las precipitaciones son muy variables de año en año con un coeficiente de variación anual de más del 30% (Fernández García, 1996).

Los pastizales naturales son ecosistemas terrestres dominados por comunidades vegetales nativas que pueden diferir en su estructura, funcionamiento y composición de especies. Por su gran heterogeneidad, los mismos pueden ser utilizados con objetivos tan disímiles como el pastoreo, la minería o zonas militares. Sin embargo, en la actualidad hay un creciente reconocimiento de su importancia para otros usos tales como la conservación de la vida silvestre, el turismo, la caza, el abastecimiento de bienes y servicios, y la recreación (Grice y Hodgkinson, 2002). No obstante, lo más común es utilizar estos sitios como tierras de pastoreo para la cría de ganado doméstico, estimándose que a nivel mundial los pastizales naturales proporcionan forraje para más de 1800 millones de cabezas de ganado, lo cual representa aproximadamente las tres cuartas partes de los animales domésticos que existen en el mundo (Holechek *et al.*, 1989; Saggari *et al.*, 2009). Sin duda, esto les da un gran valor como generadores de alimentos para la humanidad.

Los pastizales naturales en la Argentina

El territorio nacional de la Argentina abarca aproximadamente 280 millones de hectáreas, y un poco más del 70% de esa superficie se encuentra ocupada por pastizales naturales (Deregibus, 1988). La existencia de los mismos obedece a limitaciones de suelo o clima que hacen imposible la realización de actividades agrícolas. Aún así, en los últimos años muchas hectáreas de pastizales naturales han sido transformadas con fines agrícolas (e.g. cultivo de soja) y/o para la implementación de sistemas de producción intensivos.

Los dos elementos habitualmente usados para explicar la existencia de los distintos tipos de vegetación existente en los pastizales naturales de la Argentina son la

temperatura y la humedad (o aridez). Según Burkart (1975), las isotermas anuales de 20 y 13°C permiten definir los pastizales megatérmicos, mesotérmicos y microtérmicos; mientras que, las isolíneas de la demanda evaporativa de la atmósfera (Thorntwaite, 1942) señalan la existencia de pastizales áridos, semiáridos, subhúmedos y húmedos.

En nuestro país los pastizales naturales se destinan principalmente a la cría de ganado vacuno, y en menor medida a la cría de ovinos y caprinos. Si bien el número de cabezas por rodeo decreció en los últimos años por las sucesivas sequías, los pastizales naturales siguen siendo el eslabón inicial de la cadena de producción de carne vacuna, que constituye una de nuestras principales fuentes de alimento. Además, los animales producidos en estos ecosistemas son los que le han dado prestigio internacional a nuestras carnes. Según Deregibus (1988), el mal manejo del pastoreo es el principal causante de la degradación de dos tercios de los pastizales semiáridos de la Argentina.

El Distrito Fitogeográfico del Caldén, conocido comúnmente como el Caldenal, pertenece a la Provincia del Espinal y es la unidad con fisonomía boscosa dominante más austral del Dominio Chaqueño (Cabrera, 1976). Se extiende desde el centro este de San Luis, abarca el sur de Córdoba, el centro de La Pampa y algunos sectores del SO de Buenos Aires. Se caracteriza por presentar tres estratos de vegetación: uno arbóreo caducifolio y xerófilo, cuya especie dominante es *P. caldenia*, otro arbustivo y un estrato herbáceo compuesto principalmente por gramíneas perennes. Debido a la gran extensión del Caldenal y a que ocupa paisajes con suelos muy diferentes los tipos de bosque que pueden observarse de norte a sur en la región son muy diversos. Poduje (1987) divide al Caldenal por diferencias en las existencias boscosas y en la composición florística en tres regiones: norte, centro y sur. Los bosques de caldén predominan en la región norte y disminuyen la región centro. En la región sur los caldenes son de menor tamaño y se asocian con un gran número de especies arbustivas. Existe un consenso general acerca que en sus orígenes el Caldenal presentaba la fisonomía de una sabana dominada por un abundante estrato herbáceo con especies leñosas dispersas. Asimismo, se considera que los bosques nativos no fueron alterados por los pueblos originarios. Luego de la campaña militar del desierto, llevada a cabo en 1879, muchas áreas fueron desmontadas masivamente con el objetivo básico de abrir el territorio para el aprovechamiento agropecuario (Garbarino, 2008). Los campos se dejaban “limpios”, conservando algunos ejemplares de caldén aislados para darle reparo al ganado (Lasalle y Lluch, 2000). Los

sitios del Caldenal que no sufrieron procesos de desmonte se destinaron, y aún en la actualidad se destinan, a la cría de ganado bovino.

Según Cingolani *et al.* (2008), la biomasa aérea de las gramíneas forrajeras y la cobertura de leñosas está directamente relacionado con la comunidad vegetal y la historia de uso que ha tenido el pastizal natural, y ambas variables permiten definir la condición del mismo (Huss *et al.*, 1986). El mal manejo del pastoreo al que han sido expuestos los pastizales del Caldenal y la disminución en la frecuencia con que ocurrían los fuegos naturales han producido cambios importantes en la vegetación natural y en los suelos, presentado la región un estado avanzado de degradación y desertificación (Busso, 1997). El pastoreo continuo puede considerarse como el principal causante de alterar la composición florística de la vegetación del pastizal provocando el reemplazo de especies perennes de alto valor forrajero por especies de bajo valor forrajero (Moretto y Distel, 1997). Además, el ganado vacuno favorece directa o indirectamente el reclutamiento de nuevos individuos de *P. caldenia* y el desarrollo de especies arbustivas tales como *L. divaricata*, *Condalia microphylla* (piquillín), *Schinus fasciculatus* (molle) y *Geoffroea decorticans* (chañar) y la generación de parches de suelo desnudo (Schlesinger *et al.*, 1990; Distel y Boó, 1995). Así, la estructura actual de las comunidades vegetales del Caldenal se encuentra muy modificada de lo que antiguamente era y las fisonomías resultantes son las de arbustales muy cerrados y/o impenetrables (Dussart *et al.*, 1998; Lerner, 2004).

Las leñosas en los pastizales naturales

La cría de ganado doméstico en los pastizales naturales se basa en la utilización casi exclusiva de la vegetación nativa y particularmente de las gramíneas perennes que son las que sostienen la producción. El mal manejo del pastoreo, basado en el pastoreo continuo y el empleo de altas cargas animales, produce un impacto negativo sobre estos ecosistemas, pudiendo conducir a la degradación de la vegetación causando cambios en la estructura y el funcionamiento de las comunidades vegetales, y la degradación física y química del suelo. Los cambios en las comunidades vegetales constituyen un fenómeno global en la mayoría de los pastizales naturales del mundo, en especial en aquellos constituidos por un estrato continuo de vegetación herbácea y uno discontinuo de especies leñosas. Así, muchas investigaciones han tenido como foco central el reemplazo de especies vegetales en los pastizales naturales de América (Wondzell y Ludwig, 1995),

Australia (Auld, 1990) y África (Cornelius y Schultka, 1997). Uno de los cambios más importantes ocurridos en los pastizales naturales áridos y semiáridos lo determinó el proceso de arbustización caracterizado por el aumento de la abundancia y de la cobertura de las especies leñosas en detrimento de las gramíneas perennes. Las especies leñosas, aunque en menor densidad, han formado parte de las comunidades *climax* de la mayoría de estos pastizales naturales.

Las causas que favorecieron la proliferación de especies leñosas en los pastizales naturales suelen ser difíciles de determinar. En ciertas regiones, el aumento de la concentración de CO₂ en la atmósfera parece ser el factor desencadenante (Archer *et al.*, 1995; Brown y Thorpe, 2008); mientras que, en otras el principal disparador parece ser el alto nivel de herbivoría al que fueron expuestos los pastizales naturales desde la introducción del ganado doméstico (Van Auken, 2000). No obstante, es altamente probable que en la mayoría de las situaciones la interacción entre varios factores, tales como el pastoreo, la sequía, los eventos de lluvia superiores a los promedios históricos, la reducción de la frecuencia de los fuegos naturales, etc., determinen el aumento de la abundancia de las especies leñosas (Grover y Musick, 1990; Archer, 1994).

El fuego es un disturbio natural asociado a la vegetación (Morello y Adamoli, 1974; Bravo *et al.*, 2001; Kunst *et al.*, 2003) que regula el crecimiento de las comunidades vegetales y modela el ecosistema. Los cambios en la composición florística post-fuego y la dominancia de un estrato de vegetación estarán relacionados con la recurrencia del fuego. El pastoreo reduce la acumulación de combustibles finos (pastos), y por lo tanto disminuye la frecuencia de ocurrencia de los fuegos naturales. Largos períodos libres de fuego han resultado en importantes cambios en la estructura de las comunidades vegetales. Así, las plantas leñosas han logrado avanzar sobre los sitios ocupados por las especies herbáceas, especialmente en sitios donde la historia de manejo de los pastizales reflejan elevadas intensidades y frecuencias de pastoreo (Archer *et al.*, 2011).

En algunos casos, el incremento de las especies leñosas en los pastizales naturales se ha reflejado en el aumento de su cobertura y densidad. Mientras que, en algunos sitios dicho aumento se encontró dentro de rangos históricos normales, en otros casos las especies leñosas han llegado a invadir los pastizales naturales rápidamente. Se han encontrado evidencias en pastizales naturales donde la cobertura leñosa se ha

incrementado de tal manera que el área se convirtió en una comunidad con una cobertura de especies leñosas del 95% (Van Auken, 2009). Los efectos de la arbustización sobre los otros componentes del pastizal natural son similares a los ocurridos en sitios geográficamente distantes (Ansley y Castellano, 2006).

En general, el aumento de la densidad de especies leñosas puede cambiar la escala en que se distribuyen los nutrientes en el suelo desde una escala homogénea que corresponde a la distribución de las plantas de gramíneas, a una escala más heterogénea relacionada con la dispersión de los arbustos en el pastizal natural (Schlesinger y Pilmanis, 1998). El agua, los sedimentos, el polvo y los nutrientes tienden a acumularse bajo la canopia de las leñosas debido a los movimientos del viento y del agua. Los espacios libres entre leñosas (desnudos) tienen mayor temperatura y evapotranspiración, menor aporte de materia orgánica, mayor erosión y los suelos de textura fina mayor escurrimiento superficial de agua (Schlesinger *et al.*, 1990). Debajo de la canopia de las leñosas suelen observarse mayores tasas de descomposición de materia orgánica debido a la mayor actividad de la micro y meso fauna del suelo, esto trae aparejado mayores concentraciones de nutrientes en esos sitios en comparación con los espacios abiertos entre leñosas (Bhark y Small, 2003).

Interacción leñosas/gramíneas

Las limitaciones ambientales y la distribución de los recursos son espacial y temporalmente heterogéneas, y esa variabilidad es la que determina, al menos en parte, la combinación de “las formas de vida” (e.g. leñosas/gramíneas) que permiten la utilización más eficiente de los recursos en cada región. Además, las interacciones biológicas modifican el ambiente físico moderando o aumentando las limitaciones ambientales, cumpliendo un papel determinante en la distribución espacial y en la productividad de las especies (Aguar y Sala, 1999). Estas interacciones incluyen una serie de efectos negativos y positivos que ejercen las plantas entre sí de forma simultánea, siendo el efecto neto de una planta sobre otra, el balance de estos aspectos positivos y negativos.

Las especies herbáceas y leñosas pueden coexistir en un equilibrio dinámico cuando los factores climáticos, edáficos y los disturbios (e.g. herbivoría, fuego) interactúan temporalmente de tal manera que ninguna de las formas de vida puede excluir a la otra.

Sin embargo, un cambio de dirección en uno o más de estos factores de control primario puede inclinar la balanza a favor de una forma de vida sobre la otra, y desplazar el sistema, ya sea hacia pastizales abiertos o montes con gran cobertura de especies leñosas. Los factores climáticos y edáficos podrían influir en la tasa y dinámica de estas transiciones en los ecosistemas. Según Jeltsch *et al.* (1996), las principales razones que determinan la coexistencia de las especies leñosas y gramíneas en los pastizales naturales son difíciles de determinar por medio de experimentos de campo a pequeña escala y a corto plazo.

En los pastizales naturales interactúan una amplia serie de factores tales como agua, nutrientes, herbivoría y fuego. El efecto conjunto de estos factores no sólo determina la comunidad vegetal en un sitio sino también el tipo de interacciones que ocurren entre las distintas formas de vida que la integran. La coexistencia de las especies leñosas y herbáceas en pastizales naturales, puede ser consecuencia de la partición de los recursos disponibles (Walter, 1939; Walker y Noy-Meir, 1982; Jeltsch *et al.*, 2000; Ward, 2005; Lehmann *et al.*, 2009).

Las raíces de las especies herbáceas y leñosas pueden ocupar diferentes horizontes así cada tipo de vegetación obtendría sus recursos esenciales como el agua y los nutrientes de diferentes profundidades del suelo (Breshears y Barnes, 1999; Kambatuku *et al.*, 2012). Cuando esto sucede no existe competencia entre ambas formas de vida; por lo tanto, su coexistencia estaría en un equilibrio estable. La hipótesis de separación de nichos (Walker *et al.*, 1981) propone que las gramíneas poseen sistemas radicales finos que exploran densamente los primeros centímetros del perfil del suelo utilizando el agua y los nutrientes allí disponibles. En contraste, las plantas leñosas presentan raíces gruesas que se extienden en profundidad explorando un gran volumen de suelo adquiriendo el agua de los horizontes más profundos del mismo. Así, las leñosas con sus profundos sistemas radicales pueden utilizar fuentes de agua profundas que les permiten sobrevivir a largas sequías en climas áridos; mientras que, la vegetación herbácea depende de pulsos de lluvia que mantienen húmedo el suelo explorado por sus raíces relativamente poco profundas de manera más o menos continua. Generalmente, la separación de nichos entre las profundidades de suelo explorado por las raíces de las distintas especies no suele tener límites estrictos y lo que realmente ocurre es una separación parcial de nichos (Fig. 1).

Varios estudios (Soriano y Sala, 1983; Lee y Lauenroth, 1994; Baldocchi *et al.*, 2004; Nippert y Knapp, 2007) realizados en distintos pastizales naturales del mundo confirmaron esta hipótesis. Peláez *et al.* (1994), si bien corroboraron la hipótesis de Walker *et al.* (1983) para el caso de *P. caldenia*, reportaron que tanto las raíces de dos gramíneas nativas perennes (*Nassella tenuis* y *P. napostaense*) como de *C. microphylla* ocuparon la misma profundidad en el perfil del suelo y compitieron por el agua disponible en ese nivel.

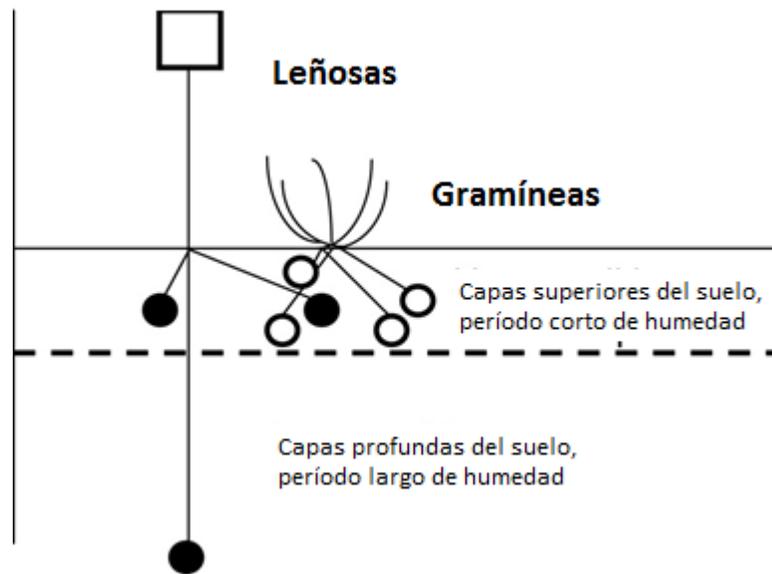


Figura 1. Modelo de separación parcial de nichos (Walker y Noy-Meir, 1982). Los círculos en negro representan las raíces de las leñosas y los círculos abiertos las raíces de las gramíneas.

Las precipitaciones anuales y su distribución influyen en gran medida sobre el predominio de uno u otro tipo de especie en los pastizales naturales. Bajos niveles de precipitación que sólo infiltran unos pocos centímetros en el suelo, suelen favorecer el desarrollo del estrato herbáceo. Estas plantas utilizan rápidamente el agua disponible; por lo tanto, las plántulas de las especies leñosas no podrían establecerse porque en condiciones áridas las gramíneas serían más eficientes en el uso del agua disponible en el suelo a poca profundidad (Scholes y Archer, 1997). Además, la rápida absorción de agua que hace el estrato herbáceo impediría que una parte de la misma infiltre a capas más profundas del suelo para que pueda ser utilizada por leñosas ya establecidas. Según Ward y Ngairorue (2000), la densidad de especies leñosas aumenta a medida que los niveles de lluvia se incrementan porque las gramíneas no alcanzan a absorber toda el

agua disponible. Así, una cantidad cada vez mayor de agua alcanzará las capas profundas del suelo donde las leñosas presentan la mayor proporción de sus raíces y por lo tanto serán más eficientes en el uso del agua allí disponible.

Las características edáficas que influyen sobre el movimiento del agua en el suelo tales como la textura, la estructura, el contenido de materia orgánica, la densidad aparente, la presencia de capas densas y la profundidad efectiva del suelo afectan el equilibrio entre especies leñosas y gramíneas en el ecosistema (Johnson y Tothill, 1985; Knoop y Walker, 1985; Archer, 1995; Barnes y Archer, 1999). Aunque las raíces de muchas especies leñosas logran alcanzar grandes profundidades y/o en ocasiones atraviesan capas densas de suelo, a través de fisuras, para tener acceso a los recursos que allí se encuentran disponibles, parecería poco probable que todas las plantas leñosas de un pastizal obtengan la mayor parte de su agua de estas fuentes profundas. La mayoría de las raíces de las leñosas y de las gramíneas están en los horizontes superiores del suelo porque es allí donde se encuentra la mayor parte del agua y nutrientes disponibles (Jackson *et al.*, 1996). Por lo tanto, es allí donde existen las mayores probabilidades de ocurrencia de competencia entre ambas formas de vida por los recursos disponibles.

Otro aspecto fundamental en la coexistencia de especies leñosas y gramíneas son las estrategias que presentan cada una de ellas en la economía en el uso del agua. Las gramíneas, cuando hay una adecuada disponibilidad de agua en el suelo, transpiran intensamente con altos niveles fotosintéticos produciendo una gran cantidad de biomasa aérea en poco tiempo. Cuando el agua en el suelo comienza a agotarse, las gramíneas reducen su ritmo de crecimiento y comienzan a secarse, hasta que finalmente sus partes aéreas mueren. Por el contrario, las leñosas tienen una estrategia más estable en la economía del uso del agua, ya que en general cuando la disponibilidad hídrica es adecuada sus tasas fotosintéticas y niveles de transpiración son menores. Además, durante sequías muy prolongadas, las especies leñosas mantienen cerrados sus estomas y si el déficit hídrico continúa pueden desprender sus hojas reduciendo al mínimo las pérdidas de agua por transpiración (Walter, 1973).

Cuando los pastizales naturales son utilizados para la cría de ganado doméstico la proporción original de especies leñosas y gramíneas se altera debido al sobrepastoreo. El

sobrepastoreo reduce la capacidad de las gramíneas para absorber el agua proveniente de las lluvias, lo cual permite que quede agua disponible para el establecimiento de plántulas de especies leñosas. Al mismo tiempo, las plantas leñosas adultas, se verán favorecidas ya que una mayor proporción del agua de lluvia alcanzará los horizontes más profundos del suelo donde sus raíces dominan (February y Higgins, 2010). El fuego ha sido, y es, un factor natural clave para regular la proporción leñosas/gramíneas en los pastizales naturales (Scholes y Walker, 1993; Jansen *et al.*, 2010). La ocurrencia periódica de fuego controla la densidad de las especies leñosas al dañar principalmente plántulas y/o individuos jóvenes de estas especies (Peláez *et al.*, 2010). El sobrepastoreo impide la acumulación de combustibles finos ($\varnothing < 3$ mm) provocando que el fuego ocurra con menor frecuencia que la histórica en un determinado sitio. Esto favorece tanto el aumento de la densidad como de la cobertura de las especies leñosas en desmedro de las gramíneas perennes forrajeras (Peláez *et al.*, 2013).

Según Gurevitch *et al.* (2006), las plantas se han adaptado a diferentes condiciones ambientales a través de la evolución fenotípica de características fisiológicas, morfológicas, anatómicas u otros atributos y/o por la evolución de la plasticidad fenotípica. Los organismos evolucionan como consecuencia de la interacción entre patrones internos y del medio externo que los rodea. Los organismos no sólo son capaces de adaptarse al ambiente en el que viven, sino que también pueden modificarlo.

En los inicios de la Ecología, predominaba la idea que los ecosistemas eran direccionados por el conflicto y la necesidad. Se reconocía así a la competencia como la fuerza principal en la estructuración de las comunidades naturales. Sin embargo, bajo este punto de vista los ecólogos interpretaron a la competencia como un proceso que limitaba la coexistencia y la diversidad específica. Por esta razón, surgieron nuevas teorías, que aunque firmemente relacionadas con el principio de exclusión competitiva, constituyeron valiosos intentos para definir y explicar las condiciones en las que se promueve la coexistencia y se mantiene la diversidad de especies (Barbour, 1996).

Diversos estudios de comunidades vegetales enfatizaron la importancia de los procesos negativos y los factores abióticos (e.g. competencia, depredación, disturbios, estrés) sobre la estructura de las mismas (Fowler, 1986; Bengtsson *et al.*, 1994). Sin embargo, estudios recientes han puesto de manifiesto el valor de incorporar las

interacciones positivas (e.g. facilitación) en las teorías y modelos relacionados con la ecología de poblaciones y comunidades para explicar los fenómenos evolutivos de las distintas formas de vida (Callaway, 1995 y 1997; Belsky *et al.*, 1994; Bruno *et al.*, 2003; Brooker *et al.*, 2008). La existencia de facilitación sobre el *fitness* individual, la distribución de poblaciones y tasas de crecimiento, la productividad, la composición de especies, la biodiversidad y la dinámica de comunidades a escala de paisaje fueron comprobadas en una gran variedad de hábitats (Jones *et al.*, 1997; Stachowicz, 2001).

Los modelos ecológicos tradicionales se basan en la competencia de las plantas por los recursos limitantes (e.g. agua, nutrientes, luz, espacio y/o polinizadores) que existen en el ecosistema dificultando la interpretación de los mecanismos que promueven la coexistencia a través de la separación de nichos. Se ha propuesto que la coexistencia debería estar asociada a procesos como la separación espacial inter-específica. No obstante, los efectos de la facilitación difieren mucho de los efectos competitivos. Un individuo vecino puede brindar beneficios directos, tales como sombra, temperatura y humedad favorables, mayor disponibilidad de nutrientes, etc. o indirectos tales como eliminación de competidores, disuasión de predadores, micro-organismos del suelo asociados, etc. (Callaway, 1995). Bertness y Callaway (1994), sugieren que la modificación “favorable” de factores potencialmente limitantes por la presencia de una planta vecina, no es un fenómeno que ocurre sólo en ciertas comunidades sino que es algo generalizado.

Actualmente, existen teorías que explican la coexistencia de plantas de distintas especies vegetales en una comunidad en el contexto de la competencia interespecífica por recursos limitados; mientras que, otras teorías lo hacen sobre la base de las interacciones positivas (Callaway y Pugnaire, 1999). Sin embargo, las interacciones negativas y positivas no son mutuamente excluyentes; más aún; pueden ocurrir en forma simultánea afectando diferentes variables y cambiando según la escala espacio-temporal y el momento en el ciclo de vida de las plantas. Así, el efecto neto de una planta sobre otra estará determinado por el balance de diferentes mecanismos en determinadas condiciones físicas y bióticas (Armas y Pugnaire, 2005).

Los ecólogos utilizan el término estrés para describir las circunstancias abióticas que afectan negativamente a las especies y a las comunidades vegetales. Según Weiher

(2004), existen dos aspectos a considerar en el concepto ecológico de estrés. En primer lugar, estrés es el nivel de un factor ambiental que reduce la tasa de producción de biomasa de una planta por debajo de su nivel óptimo o potencial. Las limitaciones en la disponibilidad de recursos y las condiciones ambientales sub-óptimas son formas de estrés. Por lo tanto, puede suponerse que la mayoría de los individuos de todas las especies estén sometidos a este tipo de estrés casi todo el tiempo. En segundo lugar, es probable que un estrés mínimo no reduzca la productividad ni afecte la distribución de las plantas y sus abundancias relativas, lo cual se debería a que las plantas están adaptadas a sobrevivir y reproducirse dentro de ciertos rangos de disponibilidad de recursos y bajo determinadas condiciones climáticas. Un estrés es importante, cuando es lo suficientemente severo o prolongado como para limitar la presencia o alterar la abundancia relativa de las especies en una comunidad.

Definir y entender los efectos del estrés es útil para predecir la intensidad e importancia de las interacciones planta-planta a lo largo de gradientes ambientales y por ende para estimar la importancia relativa de los factores que estructuran las comunidades vegetales (Lortie y Callaway, 2006). La hipótesis del gradiente de estrés es un modelo conceptual que describe la relación entre el efecto de las interacciones vegetales y el grado de estrés abiótico. Según el modelo, las interacciones de facilitación y competencia varían inversamente a lo largo del gradiente de estrés abiótico. Así, la existencia de las interacciones de facilitación sería más común bajo condiciones abióticas de mayor estrés que bajo condiciones abióticas de menor estrés (Maestre *et al.*, 2005). Distintos autores (Kikvidze, 1993; Bertness y Hacker, 1994; Kikvidze, 1996; Brooker y Callaghan, 1998; Callaway *et al.*, 2002; Tirado y Pugnaire, 2005) adhieren a este modelo. Sin embargo, Maestre y Cortina (2004) y Anthelme *et al.* (2007), encontraron que existen niveles de estrés elevados en los que la competencia tuvo mayor importancia que las interacciones positivas.

La teoría de los gradientes opuestos propone que una mejora en la disponibilidad de un factor por lo general se asocia a una reducción en la disponibilidad de otro factor. El agua, especialmente en los ambientes áridos y semiáridos, y la luz son dos recursos esenciales para la vida vegetal. En los sitios sombreados generados por la cobertura aérea de las leñosas, si bien existe comparativamente más humedad que en los sitios sin vegetación, el crecimiento del estrato herbáceo puede ser limitado por la restricción de luz

solar. En cambio, en los sitios sin cobertura aérea de las leñosas el factor limitante es el agua disponible y no la luz solar incidente. Entre estos extremos pueden aparecer sitios intermedios en los que el conflicto disponibilidad/requerimiento de luz y agua puede verse minimizado. Según Retana *et al.* (1994) y Gómez (2004), en estos sitios las especies leñosas pueden generar microambientes con diferente disponibilidad de recursos que favorecen la supervivencia y el crecimiento de los componentes del estrato herbáceo.

Al margen de las discrepancias encontradas en la literatura sobre el tema, es evidente que las interacciones positivas y negativas varían según la especie, de la intensidad del estrés y de las interacciones indirectas (Callaway y Walker, 1997; Kunstler *et al.*, 2006; Valladares *et al.*, 2008; Maestre *et al.*, 2009). Ambos tipos de interacciones suelen tener lugar de forma simultánea, siendo el balance entre unas y otras crítico para la organización de las comunidades (Miriti, 2006). Así también la variación en el signo de las interacciones puede depender de las variables medidas, el momento fenológico y/o las especies que interactúan (Brooker *et al.*, 2007). Para simplificar el estudio de las interacciones generalmente se toma un número acotado de individuos pese a que en los ecosistemas naturales muchos individuos interactúan entre sí al mismo tiempo, generando diferentes tipos de interacciones. Entonces las gramíneas pueden tener efectos sobre las especies leñosas y las leñosas pueden tener algún efecto sobre las gramíneas, estos efectos pueden ser positivos o negativos y en ocasiones puede ocurrir que no exista ningún tipo de efecto.

Influencia de las leñosas en el crecimiento aéreo de las gramíneas

El crecimiento aéreo de una planta puede ser descrito a partir de los procesos que determinan la expansión de sus tejidos. En las gramíneas la producción y pérdida de biomasa aérea ocurre en forma simultánea, como consecuencia de los procesos de crecimiento y senescencia, constituyendo un proceso dinámico (Hodgson *et al.*, 1981). Por ello, el registro de la aparición, expansión y senescencia foliar a nivel de las macollas brinda información básica para comprender la dinámica del crecimiento aéreo de las gramíneas perennes. 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 que contribuyen al desarrollo de la superficie fotosintética y determinan la producción potencial de las gramíneas perennes

(Anslow, 1966; Fitter y Hay, 1983; Murphy y Briske, 1992; Becker *et al.*, 1997). Los mismos están determinados genéticamente; sin embargo, son controlados por la disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo, la temperatura y la luz incidente (Cox *et al.*, 1992).

Las especies leñosas tienden a aumentar la heterogeneidad espacial en las comunidades de pastizales naturales. La presencia de estas especies genera cambios en las condiciones climáticas y edáficas en los sitios bajo su influencia; por lo tanto, pueden tener efectos marcados sobre el crecimiento de las gramíneas perennes que crecen debajo de su canopia (Belsky *et al.*, 1994; Callaway, 1995; Scholes y Archer, 1997). La canopia de las leñosas reduce la radiación solar directa e indirecta entre el 25 y 90 % (Belsky *et al.*, 1989., Jackson *et al.*, 1990). No obstante, la cantidad de radiación solar que les llega a las gramíneas que crecen debajo de la cubierta de las leñosas puede ser suficiente para que alcancen altas tasas de fotosíntesis, siempre que los porcentajes de intercepción de luz no sean elevados (Mordelet y Menaut, 1995).

La cobertura de las especies leñosas contribuye a amortiguar las condiciones climáticas adversas mediante la modificación del microclima. En los momentos de mayor insolación en la estación cálida, la temperatura debajo de las especies leñosas suelen ser menores que las que se registran en los espacios abiertos y en las estaciones frías sucede lo contrario (Belsky *et al.*, 1989 Buschiazzo *et al.*, 2004). El escurrimiento del agua de lluvia a través del fuste de las especies leñosas que permite concentrar humedad en sus bases (Pressland, 1973; Thurow *et al.*, 1987) y el agua incorporada a los horizontes superiores del suelo por medio del levantamiento hidráulico que pueden realizar las raíces profundas de algunas especies leñosas (Schulze *et al.*, 1998; Ludwig *et al.*, 2003) contribuirían a mejorar el contenido hídrico del suelo en los sitios bajo su influencia. Las relaciones hídricas de las plantas que crecen bajo la influencia de las especies leñosas con frecuencia son más favorables que aquellas de las plantas que crecen en los espacios abiertos. Esto se debería a que debajo de estas especies la temperatura del suelo y del aire son menores, la humedad del aire es mayor y la velocidad del viento disminuye. En consecuencia, las pérdidas por evapotranspiración de la plantas que crecen bajo la canopia de las especies leñosas son menores que en los espacios abiertos (Larcher, 1983). Asimismo, muchos estudios demostraron que debajo de las especies leñosas se generan condiciones edáficas de mayor fertilidad. El enriquecimiento de

nutrientes, en relación con sitios abiertos, se ha encontrado árboles y arbustos en las sabanas africanas, asiáticas y en pastizales naturales de la región central semiárida templada de Argentina (Weltzin y Coughenhour 1990, Belsky 1994; Belsky *et al.*, 1989; Ludwig *et al.*, 2004; Holdo, Mack y Arnold, 2012; Buschiazzo *et al.*, 2004). En consecuencia, las condiciones microambientales que se generan en el área de influencia de las especies leñosas podrían favorecer el crecimiento aéreo de las gramíneas perennes.

Influencia de las leñosas en la producción de biomasa y calidad de las gramíneas

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 (McNaughton *et al.*, 1989). La información disponible sobre la producción de las especies forrajeras se refiere principalmente a la cuantificación de la acumulación neta de forraje y a su distribución estacional (Mazzanti y Arosteguy, 1985; Mazzanti *et al.*, 1992). Distintas investigaciones han demostrado que las especies que integran los pastizales naturales, han evolucionado dentro de un complejo régimen de múltiples disturbios y el efecto neto de todas estas interacciones ha determinado en última instancia, la habilidad competitiva relativa de cada especie y su productividad (Collins, 1987).

Debido a su pronunciada variación espacial y temporal, la precipitación es la principal variable que se ha utilizado para demostrar la variación en la producción en zonas áridas y semiáridas de distintas regiones del mundo (Rutherford, 1980; Le Houérou *et al.*, 1988; Sala *et al.*, 1988). A escala de paisaje, la producción puede estar influenciada por factores edáficos que afectan la capacidad de retención de agua del suelo y la disponibilidad de nutrientes (Incoloro y Lanza, 1982; Paruelo *et al.*, 1999). Pueden existir varios factores que contribuyen con esto. Así, por ejemplo, debajo de las especies leñosas suele acumularse mayor cantidad de semillas que en los espacios abiertos entre ellas (Reichman, 1984; Salas, 1994), las condiciones de establecimiento de nuevos individuos debajo de la canopia de las leñosas suelen ser más favorables debido a la acumulación de materia orgánica que incrementa la disponibilidad de nutrientes (Callaway *et al.*, 1991; Belsky, 1994) y con frecuencia existe una mayor disponibilidad de agua en el suelo (Jordan y Nobel, 1979). Al mismo tiempo, las leñosas pueden tener efectos negativos sobre la producción de las plantas herbáceas que crecen en su área de influencia ya que pueden reducir la disponibilidad de recursos (e.g. nutrientes) para las

mismas (Aguiar y Sala, 1994). El sombreado de la canopia de las leñosas puede tener efectos tanto positivos como negativos sobre las especies herbáceas. Debajo de la canopia puede haber una reducción de la disponibilidad de luz que limite la producción de biomasa aérea de las especies herbáceas, pero las temperaturas más bajas que se registran debajo de la canopia determina un mejor estado hídrico de las especies herbáceas contribuyendo a aumentar el crecimiento y/o producción de las mismas (Anderson *et al.*, 2001; Belsky, 1994). Estos efectos, positivos o negativos, están condicionados por el medio ambiente (Callaway *et al.*, 1996) y es altamente probable que sean específicos de cada especie de leñosa (Callaway, 1998).

La determinación de la calidad nutricional de las especies forrajeras, es de gran utilidad en los sistemas de producción animal, ya que junto a la cantidad de forraje disponible, nos permitirán estimar la performance de los animales. De acuerdo a la bibliografía el principal parámetro que define la calidad del forraje es la digestibilidad de la materia seca. Independientemente de la metodología utilizada para evaluar la calidad, se considera que un forraje tiene alta calidad cuando tiene aproximadamente 70% de digestibilidad *in vitro* de la materia seca, menos de 50% de fibra detergente neutra y más de 15% de proteína bruta (Mc. Donald 1981; Bondy 1988). Según algunos autores la calidad es una propiedad del forraje, para otros es el resultado de la respuesta de las plantas al ambiente y/o al manejo.

Algunos estudios realizados (Treydte *et al.*, 2007; Ludwig, 2004; Kroon y Prins, 2008) muestran los efectos positivos de las especies leñosas en el contenido de nutrientes y su influencia en la digestibilidad de las gramíneas que crecen bajo su área de influencia. Por lo tanto, concluyen que una pérdida de especies leñosas en el paisaje tendría consecuencias negativas para las poblaciones de ungulados silvestres.

El aumento de la calidad de las especies forrajeras, en el área de influencia de las especies leñosas en pastizales naturales, puede ser causado por una variedad de diferentes efectos ya que las leñosas influyen en la disponibilidad de los principales recursos utilizados por las mismas. Las leñosas reducen la disponibilidad de luz a través de la canopia, a menudo aumentan las concentraciones de nutrientes en el suelo, y compiten con los pastos por los recursos que se encuentran en el suelo, especialmente agua (Belsky, 1994; Scholes y Archer, 1997; Anderson *et al.*, 2001). El sombreado del

suelo puede aumentar la calidad del forraje. Sin embargo, probablemente el efecto más importante es la mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo debajo de la canopia de las plantas leñosas. Así, mayores concentraciones de nutrientes en el suelo aumentan las concentraciones de nutrientes en las plantas y mejoran la calidad del forraje (Cruz *et al.*, 1999).

Belsky (1992) y Jacscon y Ash (1998) reportaron que la calidad de las especies forrajeras debajo de la canopia de individuos de los géneros *Acacia* y *Eucalyptus* fue mayor que en los espacios abiertos, respectivamente. En pastizales naturales en los cuales la fertilidad del suelo es baja, limitando la producción de biomasa y la calidad forrajera de las gramíneas, la existencia de un “parche” con pastos de alto contenido de nutrientes creado en el área de influencia de las especies leñosas puede constituir un importante recurso forrajero para los ungulados (Luken y Fonda, 1983; Oriente, 1984; Ludwig, 2001).

Influencia de las leñosas sobre las condiciones microedáficas

La mayoría de los pastizales naturales se caracteriza por un alto grado de heterogeneidad estructural (Scholes y Archer, 1997). La cubierta de la canopia de las especies leñosas son la principal causante a pequeña escala de esta heterogeneidad, que a su vez ejerce algún efecto sobre muchos de los procesos biofísicos que pueden ocurrir por debajo y por encima de la superficie del suelo (Sankaran, Ratnam y Hanan, 2004; Brudvig y Asbjornsen, 2009). Por ejemplo, debajo de la canopia de las leñosas la radiación solar y la temperatura disminuyen; mientras que, la concentración de nutrientes y la disponibilidad de agua son mayores. En consecuencia, como se mencionara antes, los cambios microambientales generados por la presencia de las especies leñosas podrían tener efectos sobre el crecimiento, la producción, la distribución de especies y la calidad forrajera de las plantas que crecen debajo de su canopia en comparación con las que crecen en los espacios abiertos (Belsky *et al.*, 1989; Vetaas, 1992; Brudvig y Asbjornsen, 2009).

El efecto de las especies leñosas sobre las propiedades del suelo se atribuye generalmente a los aportes de materia orgánica de la hojarasca en el otoño y de los nutrientes incorporados a través de eventos de precipitación y lavado de su follaje. La combinación de presencia y ausencia de especies leñosas en los pastizales provoca

desigualdades en la radiación incidente, en la efectividad de las precipitaciones, y en la cantidad y calidad de la deposición de la broza tanto por encima como por debajo de la superficie del suelo (Tiedemann y Klemmedson 1986; Belsky *et al.*, 1989; Buschiazio *et al.*, 2004; Lopez-Pintor *et al.*, 2006; Holdo y Marck 2014). Es así que la presencia de las especies leñosas en un sitio puede tener un marcado efecto sobre las propiedades físicas y químicas de los suelos. Esta heterogeneidad espacial en el medio abiótico y biótico puede también afectar a otras especies del pastizal que se encuentran a su alrededor (Scholes y Archer, 1997).

La densidad aparente del suelo es un buen indicador de propiedades importantes del suelo tales como la compactación, porosidad, grado de aireación y capacidad de infiltración, las cuales condicionan la circulación del agua y aire en el suelo afectando la emergencia, el desarrollo temprano de raíces y/o el establecimiento de las plantas. En general, debajo de la cobertura de las especies leñosas la densidad aparente del suelo es menor que en los espacios abiertos lo que da como resultado en un aumento de la calidad física del suelo en relación con los espacios entre leñosas (Jackson *et al.*, 1990; Frost y Edinger, 1991; Dahlgren *et al.*, 1997, 2003). En los ecosistemas naturales la densidad aparente del suelo puede determinar el número y la variedad de las especies vegetales y los organismos del suelo (Alameda, 2010).

Las especies leñosas también pueden afectar a la disponibilidad de nutrientes en el suelo al competir con el estrato herbáceo (Knoop y Walker, 1985; Riginos, 2009), a las variables (e.g. humedad y temperatura del suelo) que influyen en las tasas de descomposición debido a la captación de partículas de polvo por su follaje y a la lixiviación (Belsky *et al.*, 1989 y 1993). Asimismo, las leñosas pueden redistribuir los nutrientes y el agua en el perfil del suelo mediante el fenómeno de ascenso hidráulico (Schulze *et al.*, 1998; Ludwig *et al.*, 2003). La canopia de las leñosas puede interceptar parte del agua de lluvia; por lo tanto, una fracción sustancial de esa agua puede perderse por evaporación antes de alcanzar la superficie del suelo, en especial durante los pequeños eventos de precipitación (Rodríguez-Iturbe *et al.*, 1999). Sin embargo, los efectos de las leñosas sobre la humedad del suelo aún no han sido definidos por completo (Belsky *et al.*, 1993; Belsky y Canham, 1994).

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en un establecimiento ganadero típico del sur del Caldenal perteneciente a la familia Cepeda. El mismo está ubicado en el sudeste de la provincia de La Pampa (38° 45'S; 63° 45'O) 35 km al norte de la localidad de La Adela. El sitio de estudio tiene una superficie de casi 20 ha, no se quemó en los últimos 25 años y se encuentra clausurado al pastoreo con animales domésticos desde 1982 (Figs. 2 y 3). Los trabajos de campo se realizaron entre 2011 y 2013.

Las características generales de la vegetación, del clima y del suelo de la región en la se halla el sitio de estudio han sido descriptas por INTA *et al.* (1980).

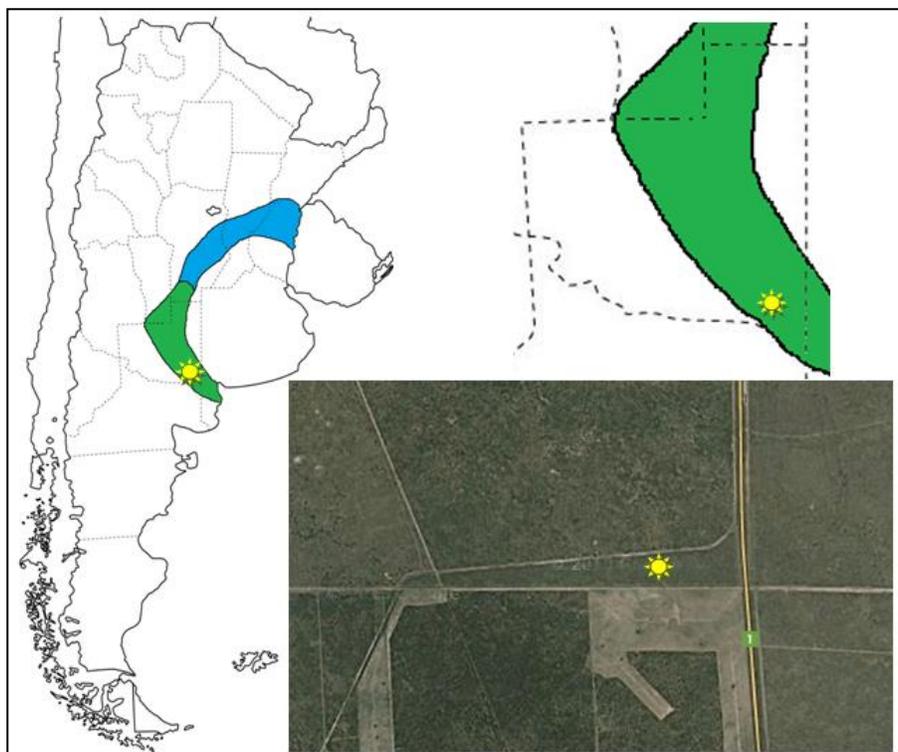


Figura 2. Ubicación geográfica del sitio de estudio localizado en el Sudeste de la provincia de La Pampa, Departamento de Caleu-Caleu, al margen de la Ruta provincial N°1 (38° 45'S; 63° 45'O).



Figura 3. Vista del sitio de estudio, junio del 2011. Año con precipitaciones por debajo de lo normal.

Clima

El clima de la región es templado semiárido. El promedio anual de temperatura es de 15 °C. La temperatura media del mes más cálido (enero) es de 24 °C y la del mes más frío (junio) es de 7 °C. El promedio anual de precipitaciones es de aproximadamente 400 mm, la evapotranspiración potencial es de 800 mm y el mayor déficit hídrico ocurre en el verano.

Suelo

El suelo de la región es un Calciustoll (USDA, 1975) de textura media a gruesa, bien drenado y con un horizonte petrocálcico a una profundidad promedio de 50 cm. Según Villamil *et al.* (1997) se caracteriza por presentar un horizonte superficial A1 (0-23 cm) mullido, relativamente espeso y bien estructurado en bloques subangulares, medios y finos, moderados a débiles, de consistencia blanda en seco y friable en húmedo. Presentan elevada porosidad total y reducida impedancia mecánica. La estabilidad de los agregados es relativamente alta si se tienen en cuenta las características intrínsecas de los materiales constituyentes (bajo tenor de arcilla y de materia orgánica). Por su génesis,

se trata de una estructura construida conformada por *peds* irregulares, porosa, aireada y relativamente estable, que refleja la acción mecánica de un sistema radical abundante, vigoroso y de distribución homogénea en todo el horizonte. Se observa un incremento de la fracción arcilla en los horizontes subsuperficiales C1 (23-42 cm) y 2Ck2 (42-56 cm). En todo el perfil del suelo la cantidad de caliza activa es elevada debido a un retardo en la lixiviación de los carbonatos producto de las condiciones de déficit hídrico propias de la región.

Vegetación

Las características que presenta la vegetación de la región es la de un arbustal bajo y abierto. Las especies leñosas dominantes son *Prosopis caldenia.*, *Prosopis flexuosa*, *Larrea divaricata*, *Condalia microphylla* y *Chuquiraga erinacea*. La vegetación herbácea está compuesta principalmente por *Piptochaetium napostaense* y *Nassella tenuis*, dos gramíneas perennes de ciclo otoño-invierno-primaveral y de reconocido valor forrajero (Distel y Peláez, 1985). Otras gramíneas perennes valiosas comunes en el sitio son *Nassella clarazii* y *Poa ligularis*. Además, existe un grupo numeroso de gramíneas perennes sin valor forrajero tales como *Stipa gynerioides*, *Pappostipa speciosa*, *Nassella tenuissima* y *Nassella trichotoma*. Entre las especies anuales se destaca la presencia, en micrositios con cierto grado de degradación y en años con abundantes precipitaciones, de *Medicago minima* y *Erodium cicutarium* (Peláez *et al.*, 1995).

Descripción de las especies estudiadas

Las gramíneas seleccionadas para este estudio fueron *N. clarazii* y *P. napostaense* dos gramíneas perennes altamente preferidas por el ganado vacuno (Pisani *et al.*, 2000); mientras que, las especies leñosas, *P. caldenia* y *L. divaricata*, fueron elegidas porque poseen características morfo-fisiológicas distintas las cuales pueden incidir diferencialmente sobre las gramíneas perennes.

- *Nassella clarazii* (Phil.) Barkworth (Sin. *Stipa clarazii*)

Nombre vulgar: flechilla grande

Es una gramínea perenne, cespitosa y macollas intravaginales. Las hojas presentan vainas de margen ciliado y lígula membranácea obtusa. Las láminas son lineares, planas de prefoliación arrollada, la cara superior pilosa y la cara inferior pubescente o sin pelos. Los tallos son erectos de 30–80 cm de altura, con 2–3 nudos castaño claros, no están

cubiertos por las vainas y son glabros. Las inflorescencias son panojas erectas, laxas y paucifloras. Las glumas son linear-lanceoladas, largamente atenuadas en el ápice en una pseudo-arista, hialinas, purpurescentes y sin pelos. Los frutos son un cariopse castaño de 6-7 mm de largo. Es de ciclo invernal, tiene su mayor crecimiento en primavera aunque su follaje permanece verde hasta el verano si las precipitaciones ocurren durante esta época. Florece de septiembre a octubre y sus semillas maduran en diciembre. Posee un alto valor forrajero.

- *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hack.

Nombre vulgar: flechilla negra

Es una gramínea cespitosa perenne. Sus hojas presentan vainas sin pelos, lígula membranácea truncada hasta de 1 mm con pelos a los costados y láminas sin pelos. Sus cañas floríferas comúnmente alcanzan los 60-80 cm de altura. La inflorescencia está constituida por una panoja laxa, de 10 a 24 cm. Las glumas son lanceoladas y los antecios alargados con arista de 7 a 10,5 cm, finamente pubescente. El fruto es un cariopse cilíndrico castaño oscuro o casi negro. Es una gramínea invernal que florece a principios de octubre y sus semillas maduran hacia fines de noviembre. Prefiere suelos arenosos (o arcillosos que tengan humedad disponible), y abunda en planicies y pendientes extendidas con suelos franco-arenosos. Poseen un buen valor forrajero con buena preferencia por el ganado.

- *Prosopis caldenia* Burk.

Nombre vulgar: caldén

Dicotiledónea de la familia de las leguminosas, subfamilia mimosoideas. Árbol de porte mediano, que puede alcanzar los 11 o 12 m de altura, por lo general desarrolla porte arbóreo en suelos profundos y porte arbustivo en suelos de escasa profundidad. Su tronco es corto de 1,5 m de ancho y copa de gran desarrollo, con abundantes ramificaciones tortuosas. Las hojas son alternas, compuestas, bipinnadas, con folíolos opuestos de número variable, de color verde oscuro, borde liso y unos 6 mm de largo, son caducas, brotando generalmente después de la floración. Las flores son hermafroditas, dispuestas en racimos, siendo de color amarillo levemente anaranjado. Los frutos son vainas amarillo anaranjado helicoidales indehiscentes que contienen las semillas. Los

frutos maduran en diciembre o enero y son altamente apetecidos por el ganado por su sabor dulzón.

- *Larrea divaricata* Cav.

Nombre vulgar: jarilla hembra o jarilla

Dicotiledónea de la familia zigofiláceas. Es un arbusto de hasta 3 m de altura, ramoso, generalmente con aspecto de cono invertido. Sus hojas son resinosas, de 6 a 12 mm, persistentes, con dos lóbulos lanceolados divergentes, agudos, pubescentes y con un mucrón. Sus flores son amarillas y solitarias. El fruto es una cápsula con abundante pilosidad, blanca, que se separa en 5 partes indehiscentes. Florece en primavera, aunque puede volver a hacerlo en otoño. En situaciones extremas puede ser ramoneada por el ganado ovino.

Influencia de las leñosas en el crecimiento aéreo de las gramíneas

En el sitio de estudio, se seleccionaron al azar seis plantas de *L. divaricata* (follaje perennifolio) y de *P. caldenia* de porte arbustivo (follaje caducifolio). Luego, se marcaron al azar y en forma permanente plantas de *P. napostaense* (n=6) y de *N. clarazii* (n=6) debajo de la canopia (cerca de la base de c/ individuo) y en el espacio abierto entre la canopia de los individuos seleccionados de cada especie leñosa a 2 m del borde de la canopia (Fig. 4). En cada planta de *P. napostaense* y de *N. clarazii*, se identificaron al azar seis macollas (3 en el centro y 3 en la periferia) con anillos colocados en sus bases.

El crecimiento aéreo de las macollas de *P. napostaense* y *N. clarazii* se determinó en 2011 y 2012 sobre las mismas plantas, durante los meses de crecimiento activo de estas especies (abril a diciembre), registrando la altura, el número de hojas verdes, la longitud de láminas verdes y la longitud del pseudo-tallo/tallo más vainas verdes. La longitud total verde se calculó como la suma de las dos últimas longitudes mencionadas. Las mediciones se realizaron con una regla al milímetro más cercano y se repitieron cada 20-30 días según la época del año hasta la senescencia de la mayoría de las macollas. Antes de cada ciclo de medición, las plantas de gramíneas seleccionadas fueron defoliadas a nivel del suelo (2 cm). Se consideró que una hoja había emergido cuando tenía al menos 5 mm de lámina verde expuesta. La altura de una macolla se midió desde el nivel del suelo hasta el ápice de la lámina más larga. La longitud verde de cada lámina se midió desde la lígula hasta la parte verde más alejada de la misma. La longitud del

pseudo-tallo/tallo más vainas verdes se midió desde la parte verde de estos tejidos más cercana al suelo hasta el punto de origen de una nueva hoja. Cuando existieron inflorescencias la porción verde de las mismas se incluyó en la medición.

La tasa relativa de crecimiento de la longitud total verde se calculó de acuerdo a la fórmula de Hilbert *et al.* (1981):

$$TRC = (\ln x_2 - \ln x_1) / (t_2 - t_1)$$

dónde x_1 es el valor medio de un parámetro dado en una planta en un tiempo t_1 y x_2 es el valor del mismo parámetro en un tiempo t_2 .

Los datos obtenidos fueron analizados de manera separada entre años, como un ANOVA siguiendo un diseño experimental de parcelas divididas, en el que cada especie leñosa fue una parcela, cada sitio de influencia de la canopia de la especie leñosa (debajo y sitios abiertos) constituyó una subparcela y cada fecha de muestreo fue una sub-subparcela para cada gramínea y año separadamente. Previo a la realización de los análisis estadísticos los datos obtenidos fueron transformados usando logaritmo ($x+1$) en el caso del número de hojas verdes, longitud de pseudo-tallo/tallo más vainas verdes, longitud de láminas verdes y longitud verde total, y raíz cuadrada de ($x+1$) en el de la altura para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Cuando se hallaron diferencias significativas las medias se compararon usando la prueba de LSD Fisher (Snedecor y Cochran 1980). Los datos provenientes de las macollas centrales y de las periféricas fueron agrupados para el análisis de varianza.

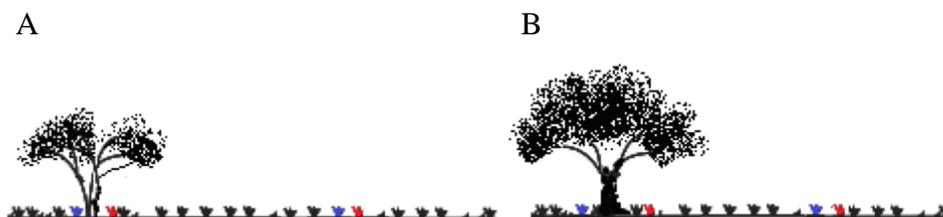


Figura 4. Diagrama de muestreo de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* ubicadas debajo de la canopia de *L. divaricata* (A) y *P. caldenia* (B) y en los espacios abiertos entre individuos de ambas especies leñosas.

Influencia de las leñosas en la producción de biomasa y calidad de las gramíneas

En el sitio de estudio se seleccionaron al azar cinco individuos de *P. caldenia* y de *L. divaricata*. En el área de influencia, de cada individuo de cada especie leñosa, se ubicaron dos sitios: a) debajo de la canopia (cerca de la base de c/ individuo) y b) en el espacio abierto entre la canopia de individuos vecinos. En cada uno de esos sitios, se ubicó una parcela circular (0,80 m²). A la misma se le realizó un corte de limpieza al final del ciclo anual de crecimiento de las gramíneas perennes forrajeras estudiadas (Distel, 1987). Luego, la parcela fue cortada al final del período de crecimiento reproductivo de las gramíneas perennes nativas en cada ciclo anual de crecimiento: 14/12/2011, 4/12/2012 y 10/12/2013. Los cortes se realizaron a nivel de la superficie del suelo dejando un remanente de 2 cm aproximadamente. El material obtenido en cada corte fue separado en el campo en las siguientes categorías: a) *P. napostaense*; b) *N. clarazii*. El material recolectado fue secado en estufa a 60 °C hasta peso constante y pesado para obtener la producción de biomasa aérea de cada categoría en cada sitio y en cada fecha de corte.

Asimismo, en el ciclo de crecimiento 2012, se evaluó el efecto de la influencia de *P. caldenia* y *L. divaricata* sobre la calidad forrajera de *P. napostaense* y *N. clarazii* al final del período de crecimiento vegetativo y al final del período de crecimiento reproductivo. Para ello, en cada una de las parcelas establecidas para determinar la producción de biomasa aérea, se cortaron cinco plantas de cada gramínea perenne estudiada. El material obtenido se secó en estufa (60 °C), se molió en un molino Wiley usando un tamiz de 2 mm y se analizó para determinar proteína bruta, fibra detergente neutra, fibra detergente ácida, lignina y digestibilidad in vitro (A.O.A.C., 1990; Goering y Van Soest, 1970).

Los datos de biomas aérea y calidad de *P. napostaense* y *N. clarazii* fueron analizados siguiendo un diseño experimental de parcela dividida en el que cada planta de *P. caldenia* y *L. divaricata* correspondió a una parcela y cada sitio de influencia (debajo de la canopia y espacio abierto) a una sub-parcela. Las comparaciones entre medias se realizaron mediante la utilización del test de LSD Fisher (Snedecor y Cochran, 1980). Los datos obtenidos fueron separados y analizados por año.

Influencia de las leñosas sobre las condiciones microedáficas

En el sitio de estudio se seleccionaron al azar seis plantas de *P. caldenia* y de *L. divaricata*. Debajo de la canopia de cada una y en los espacios abiertos entre ellas se determinó el contenido hídrico del suelo entre 0 y 20 cm de profundidad, y se registró la temperatura del suelo a 5 cm de profundidad. Las muestras de suelo se extrajeron con un barreno (\emptyset 2,5 cm) y el contenido hídrico se determinó por gravimetría. La temperatura del suelo se registró, entre mediodía y las 03:00 pm, usando termocuplas de cobre/constantan conectadas a un microvoltímetro Wescor HR-33T. Las fechas de muestreo fueron coincidentes con los fechas de muestreo del crecimiento aéreo de las macollas de *P. napostaense* y *N. clarazii*.

Al final del ciclo de crecimiento 2012 de las especies leñosas, se determinaron la densidad aparente y la fertilidad química del suelo debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* y en los espacios abiertos entre individuos de ambas especies. Para determinar la densidad aparente, en cada micrositio de estudio establecido, se tomaron cinco muestras de suelo con un cilindro de acero con borde biselado de 100 cm³. Los cilindros con las muestras de suelo se llevaron a estufa a 105 °C hasta peso constante. La densidad aparente se obtuvo usando la fórmula de Schlichting *et al.* (1995). Paralelamente, en cada micrositio de estudio establecido, se tomaron seis muestras de suelo entre 0 y 20 cm de profundidad para determinar el contenido de materia orgánica con el método de Walkley y Black (1934), el contenido de nitrógeno total con el método de semi-micro Kjeldhal (Bremner y Mulvaney, 1982), el contenido de fósforo con el método de Bray y Kurtz (1945) y el pH (phachímetro)

Los datos obtenidos fueron analizados con un ANOVA siguiendo un diseño experimental de parcela dividida en el que cada planta de *P. caldenia* y *L. divaricata* fue una parcela y cada sitio de influencia (debajo de la canopia y espacio abierto) constituyó una sub-parcela. Las comparaciones entre medias se realizaron usando el test de LSD Fisher (Snedecor y Cochran, 1980). Para el caso de las temperaturas y el contenido hídrico del suelo, el análisis cada fecha fue analizada separadamente.

RESULTADOS

Influencia de las leñosas en el crecimiento aéreo de las gramíneas

Independientemente del período de estudio considerado, sólo se observaron diferencias significativas ($p < 0,05$) circunstanciales en el número de hojas verdes entre las macollas de las plantas de *P. napostaense* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata*, y las macollas de aquellas que lo hicieron en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies leñosas (Figs. 5 y 6). Del mismo modo, el número de hojas verdes en las macollas de las plantas de *N. clarazii*, independientemente del ciclo anual de crecimiento y de las condiciones de estudio establecidas, no mostraron diferencias significativas ($p > 0,05$) en la mayoría de las fechas de muestreo (Figs. 5 y 6).

En general, entre mayo y agosto de 2011, la altura (Fig. 7) y la longitud del tallo más vainas verdes (Fig. 9) de las macollas de las plantas de *P. napostaense* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* fueron mayores ($p < 0,05$) que las macollas de las plantas que crecieron en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies leñosas estudiadas. A partir de septiembre, la tendencia se mantuvo pero no se detectaron diferencias significativas ($p > 0,05$). En cambio, las diferencias significativas ($p < 0,05$) se mantuvieron a lo largo de casi todo el ciclo anual de crecimiento 2012 (Figs. 7 y 9). Asimismo, principalmente en 2012, la altura (Fig. 8) y la longitud del tallo más vainas verdes (Fig. 10) de las macollas de las plantas de *P. napostaense* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* fueron mayores ($p < 0,05$) que las macollas de aquellas plantas que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata*. En 2011, sólo en el período septiembre/noviembre, se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre la altura de las macollas de las plantas de *N. clarazii* que crecieron en las diferentes situaciones de estudio establecidas (Fig. 7). Aunque, esas diferencias no permitieron establecer un patrón de comportamiento definido, las macollas de las plantas de *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* fueron levemente más altas que las macollas de las plantas que crecieron en el resto de las situaciones (Fig. 7). En el segundo ciclo anual de crecimiento, entre marzo y septiembre, las macollas de las plantas que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* fueron más altas ($p < 0,05$) que las macollas de aquellas plantas que crecieron en los sitios abiertos entre individuos de esas especies leñosas (Fig. 8). A partir de noviembre, la respuesta fue más errática y no siempre se detectaron diferencias significativas ($p < 0,05$) (Fig. 8).

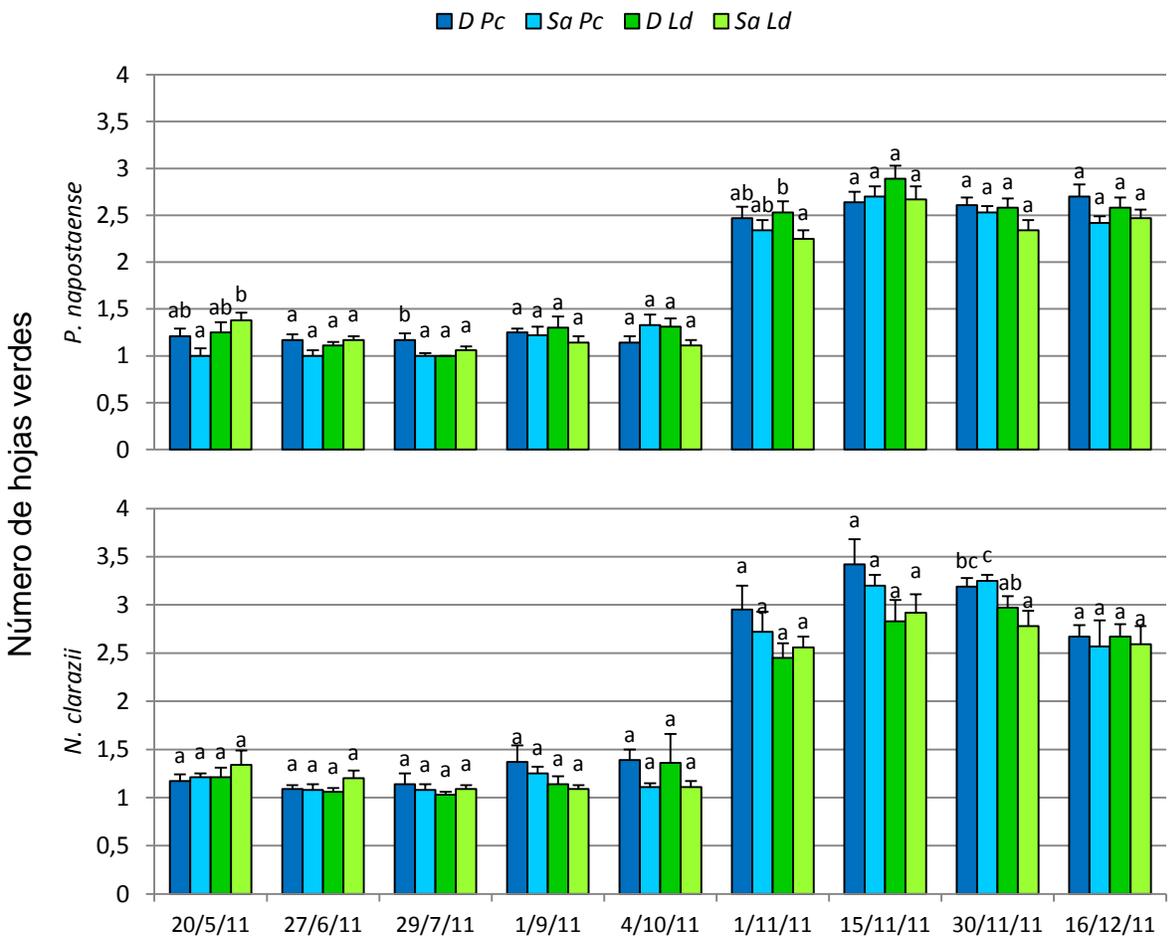


Figura 5. Número de hojas verdes de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (D Pc – D Ld) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (SaPc – SaLd) en 2011. Para cada fecha, columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p > 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan el E.E. La figura se realizó con los datos originales sin transformar.

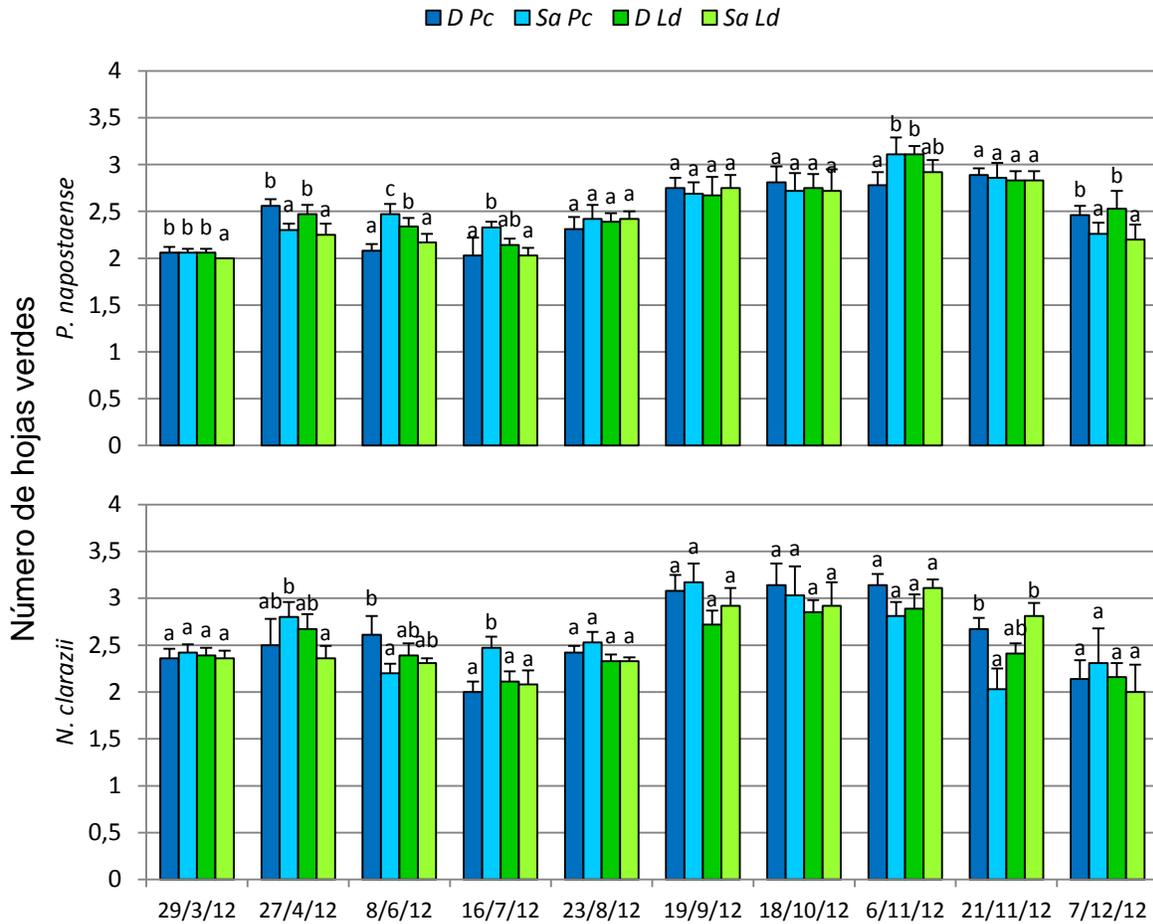


Figura 6. Número de hojas verdes de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (D Pc – D Ld) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (SaPc – SaLd) en 2012. Para cada fecha, columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p > 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan el E.E. La figura se realizó con los datos originales sin transformar.

En general, en ambos períodos de estudio, la longitud del tallo más vainas verdes de las macollas de las plantas de *N. clarazii* que crecieron en las distintas situaciones de estudio establecidas fue similar ($p > 0,05$) hasta septiembre (Figs. 9 y 10). Luego, y hasta el final de ciclo anual de crecimiento, la longitud de tallo más vainas verdes de las plantas de *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y en los sitios abiertos entre individuos de esta especie leñosa fue mayor que la de las macollas de las plantas que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata* y en los sitios abiertos entre individuos de esta especie leñosa. Sin embargo, sólo ocasionalmente se detectaron diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$) (Figs. 9 y 10).

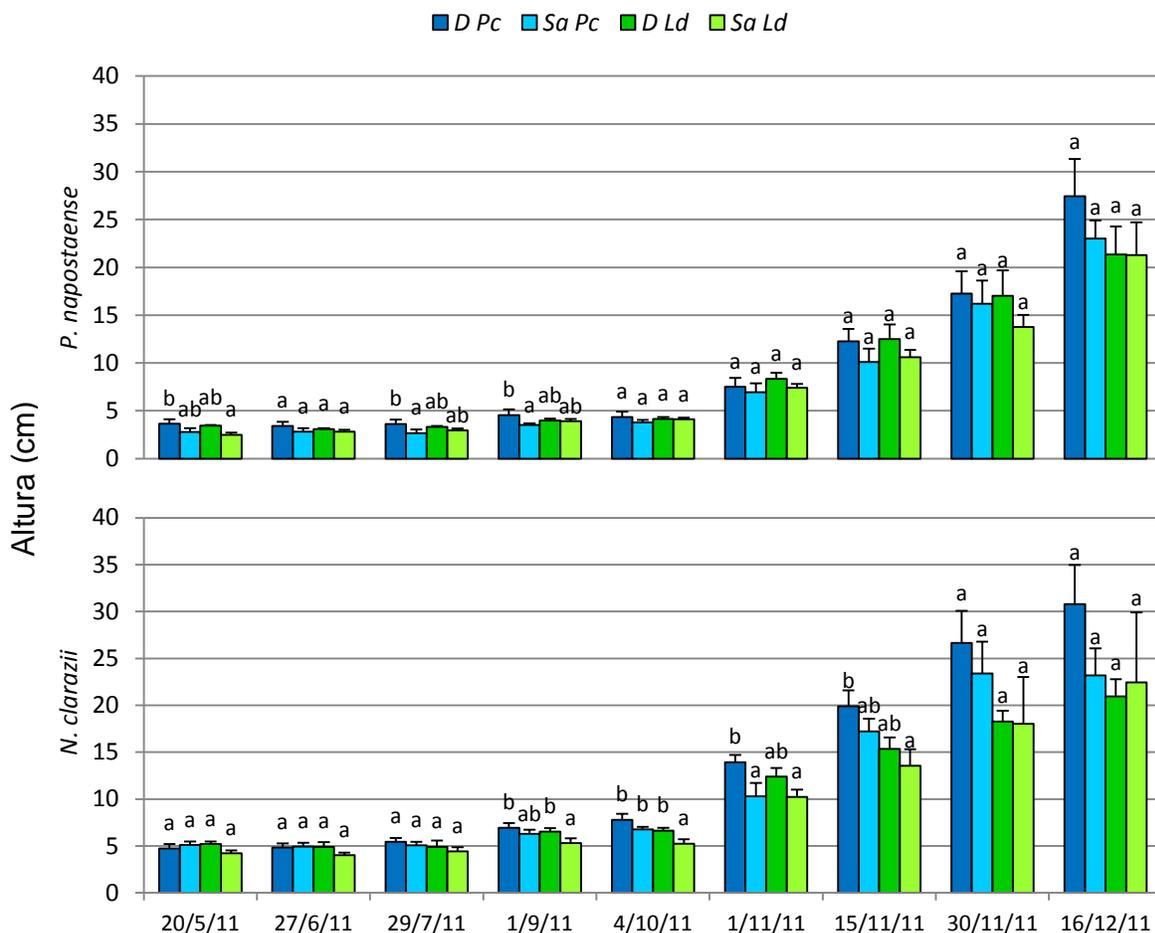


Figura 7. Altura (cm) de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (D Pc – D Ld) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (SaPc – SaLd) en 2011. Para cada fecha, columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p \geq 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan el E.E. La figura se realizó con los datos originales sin transformar.

En el primer período de estudio, sólo en noviembre se observaron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre la longitud de láminas verdes de las macollas de las plantas de *P. napostaense* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y las macollas de las plantas que lo hicieron debajo de la canopia de *L. divaricata* y en los sitios abiertos entre individuos de esas especies leñosas (Fig. 11). En diciembre, esa diferencia sólo se mantuvo entre las macollas de las plantas que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y las macollas de las plantas que crecieron en los sitios abiertos entre individuos de esa misma especie (Fig. 11). En el segundo período de estudio, la longitud de láminas verdes en las macollas de las plantas que crecieron debajo de la canopia de ambas especies leñosas fue mayor que la de las macollas de las plantas que crecieron en los

sitios abiertos entre individuos de las mismas. Sin embargo, no siempre las diferencias fueron estadísticamente significativas ($p < 0,05$) (Fig. 12).

Las macollas de las plantas de *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia*, independientemente del ciclo anual de crecimiento considerado, tuvieron mayor longitud de láminas verdes que las macollas de las plantas que crecieron en los sitios abiertos entre individuos de esta especie leñosa (Figs. 11 y 12). Similar respuesta se observó en relación a la presencia de *L. divaricata* (Figs. 11 y 12). No obstante, la consistencia de la respuesta detectada en ambos casos (Figs. 11 y 12), no siempre las diferencias fueron estadísticamente significativas ($p < 0,05$).

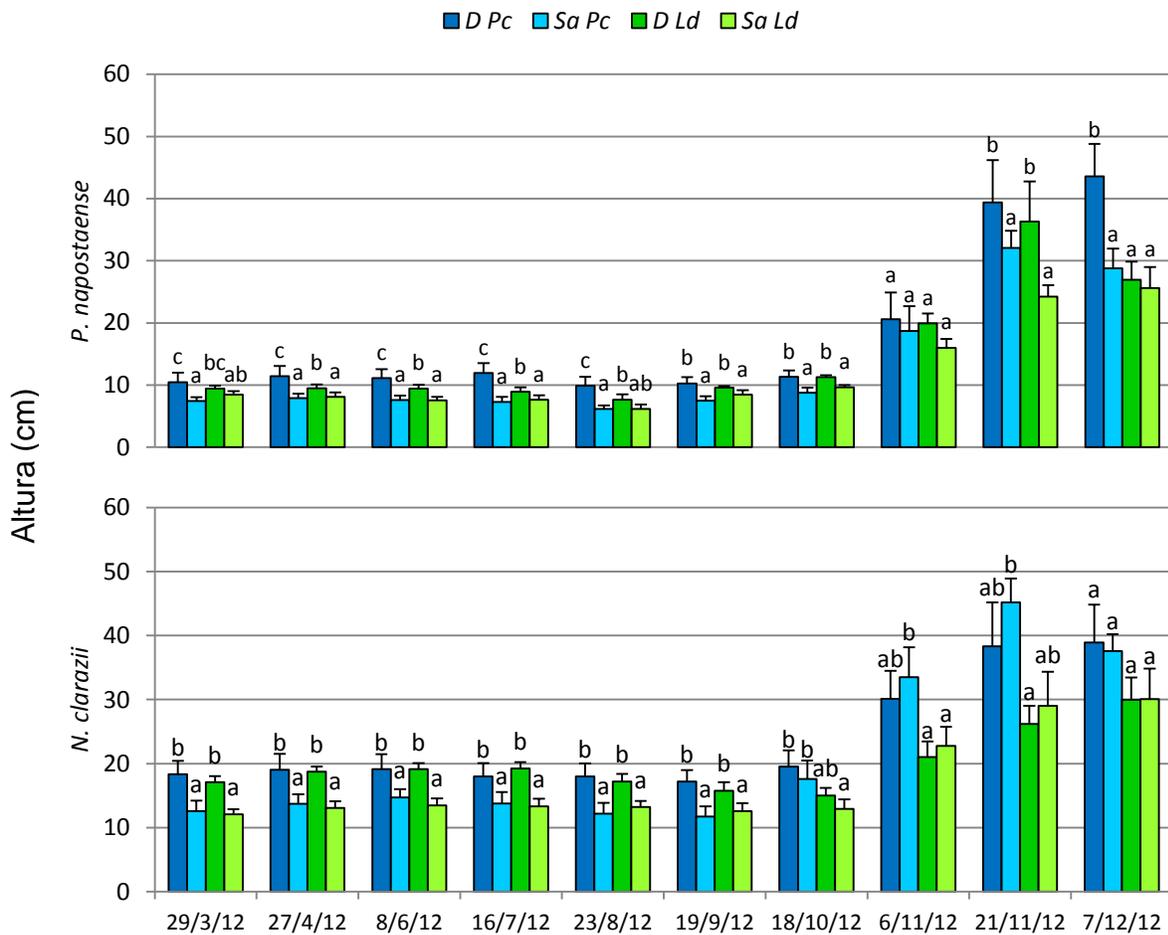


Figura 8. Altura (cm) de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (D Pc – D Ld) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (SaPc – SaLd) en 2012. Para cada fecha, columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p > 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan el E.E. La figura se realizó con los datos originales sin transformar.

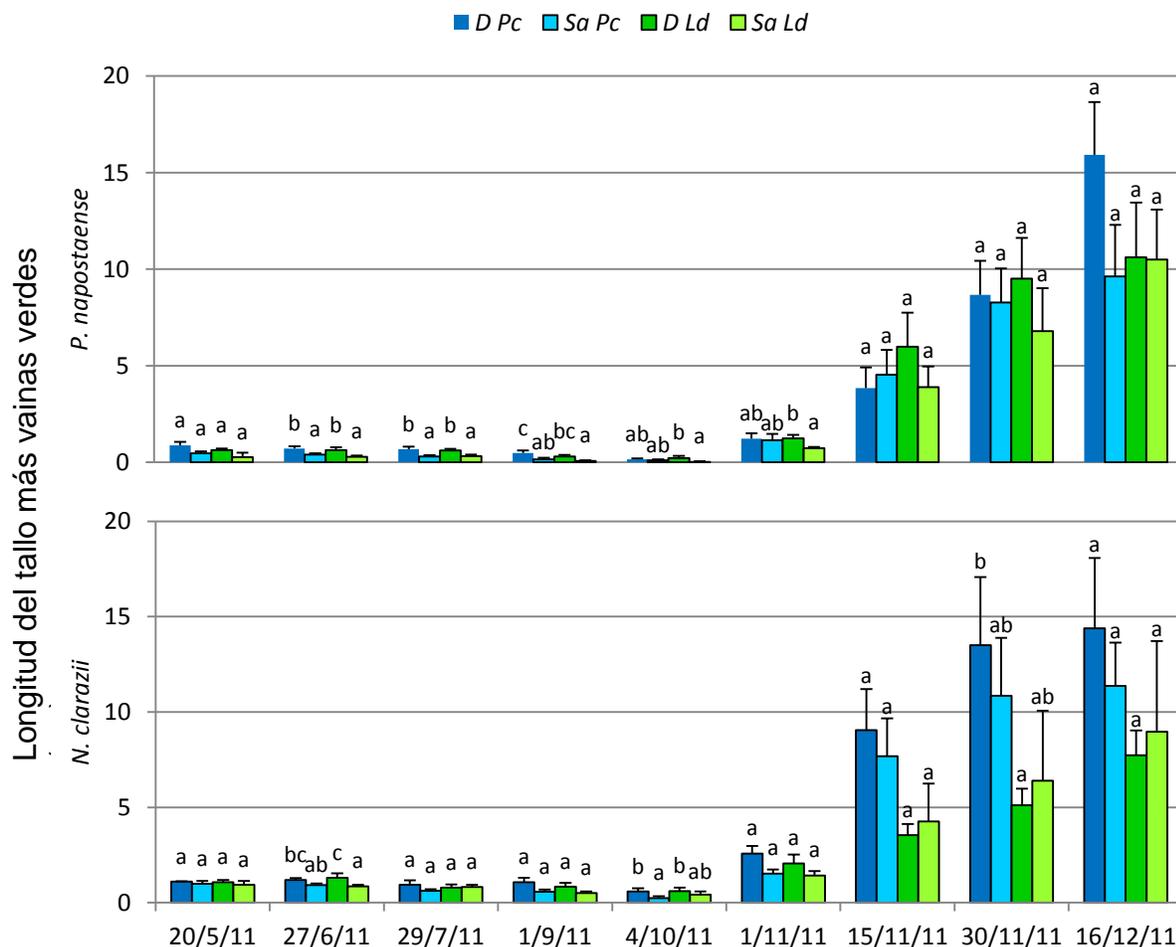


Figura 9. Longitud del tallo más vainas verdes (cm) de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (D Pc – D Ld) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (SaPc – SaLd) en 2011. Para cada fecha, columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p > 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan el E.E. La figura se realizó con los datos originales sin transformar.

Durante 2011, la longitud total verde de las macollas de las plantas de *P. napostaense* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* fue mayor que la de las macollas de aquellas plantas que crecieron en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies leñosas. No obstante, sólo ocasionalmente se detectaron diferencias significativas ($p < 0,05$) (Fig. 13). En 2012, la longitud total verde de las macollas de las plantas que crecieron debajo de la canopia de ambas especies leñosas fue en general mayor ($p < 0,05$) que la de las macollas de las plantas que crecieron en los sitios abiertos entre individuos de esas mismas especies (Fig. 14). Asimismo, aunque las

diferencias sólo fueron significativas ($p < 0,05$) en las dos últimas fechas de muestreo, las macollas de las plantas de *P. napostaense* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* fue mayor que la de las macollas de aquellas plantas que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata* (Fig. 14).

En ambos períodos de estudio, si bien las diferencias no fueron siempre significativas ($p > 0,05$), en la mayoría de las fechas de muestreo la longitud total verde de las macollas de las plantas de *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* fue mayor que en los espacios abiertos entre individuos de esa especie leñosas (Figs. 13 y 14). Asimismo, aunque no se detectaron diferencias significativas ($p > 0,05$), la longitud total verde de las macollas de las plantas que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* fue mayor que la de las macollas de las plantas que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata* (Figs. 13 y 14).

En general, en el primer ciclo anual de crecimiento, la tasa relativa de crecimiento de la longitud total verde de las macollas de las plantas de *P. napostaense* no mostró diferencias significativas ($p > 0,05$) en ninguna de todas las situaciones de estudio establecidas (Fig. 15). Sólo en el período septiembre/octubre, la tasa relativa de crecimiento de las macollas de las plantas que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* fue menor ($p < 0,05$) que la de las macollas de aquellas plantas que crecieron en los sitios abiertos entre individuos de *P. caldenia* o debajo de la canopia de *L. divaricata* (Fig. 15). En 2012, excepto en noviembre cuando la tasa relativa de crecimiento de las macollas que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* fue mayor ($p < 0,05$) que la de las macollas de aquellas plantas que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata*, no se detectaron diferencias estadísticas significativas ($p > 0,05$) entre las diferentes situaciones estudiadas (Fig. 16).

Las menores tasas relativas de crecimiento de la longitud total verde de las macollas en las plantas de *N. clarazii*, independientemente del período y de la situación de estudio considerada, se observaron en los meses más fríos (junio/julio) y al final del ciclo anual de crecimiento; mientras que, las mayores se registraron al inicio de la primavera (Figs. 15 y 16). Además, en general no se detectaron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre la tasa relativa de crecimiento de las macollas de las plantas que crecieron en las distintas situaciones de estudio (Figs. 15 y 16). Únicamente las diferencias

encontradas ocurrieron entre junio y julio de 2011, donde las macollas de las plantas de *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* mostraron tasas relativas de crecimiento de la longitud total verde mayores ($p < 0,05$) a las que crecían en los sitios abiertos entre *P. caldenia* y entre octubre/noviembre donde las macollas de las plantas de *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* presentaron una tasa relativa de crecimiento de la longitud total verde mayor ($p < 0,05$) que las plantas que crecían en los sitios abiertos entre *L. divaricata* (Fig. 15); y en 2012, en el período septiembre/octubre la tasa relativa de crecimiento de las macollas de las plantas de *N. clarazii* que crecían en los sitios abiertos entre *P. caldenia* fue mayor ($p < 0,05$) que la de las plantas que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata* y en los espacios abiertos de esta leñosa (Fig. 16).

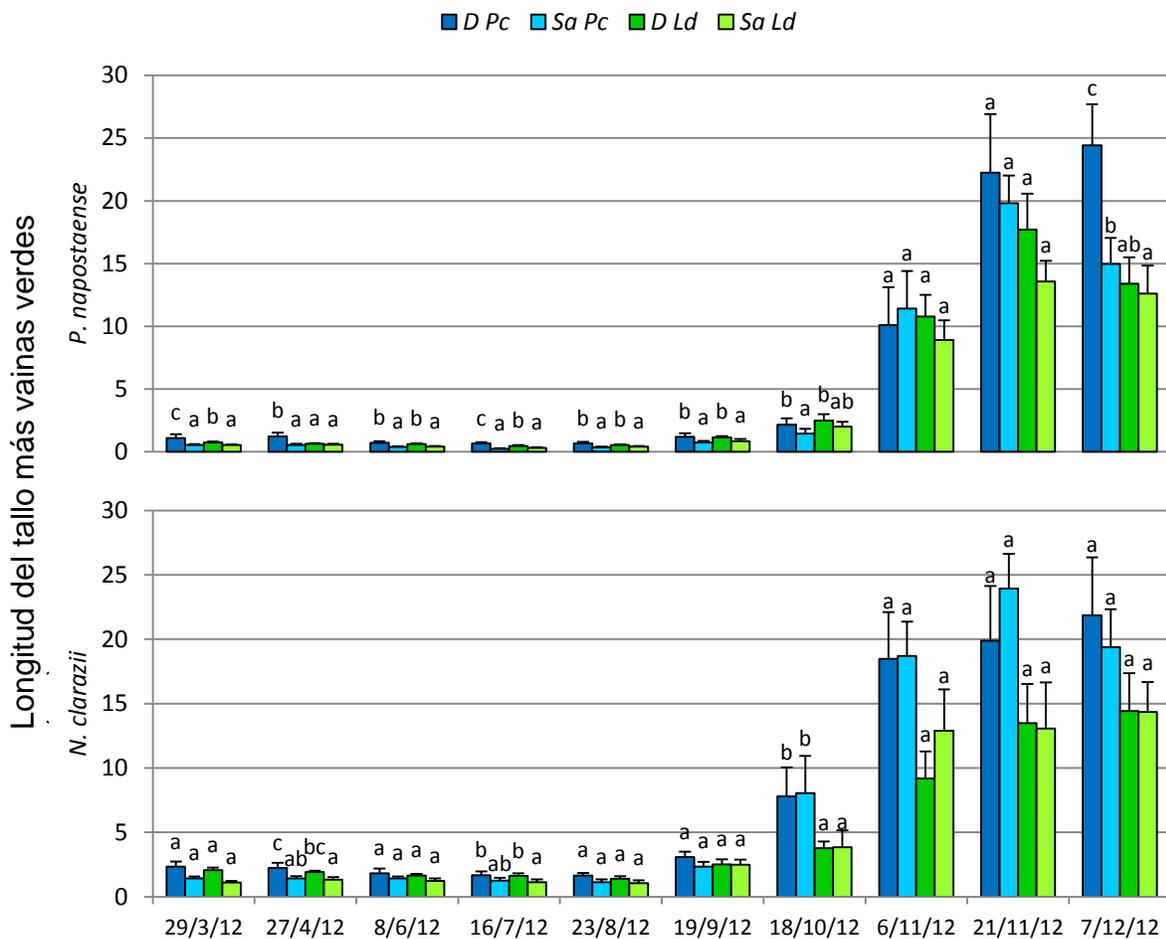


Figura 10. Longitud del tallo más vainas verdes (cm) de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (D Pc – D Ld) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (SaPc – SaLd) en 2012. Para cada fecha, columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p > 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan el E.E. La figura se realizó con los datos originales sin transformar.

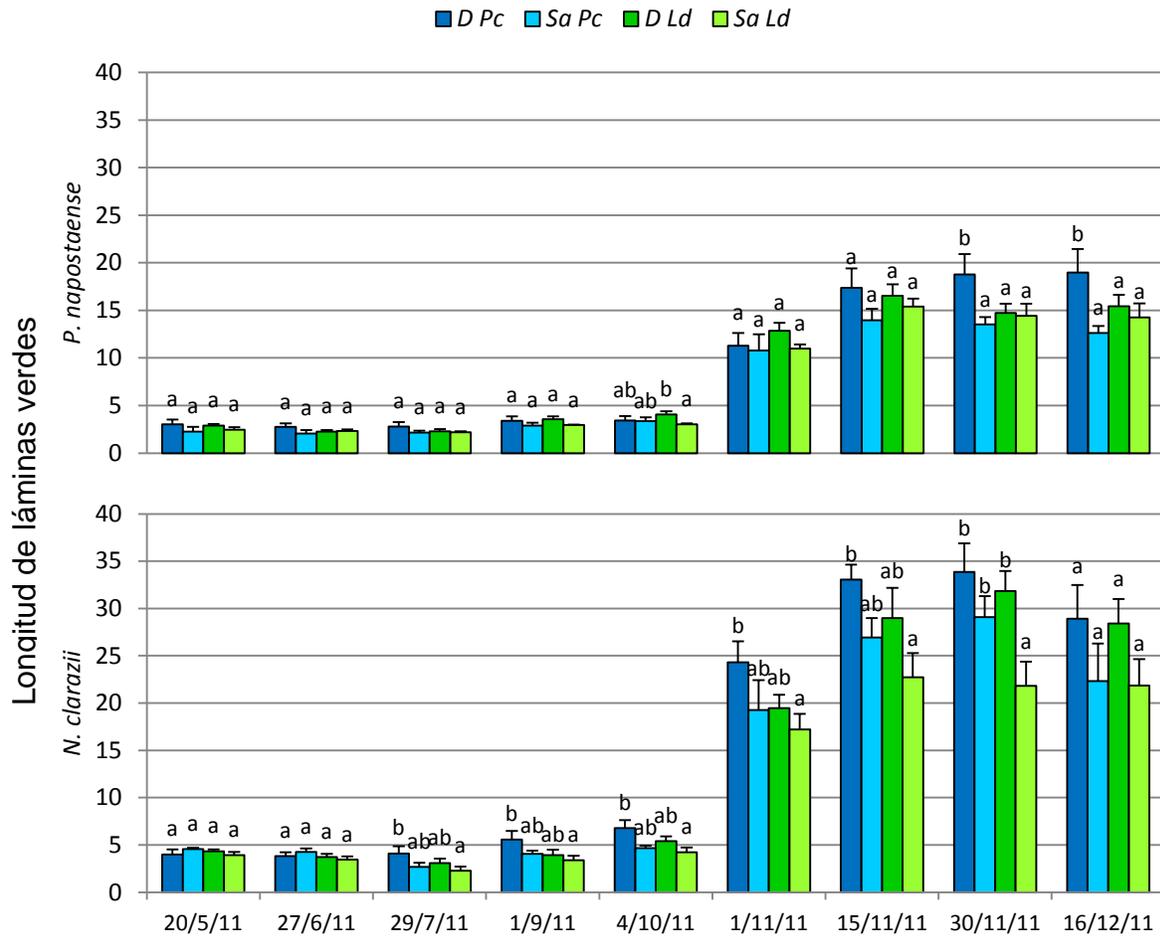


Figura 11. Longitud de láminas verdes (cm) de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (D Pc – D Ld) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (SaPc – SaLd) en 2011 y 2012. Para cada fecha, columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p > 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan el E.E. La figura se realizó con los datos originales sin transformar.

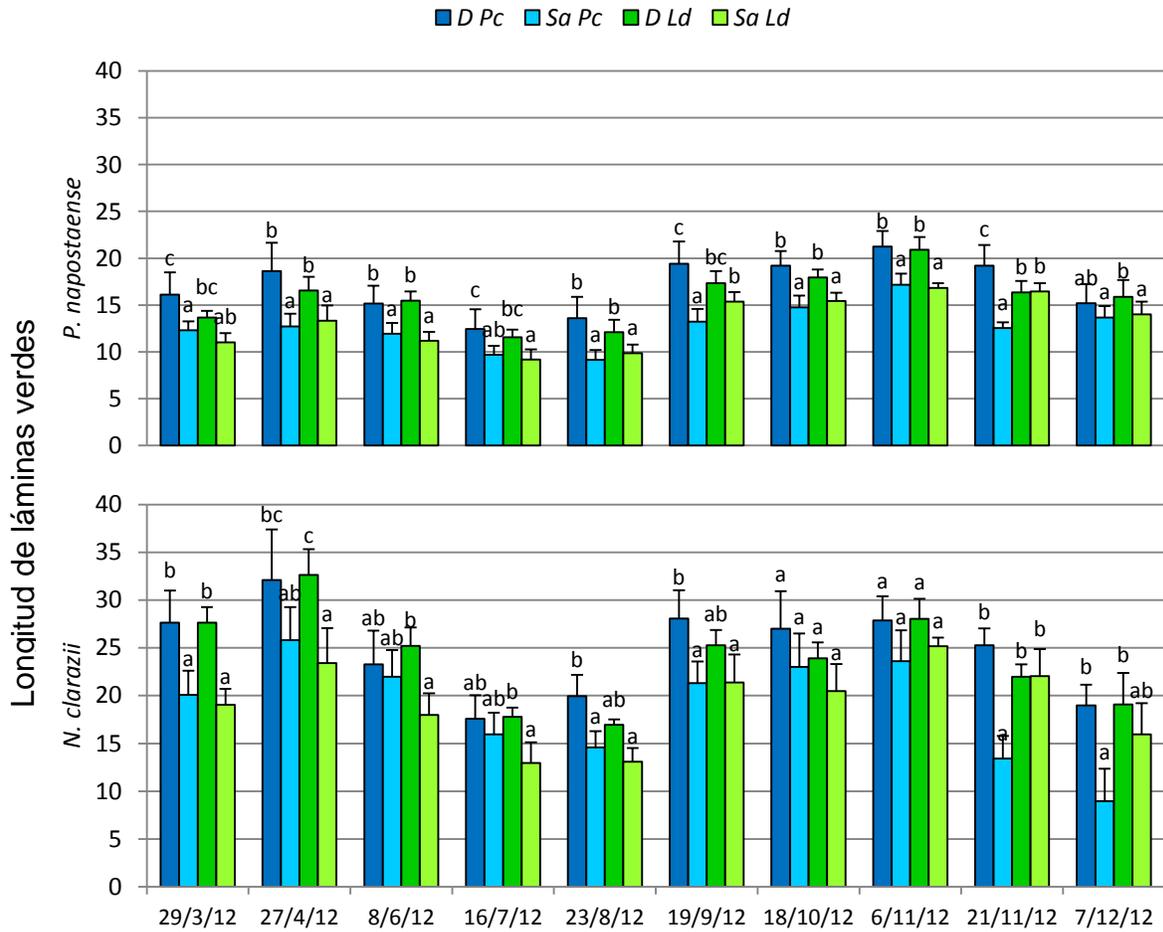


Figura 12. Longitud de láminas verdes (cm) de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (D Pc – D Ld) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (SaPc – SaLd) en 2011 y 2012. Para cada fecha, columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p > 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan el E.E. La figura se realizó con los datos originales sin transformar.

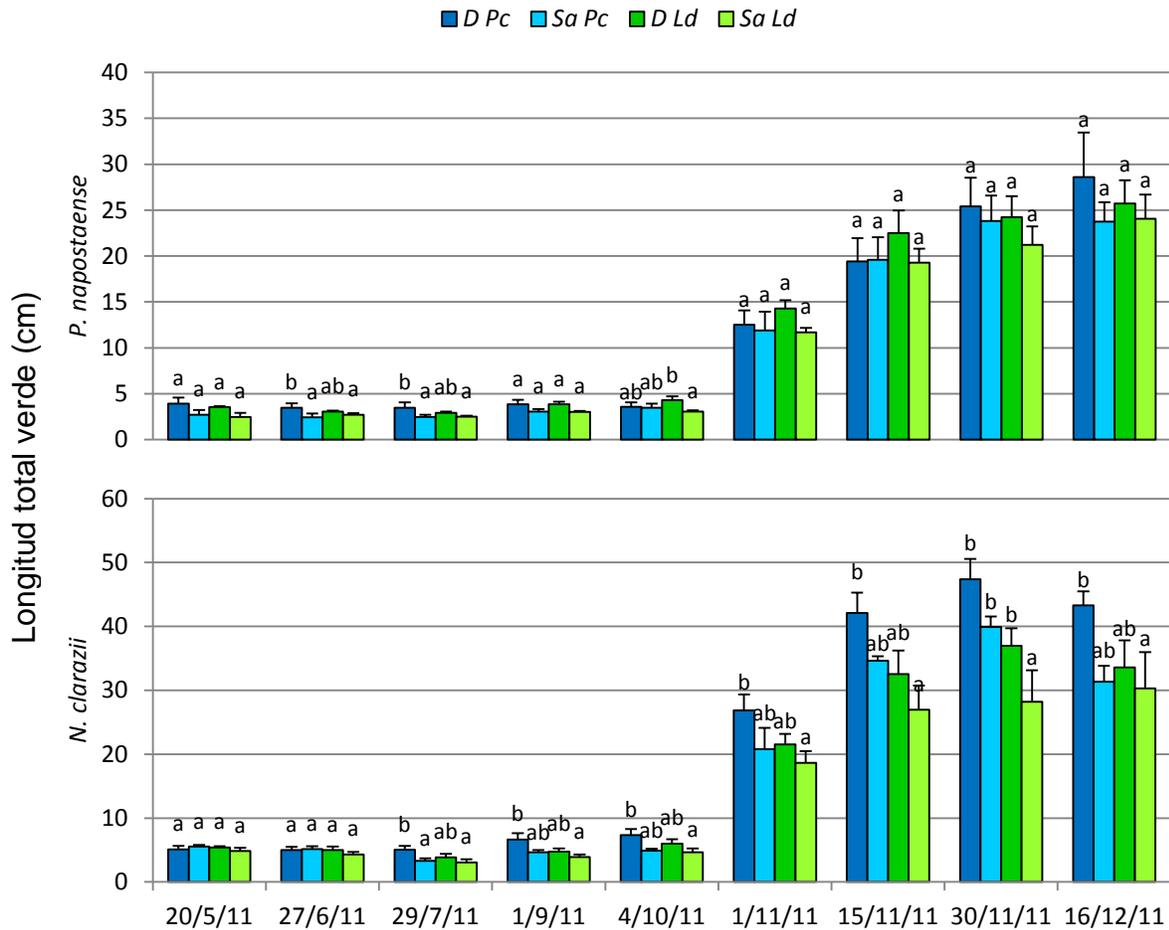


Figura 13. Longitud total verde (cm) de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (D Pc – D Ld) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (SaPc – SaLd) en 2011. Para cada fecha, columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p > 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan el E.E. La figura se realizó con los datos originales sin transformar.

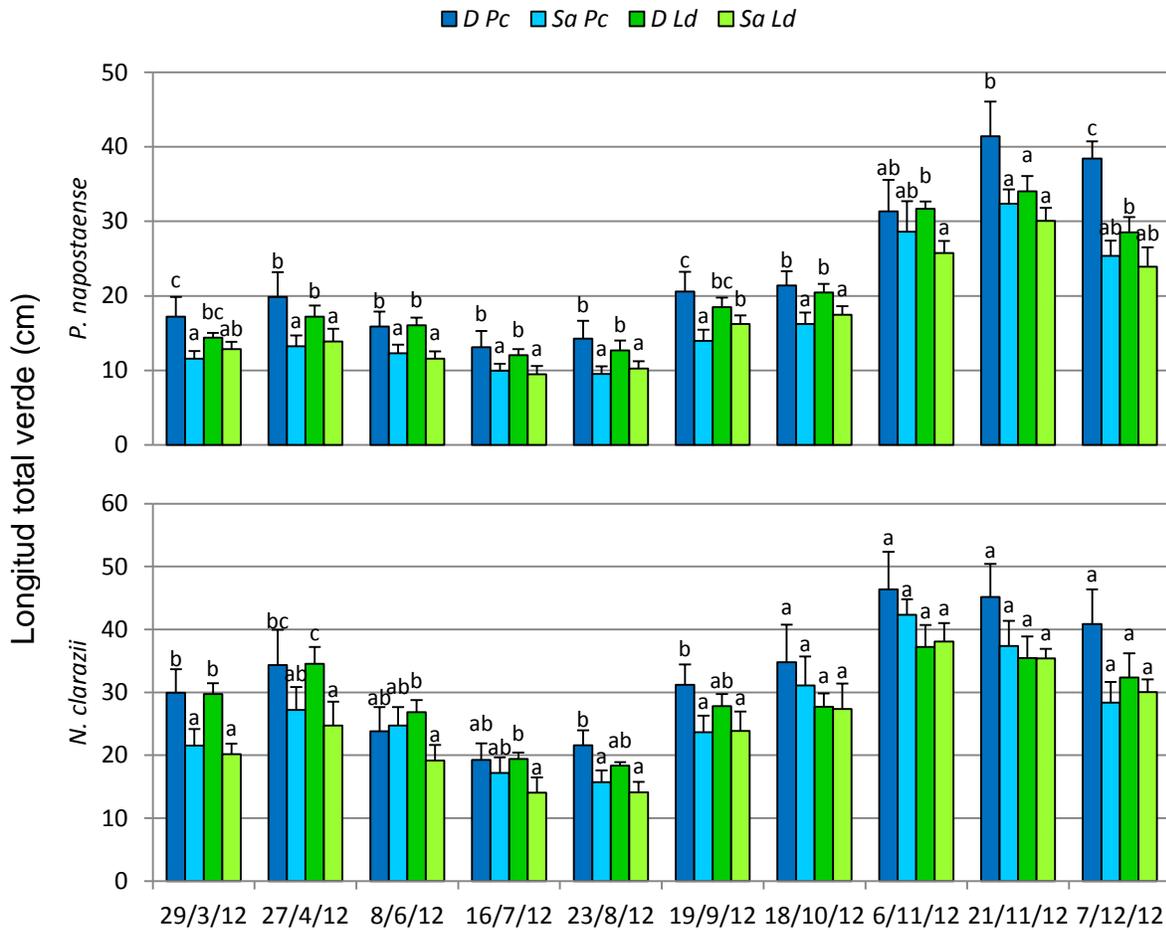


Figura 14. Longitud total verde (cm) de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (D Pc – D Ld) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (SaPc – SaLd) en 2012. Para cada fecha, columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p > 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas y las barras verticales representan el E.E. La figura se realizó con los datos originales sin transformar.

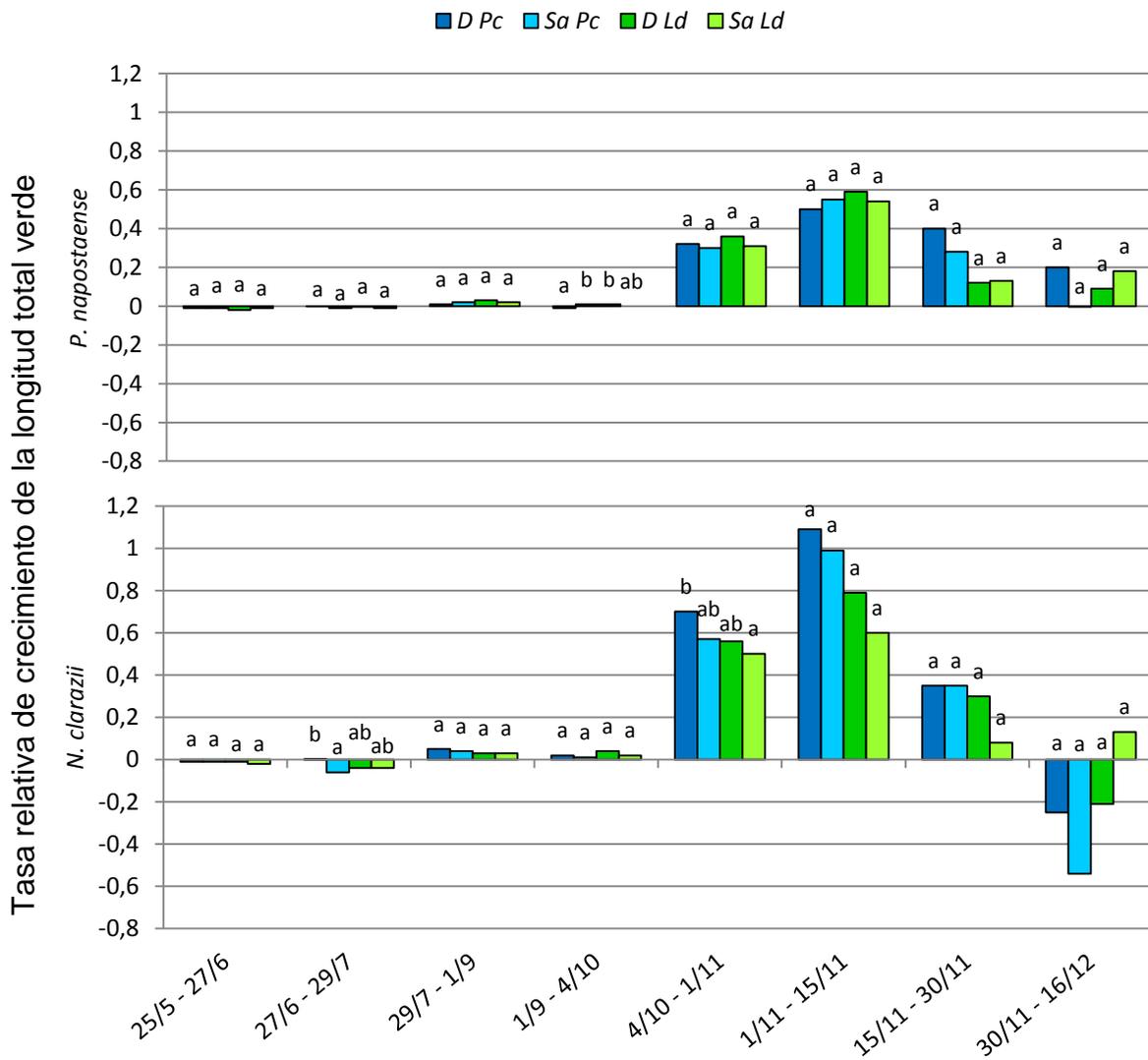


Figura 15. Tasa relativa de crecimiento de la longitud total verde (cm/día) de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (D Pc – D Ld) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (SaPc – SaLd) en 2011. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p > 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas. La figura se realizó con los datos originales sin transformar.

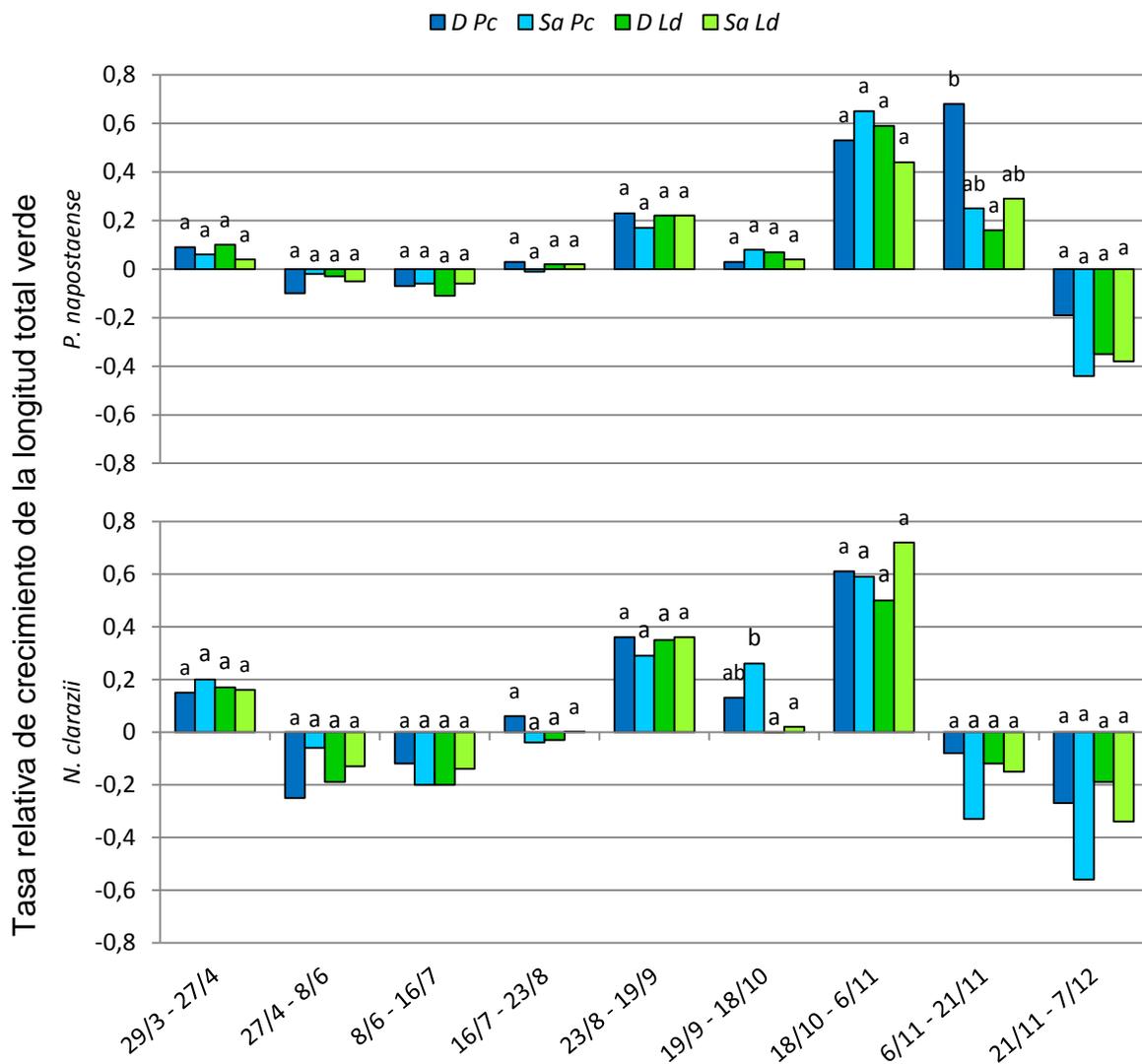


Figura 16. Tasa relativa de crecimiento de la longitud total verde (cm/día) de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (D Pc – D Ld) y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (Sa Pc – Sa Ld) en 2012. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p > 0,05$). Cada columna, es la media de seis plantas. La figura se realizó con los datos originales sin transformar.

Influencia de las leñosas en la producción de biomasa y calidad de las gramíneas

La biomasa aérea promedio de las plantas de *P. napostaense* al final del período de crecimiento reproductivo 2011 fue de 32,5 gMS.m⁻². La biomasa aérea de las plantas de *P. napostaense* (Fig. 17) que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata* fue mayor ($p < 0,05$) que las de aquellas que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y en los sitios abiertos entre ambas especies leñosas. Aunque no difirieron estadísticamente ($p > 0,05$), la biomasa aérea de las plantas de *P. napostaense* debajo de la canopia de *L. divaricata* fue mayor que en los sitios abiertos entre individuos de esta especie leñosa. Un comportamiento similar ($p > 0,05$) se observó debajo de la canopia y en los espacios abiertos entre plantas de *P. caldenia*.

En 2012, la biomasa aérea promedio de las plantas de *P. napostaense* (Fig. 17) al final del período de crecimiento reproductivo fue de 39,0 gMS.m⁻². La biomasa aérea de las plantas de *P. napostaense* (Fig. 17) que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata* fue mayor ($p < 0,05$) que las de las que crecieron en las restantes condiciones de estudio evaluadas. La biomasa aérea de las plantas de *P. napostaense* en los sitios abiertos entre plantas de *L. divaricata* fue mayor ($p > 0,05$) que la registrada debajo de la canopia de *P. caldenia* y esta última fue mayor ($p > 0,05$) que la obtenida en los sitios abiertos entre esta leñosa; sin embargo, las diferencias no fueron estadísticamente significativas ($p > 0,05$).

En 2013, la biomasa aérea promedio de *P. napostaense* (Fig. 17) al final del período de crecimiento reproductivo fue de 67,9 gMS.m⁻². La biomasa aérea de *P. napostaense* debajo de la canopia de *L. divaricata* (Fig. 17) fue mayor ($p < 0,05$) que en los sitios abiertos entre plantas de *P. caldenia*. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas ($p > 0,05$) con los otros microsítios de estudio establecidos. Al igual que en los dos años anteriores, la biomasa aérea de *P. napostaense* en los espacios abiertos entre individuos de *L. divaricata* fue mayor que la que se registró debajo de la canopia de las plantas de *P. caldenia* y ésta mayor que la registrada en los sitios abiertos entre individuos de esta leñosa. Sin embargo, estas diferencias no fueron significativas ($p > 0,05$).

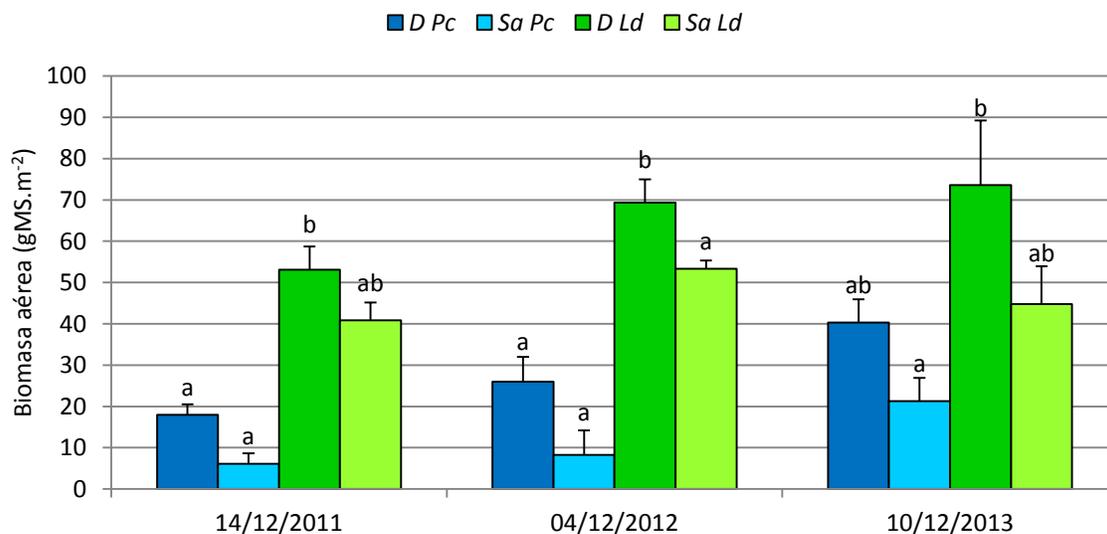


Figura 17. Biomasa aérea (gMS.m⁻²) de *P. napostaense* debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (D Pc - D Ld), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (SaPc – SaLd) en los años 2011, 2012 y 2013. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p>0,05$). Cada columna, es la media de cinco plantas y las barras verticales representan el E.E. La figura se realizó con los datos originales sin transformar.

La biomasa aérea promedio de *N. clarazii* (Fig. 18) al final del período de crecimiento reproductivo 2011 fue de 21,4 gMS.m⁻². La biomasa aérea de *N. clarazii* (Fig. 18) en los sitios abiertos entre plantas de *P. caldenia* fue mayor ($p<0,05$) que la de *N. clarazii* en las otras situaciones de estudio evaluadas.

En 2012, la biomasa aérea promedio de *N. clarazii* al final del período de crecimiento reproductivo fue de 28,0 gMS.m⁻². La biomasa aérea de *N. clarazii* (Fig. 18) en los sitios abiertos entre individuos de *P. caldenia* no difirió ($p>0,05$) de la registrada debajo de la canopia de las plantas de esta especie leñosa, pero fue mayor ($p<0,05$) que la se encontró debajo de la canopia de *L. divaricata* y en los sitios abiertos entre plantas de esta última especie leñosa. Asimismo, la biomasa aérea de *N. clarazii* debajo de la canopia de *P. caldenia* fue mayor que debajo de *L. divaricata*; no obstante, las diferencias no fueron estadísticamente significativas ($p>0,05$).

En el último año de muestreo (2013), la biomasa aérea promedio de *N. clarazii* al final del período de crecimiento reproductivo fue de 31,8 gMS.m⁻². La biomasa de *N.*

clarazii (Fig. 18) en los sitios abiertos entre plantas de *P. caldenia* no difirió ($p>0,05$) de la registrada debajo de la canopia de las plantas de esta especie leñosa; sin embargo, en estos sitios la biomasa de *N. clarazii* fue mayor ($p<0,05$) que la registrada debajo y en los sitios abiertos entre individuos de *L. divaricata*. Además, la biomasa de *N. clarazii* debajo de la canopia de *L. divaricata* fue estadísticamente similar ($p>0,05$) a la encontrada en los sitios abiertos entre plantas de *L. divaricata* (Fig. 18).

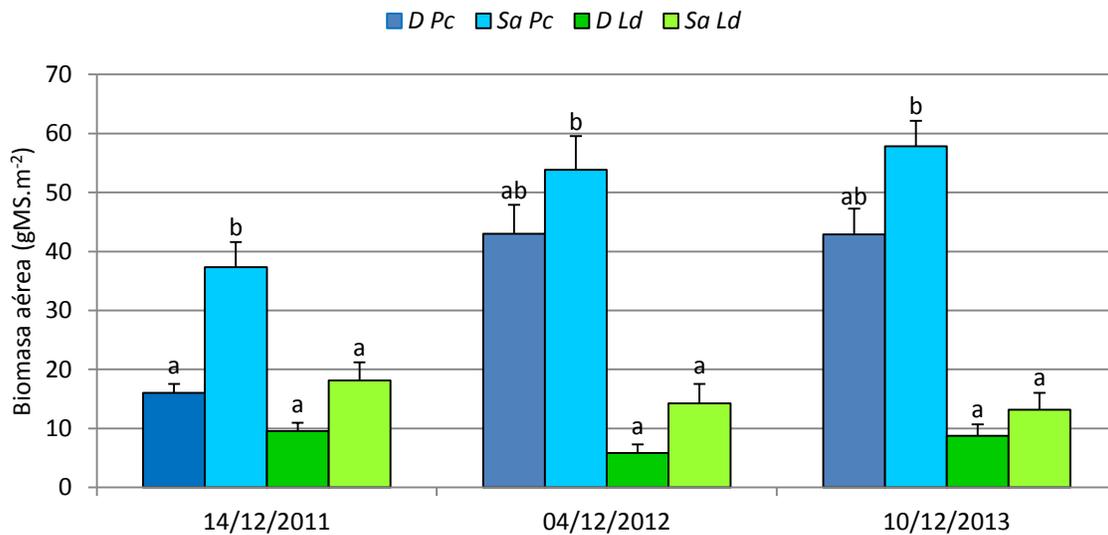


Figura 18. Biomasa aérea (gMS.m^{-2}) de *N. clarazii* debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (*D Pc* - *D Ld*), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (*Sa Pc* - *Sa Ld*) en los años 2011, 2012 y 2013. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p>0,05$). Cada columna, es la media de cinco plantas y las barras verticales representan el E.E. La figura se realizó con los datos originales sin transformar.

El contenido promedio de proteína bruta, independientemente de la situación de estudio establecida, en las plantas de *P. napostaense* fue mayor ($p<0,05$) al final del período de crecimiento vegetativo (10,9 % $\pm 0,3$) que al final del período de crecimiento reproductivo (6,3 % $\pm 0,3$), respectivamente. Al final del período de crecimiento vegetativo, las plantas de *P. napostaense* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* presentaron un menor ($p<0,05$) porcentaje de proteína bruta que las de aquellas plantas que crecieron en los sitios abiertos entre las plantas de ambas especies leñosas. Sin embargo, el contenido de proteína bruta al final del período de crecimiento reproductivo no mostró diferencias significativas ($p>0,05$) entre las distintas condiciones de estudio establecidas (Fig. 19).

El contenido promedio de proteína bruta en las plantas de *N. clarazii* fue mayor al final del período de crecimiento vegetativo (9,8 % +0,3) que al final del período de crecimiento reproductivo (6,2 % +0,2). El contenido de proteína bruta en las plantas de *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata* al final del período de crecimiento vegetativo 2012 fue menor ($p < 0,05$) que en el resto de las condiciones de estudio establecidas. En cambio, al final del período de crecimiento reproductivo del mismo año, no se hallaron diferencias significativas ($p > 0,05$) en el contenido de proteína bruta en las plantas de *N. clarazii* entre ninguna de las condiciones de estudio establecidas (Fig. 19).

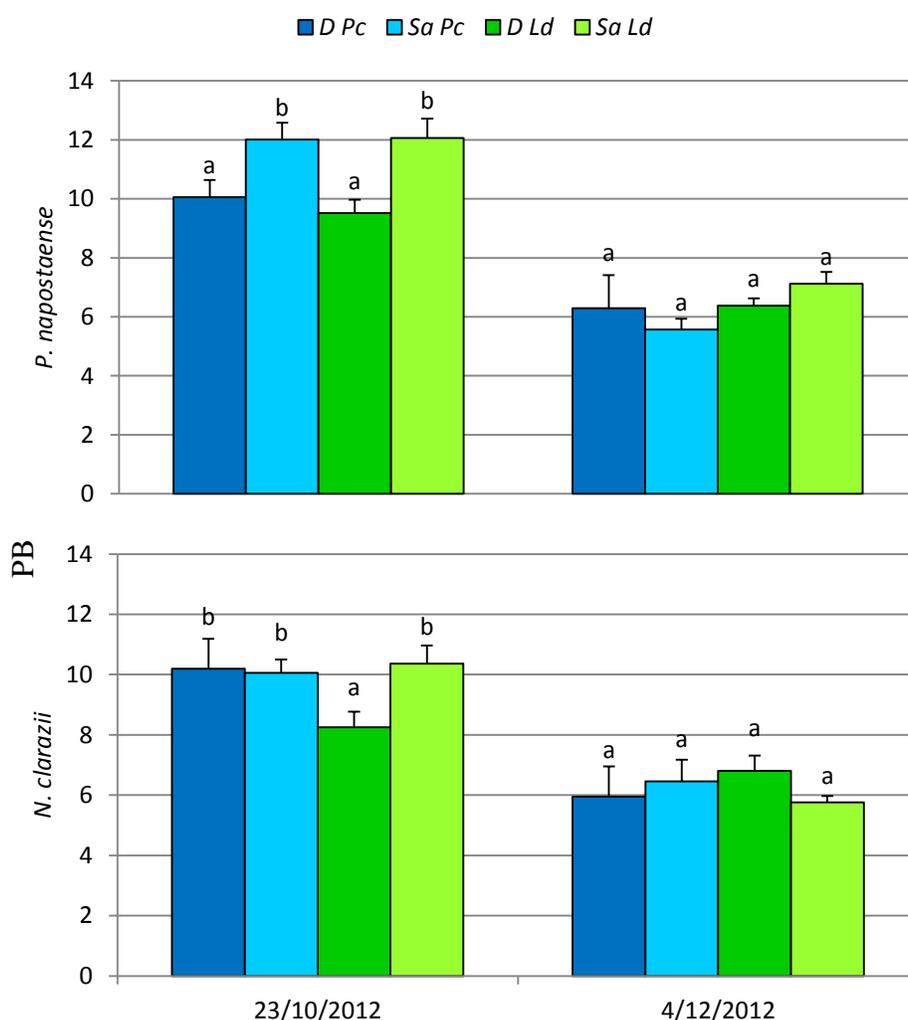


Figura 19. Contenido de proteína bruta (PB) en plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (D Pc – D Ld), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (Sa Pc – Sa Ld) en 23/10/2012 y 07/12/2012. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p > 0,05$). Cada columna, es la media de cinco plantas y las barras verticales representan el E.E.

El porcentaje promedio de fibra detergente neutra en *P. napostaense* fue mayor ($p < 0,05$) al final del período de crecimiento reproductivo (65,8 % $\pm 0,3$) que al final del período de crecimiento vegetativo (59,5 % $\pm 0,5$). Al final del período de crecimiento vegetativo, el porcentaje de fibra detergente neutra sólo difirió significativamente ($p < 0,05$) entre las plantas de *P. napostaense* que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata* y aquellas que lo hicieron en los sitios abiertos entre individuos de *P. caldenia* y *L. divaricata* (Fig. 20). En cambio, no se detectaron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre las situaciones estudiadas al final del período de crecimiento reproductivo (Fig. 20).

El porcentaje promedio de fibra detergente neutra en *N. clarazii* fue mayor ($p < 0,05$) al final del período de crecimiento reproductivo (67,4 % $\pm 0,5$) que al final del período de crecimiento vegetativo (62,4 % $\pm 0,5$). En la primera fecha de muestreo, el porcentaje de fibra detergente neutra en las plantas de *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata* fue mayor ($p < 0,05$) que en aquellas plantas que crecieron en el resto de los micrositios de estudio establecidos (Fig. 20). Al final del período de crecimiento reproductivo, en las plantas de *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* el porcentaje de fibra detergente neutra fue superior ($p < 0,05$) al de aquellas plantas que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata*. Sin embargo, no se detectaron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre las plantas de *N. clarazii* que crecieron en los sitios abiertos entre individuos de *P. caldenia* y *L. divaricata* (Fig. 20).

El porcentaje promedio de fibra detergente ácida de las plantas de *P. napostaense* aumentó ($p < 0,05$) entre el final del período de crecimiento vegetativo (32,2 % $\pm 0,4$) y el final del período de crecimiento reproductivo (35,9 % $\pm 0,3$). En la primera fecha de muestreo, las plantas de *P. napostaense* que crecieron en los sitios abiertos entre individuos de *P. caldenia* tuvieron menor ($p < 0,05$) porcentaje de fibra detergente ácida que aquellas que lo hicieron debajo de la canopia de ambas especies leñosas estudiadas (Fig. 21). En tanto, no se detectaron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre las diferentes situaciones evaluadas al final del período de crecimiento reproductivo (Fig. 21).

El porcentaje promedio de fibra detergente ácida de las plantas de *N. clarazii* aumentó ($p < 0,05$) de 28,7 % $\pm 0,4$ a 32,3 % $\pm 0,5$ entre el final del período de crecimiento vegetativo y el final del período de crecimiento reproductivo. Al final del período de crecimiento vegetativo, el porcentaje de fibra detergente ácida fue mayor ($p < 0,05$) en las

plantas de *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata* que aquellas que lo hicieron en el resto de las situaciones evaluadas (Fig. 21). En la siguiente fecha de muestreo, no se hallaron diferencias significativas ($p>0,05$) entre los distintos sitios evaluados. Sin embargo, las plantas de *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y en los sitios abiertos entre individuos de esta leñosa fue mayor que en el resto de los sitios evaluados (Fig. 21).

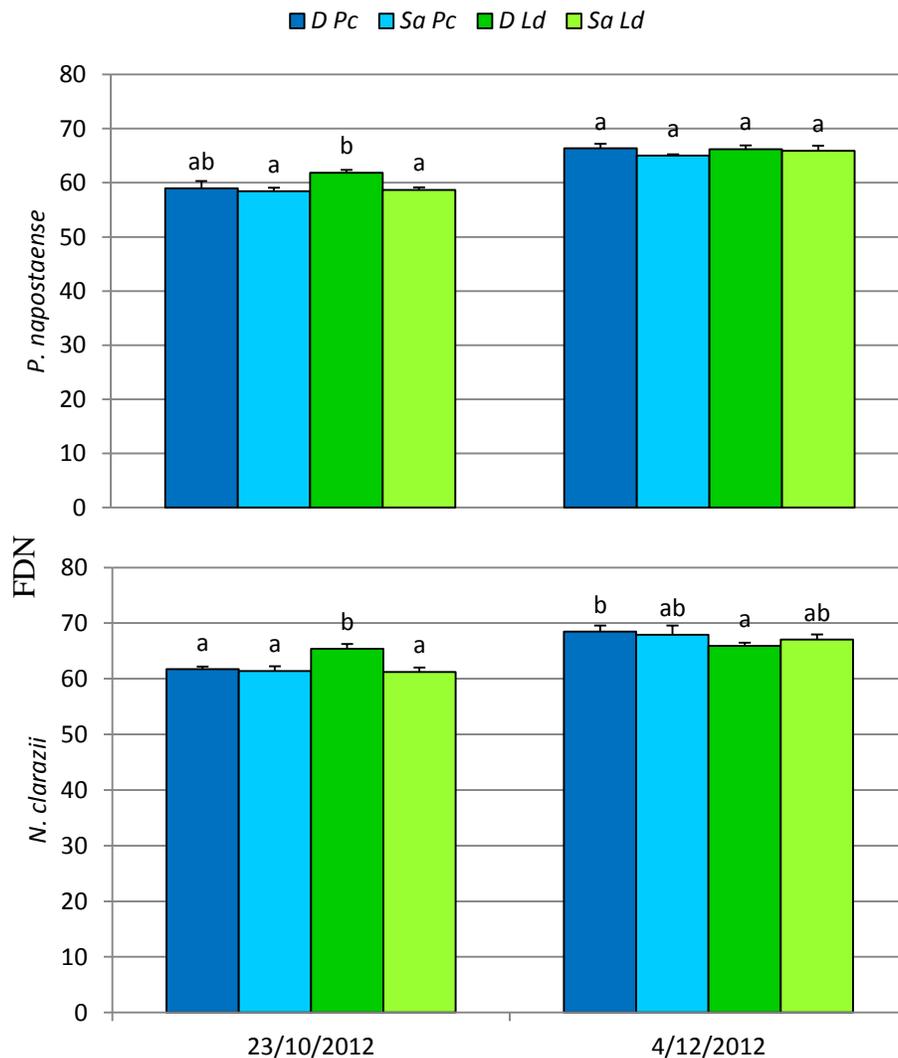


Figura 20. Porcentaje de fibra detergente neutra (FDN) en plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (*D Pc* – *D Ld*), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (*SaPc* – *SaLd*) en 23/10/2012 y 07/12/2012. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p>0,05$). Cada columna, es la media de cinco plantas y las barras verticales representan el E.E.

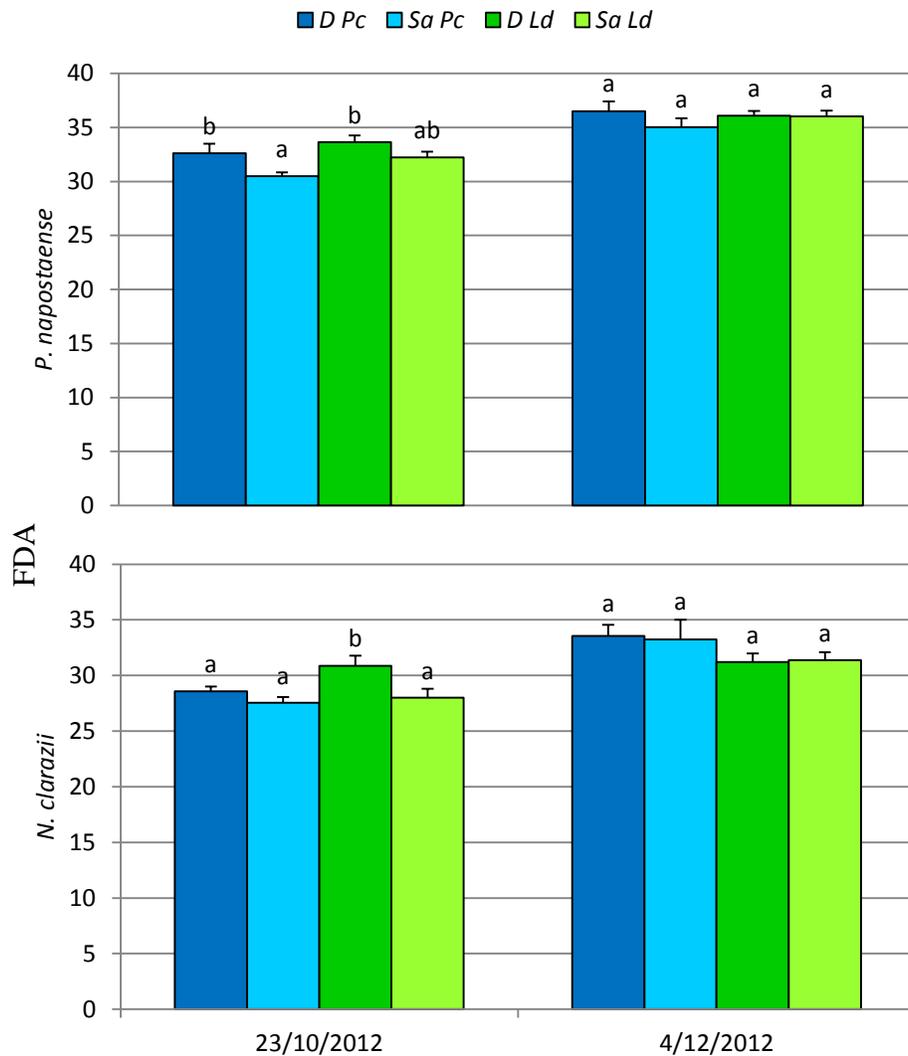


Figura 21. Porcentaje de fibra detergente ácida (FDA) en plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (D Pc – D Ld), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (SaPc – SaLd) en 23/10/2012 y 07/12/2012. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p > 0,05$). Cada columna, es la media de cinco plantas y las barras verticales representan el E.E.

El porcentaje promedio de lignina en las plantas de *P. napostaense* fue menor ($p < 0,05$) al final del período de crecimiento vegetativo (4,6 % +0,3) que al final del período de crecimiento reproductivo (5,5 % +0,7). En ambas fechas de muestreo, en general el porcentaje de lignina de las plantas de *P. napostaense* que crecieron debajo de la canopia

de *P. caldenia* y en los sitios abiertos entre individuos de esta leñosa fue mayor ($p < 0,05$) que el de las plantas que crecieron debajo de la canopia y en los espacios abiertos entre individuos de *L. divaricata* (Fig. 22). Al final del período de crecimiento vegetativo, no se detectaron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre las plantas de *P. napostaense* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y aquellas que lo hicieron en los sitios abiertos entre individuos de esta especie. Contrariamente, al final del período de crecimiento reproductivo, se hallaron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las plantas que crecieron en estos sitios (Fig. 22).

El promedio general de lignina en las plantas de *N. clarazii* fue mayor ($p < 0,05$) al final del período de crecimiento vegetativo (5,9 % $\pm 0,6$) que al final del período de crecimiento reproductivo (5,1 % $\pm 0,8$). En ambas fechas de muestreo, el porcentaje de lignina en las plantas de *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y en los sitios abiertos entre individuos de esta especie fue mayor ($p < 0,05$) que el de aquellas plantas que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata* y en los sitios abiertos entre plantas de esta leñosa (Fig. 23). En ninguna de las fechas de muestreo, se detectaron diferencias significativas ($p < 0,05$) en el porcentaje de lignina en las plantas de *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia y en los espacios abiertos entre individuos de *P. caldenia* y *L. divaricata*, respectivamente (Fig. 22).

El porcentaje promedio de la digestibilidad *in vitro* de la materia seca de las plantas de *P. napostaense* disminuyó ($p < 0,05$) entre el final del período de crecimiento vegetativo (50,8 % $\pm 1,8$) y el final del período de crecimiento reproductivo (47,4 % $\pm 2,5$). En ambas fechas de muestreo, el porcentaje de la digestibilidad *in vitro* de las plantas de *P. napostaense* que crecieron debajo de la canopia y los sitios entre individuos de *P. caldenia* fue menor ($p < 0,05$) que el de aquellas plantas que lo hicieron debajo de la canopia y en los sitios abiertos entre individuos de *L. divaricata* (Fig. 23). Sólo en la primera fecha de muestreo, se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$), entre las plantas que crecieron debajo de la canopia y en los sitios abiertos entre individuos de *L. divaricata* (Fig. 23).

El porcentaje promedio de la digestibilidad *in vitro* de la materia seca de las plantas de *N. clarazii* disminuyó ($p < 0,05$) entre el final del período de crecimiento vegetativo (52,3 % $\pm 1,4$) y el final del período de crecimiento reproductivo (46,6 % $\pm 2,0$). Al final del

período de crecimiento vegetativo, las plantas de *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia y en los sitios abiertos entre individuos de *L. divaricata* tuvieron mayor ($p < 0,05$) digestibilidad *in vitro* que aquellas plantas que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia*. Sin embargo, no se diferenciaron significativamente ($p < 0,05$) de las plantas que crecieron en los sitios abiertos entre individuos de *P. caldenia* (Fig. 23). En la segunda fecha de muestreo, la digestibilidad *in vitro* de las plantas de *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia y en los sitios entre individuos de *P. caldenia* fue menor ($p < 0,05$) que la de las plantas que crecieron debajo de la canopia y en los sitios abiertos entre plantas de *L. divaricata* (Fig. 23).

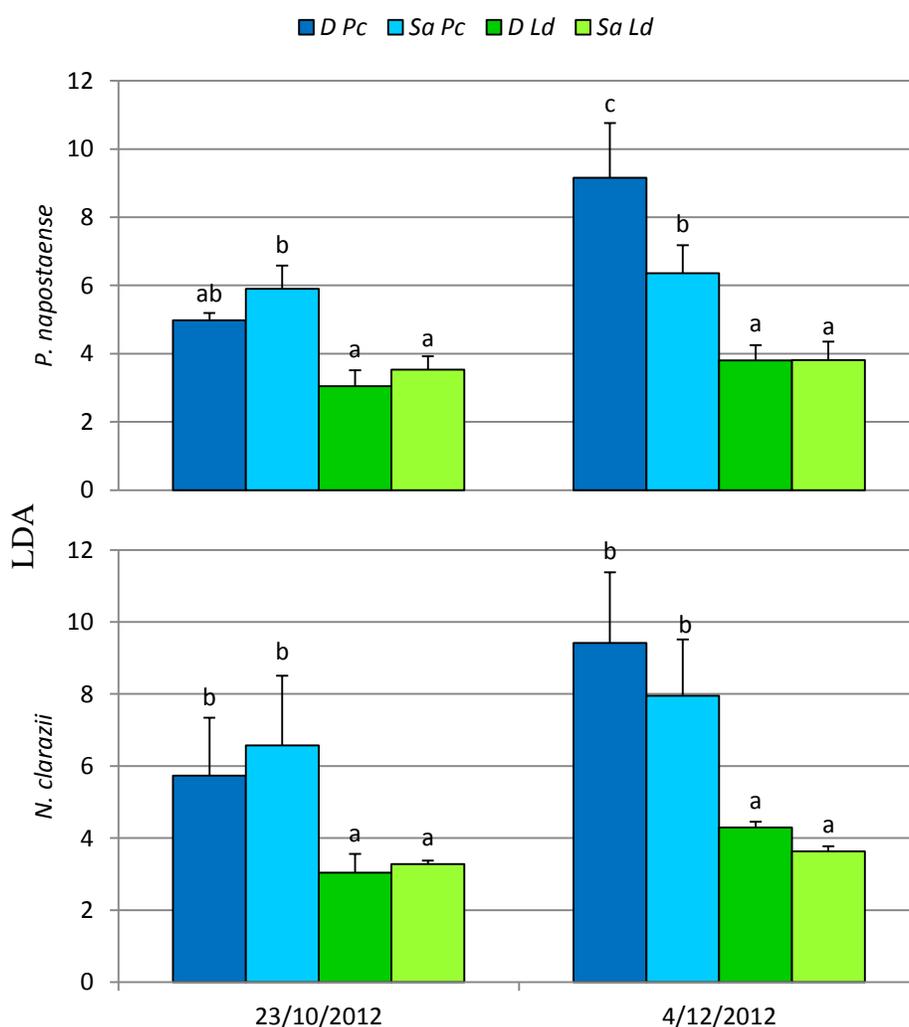


Figura 22. Porcentaje de lignina detergente ácida (LDA) en plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (D Pc – D Ld), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (SaPc – SaLd) en 23/10/2012 y 07/12/2012. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p > 0,05$). Cada columna, es la media de cinco plantas y las barras verticales representan el E.E.

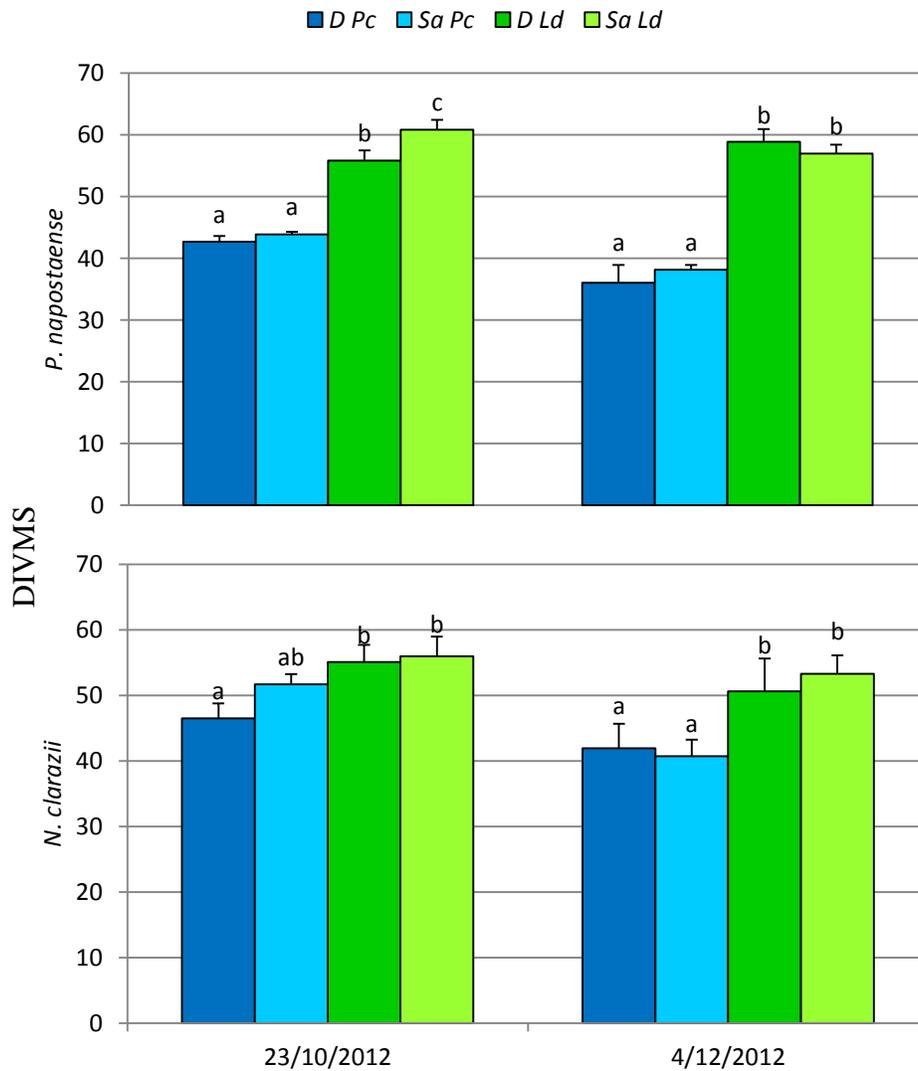


Figura 23. Porcentaje de digestibilidad *in vitro* de la materia seca (DIVMS) en plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (D Pc – D Ld), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (Sa Pc – Sa Ld) en 23/10/2012 y 07/12/2012. Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p > 0,05$). Cada columna, es la media de cinco plantas y las barras verticales representan el E.E.

Influencia de *P. caldenia* y *L. divaricata* sobre las condiciones microedáficas

Las precipitaciones para los años 2011, 2012 y 2013 fueron 369, 510 y 430 mm, respectivamente. En la Figura 24 se muestra la distribución mensual de las precipitaciones ocurridas durante el período de estudio.

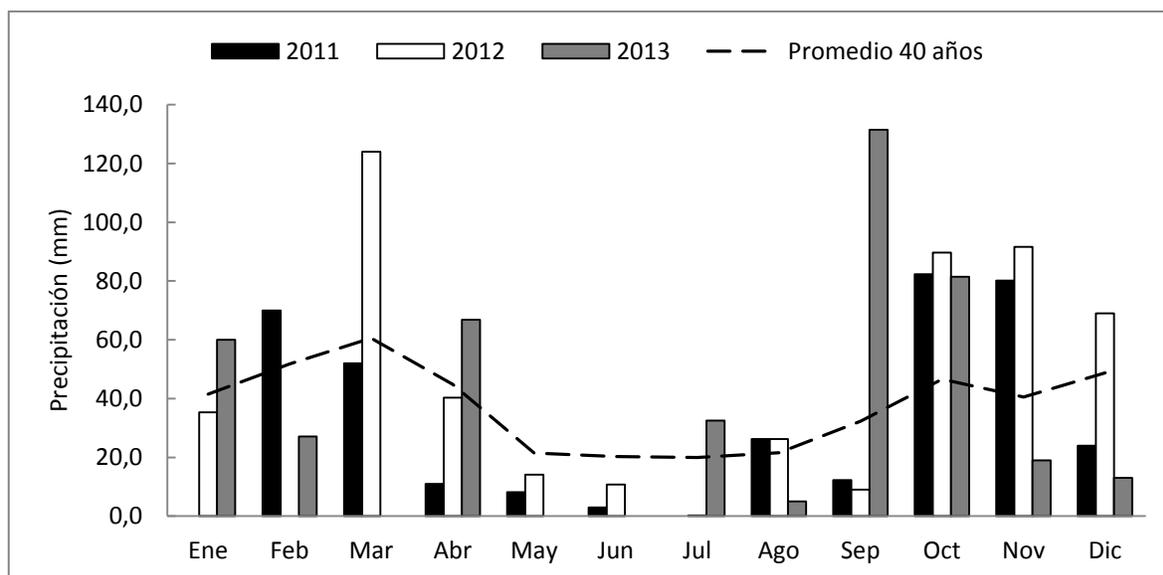


Figura 24. Precipitaciones registradas en la localidad de Rio Colorado, ubicada 20 km al sur del sitio de estudio, durante 2011, 2012 y 2013. Los datos fueron suministrados por el Servicio Meteorológico Nacional.

En septiembre y diciembre de 2011 (Tabla 1), y en marzo, octubre y noviembre de 2012 (Tabla 2) se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) en el contenido hídrico del suelo entre los sitios localizados debajo de las canopias de *P. caldenia* y *L. divaricata*, y en los espacios abiertos entre la canopia de ambas especies leñosas. En el resto de las fechas de muestreo, independientemente del período de estudio considerado, no se hallaron diferencias significativas entre ninguna de las situaciones evaluadas (Tablas 1 y 2).

En las últimas dos fechas de muestreo de 2012 (noviembre y diciembre) la temperatura del suelo registrada en los espacios abiertos entre leñosas fue mayor ($p < 0,05$) que la obtenida debajo de las canopias de *P. caldenia* y *L. divaricata* (Tabla 4). En el resto de las fechas de muestreo, independientemente del año considerado, no se detectaron diferencias significativas entre ninguna de las situaciones evaluadas (Tablas 3 y 4).

Tabla 1. Contenido hídrico (%) a 20 cm de profundidad debajo de la canopia y en los sitios abiertos entre individuos (SA) de *P. caldenia* y *L. divaricata* período de muestreo 2011. En cada fecha de muestreo, letras iguales no son diferentes significativamente ($p>0,05$). Cada valor, es la media de $n=6$.

2011	20-may	27-jun	29-jul	01-sep	04-oct	01-nov	15-nov	30-nov	16-dic
Debajo de <i>P. caldenia</i>	7,65 a	7,10 a	7,65 a	9,28 ab	6,72 a	9,80 a	9,67 a	11,24 a	7,06 a
Debajo de <i>L. divaricata</i>	7,52 a	7,34 a	7,76 a	9,22 a	5,78 a	8,67 a	10,87 a	11,20 a	10,12 b
SA	7,87 a	7,65 a	7,97 a	9,73 b	5,30 a	7,46 a	8,45 a	11,89 a	8,41 ab

Tabla 2. Contenido hídrico (%) a 20 cm de profundidad debajo de la canopia y en los sitios abiertos entre individuos (SA) de *P. caldenia* y *L. divaricata* período de muestreo 2012. En cada fecha de muestreo, letras iguales no son diferentes significativamente ($p>0,05$). Cada valor, es la media de $n=6$.

2012	29-mar	27-abr	08-jun	16-jul	19-sep	18-oct	06-nov	21-nov	07-dic
Debajo de <i>P. caldenia</i>	12,54 ab	11,18 a	12,55 a	9,96 a	10,15 a	22,18 b	9,23 b	7,62 a	14,28 a
Debajo de <i>L. divaricata</i>	13,92 b	10,02 a	11,99 a	8,29 a	10,22 a	20,83 ab	7,17 ab	6,69 a	16,70 a
SA	11,70 a	10,02 a	12,02 a	8,56 a	10,04 a	19,59 a	7,00 a	5,45 a	14,45 a

Tabla 3. Temperatura del suelo a 5 cm de profundidad debajo de la canopia y en los sitios abiertos entre individuos (SA) de *P. caldenia* y *L. divaricata* periodo de muestreo 2011. En cada fecha de muestreo, letras iguales no son diferentes significativamente ($p>0,05$). Cada valor, es la media de $n=6$.

2011	20-may	27-jun	29-jul	01-sep	04-oct	01-nov	15-nov	30-nov	16-dic
Debajo de <i>P. caldenia</i>	13,12 a	3,28 b	8,92 a	9,52 a	14,05 a	17,77 a	17,77 a	17,03 a	21,38 a
Debajo de <i>L. divaricata</i>	13,05 a	3,20 b	9,27 a	9,98 a	15,63 b	19,45 a	19,45 a	18,63 a	23,87 ab
SA	12,73 a	2,54 a	8,73 a	9,52 a	14,8 ab	19,96 a	19,96 a	21,31 b	26,86 b

Tabla 4. Temperatura del suelo a 5 cm de profundidad debajo de la canopia y en los sitios abiertos entre individuos (SA) de *P. caldenia* y *L. divaricata* periodo de muestreo 2012. En cada fecha de muestreo, letras iguales no son diferentes significativamente ($p>0,05$). Cada valor, es la media de $n=6$.

2012	29-mar	27-abr	08-jun	16-jul	19-sep	18-oct	06-nov	21-nov	07-dic
Debajo de <i>P. caldenia</i>	14,07 a	9,67 a	0,77 a	4,37 a	11,58 a	15,55 a	19,28 a	21,38 a	17,82 a
Debajo de <i>L. divaricata</i>	14,45 a	9,77 a	0,88 a	5,02 a	13,20 ab	15,73 a	20,47 a	23,08 a	19,42 a
SA	16,14 a	9,98 a	0,85 a	4,63 a	15,67 b	16,29 a	22,85 b	26,16 b	22,23 b

La densidad aparente del suelo, debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* fue menor ($p < 0,05$) que en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (Fig. 25). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre la densidad aparente debajo de la canopia *P. caldenia* y debajo de *L. divaricata*.

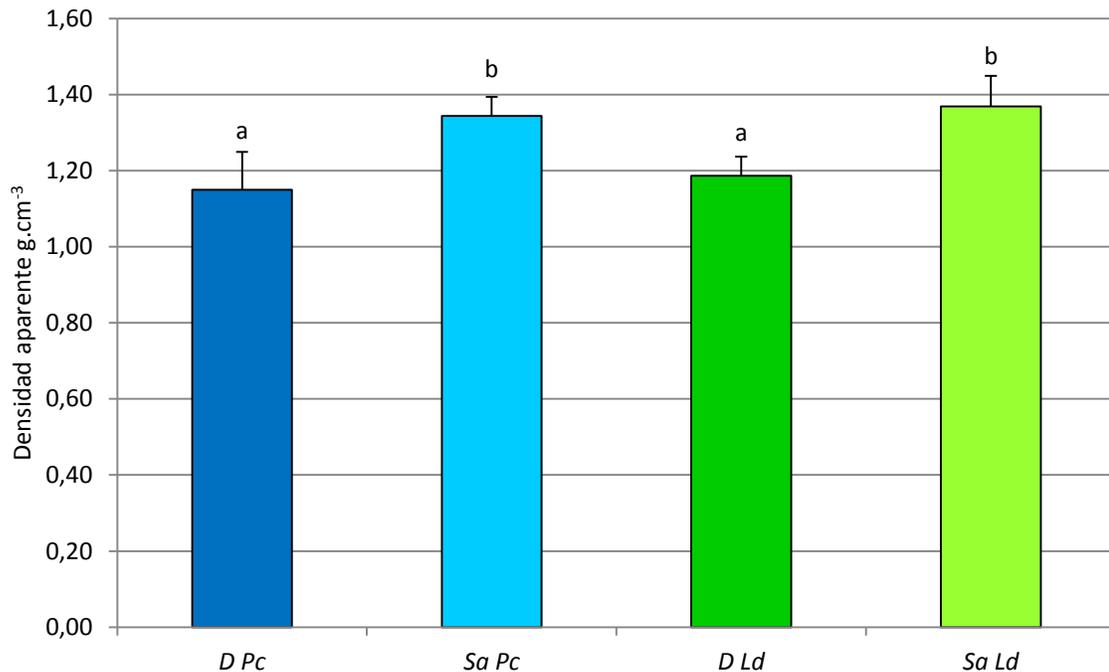


Figura 25. Densidad aparente ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) del suelo debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (D Pc – D Ld), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (Sa Pc – Sa Ld). Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p > 0,05$). Cada columna, es la media de $n=5$ y las barras verticales representan el E.E.

El pH del suelo debajo de la canopia de *L. divaricata* fue menor ($p < 0,05$) que en los sitios abiertos entre individuos de esa especie; mientras que, no se detectaron diferencias ($p > 0,05$) entre sitios en el caso de *P. caldenia* (Fig. 26).

El contenido de fósforo en el suelo, independientemente de la especie leñosa a considerar, fue similar ($p > 0,05$) debajo de la canopia y en los espacios abiertos entre individuos de ambas especies (Fig. 27).

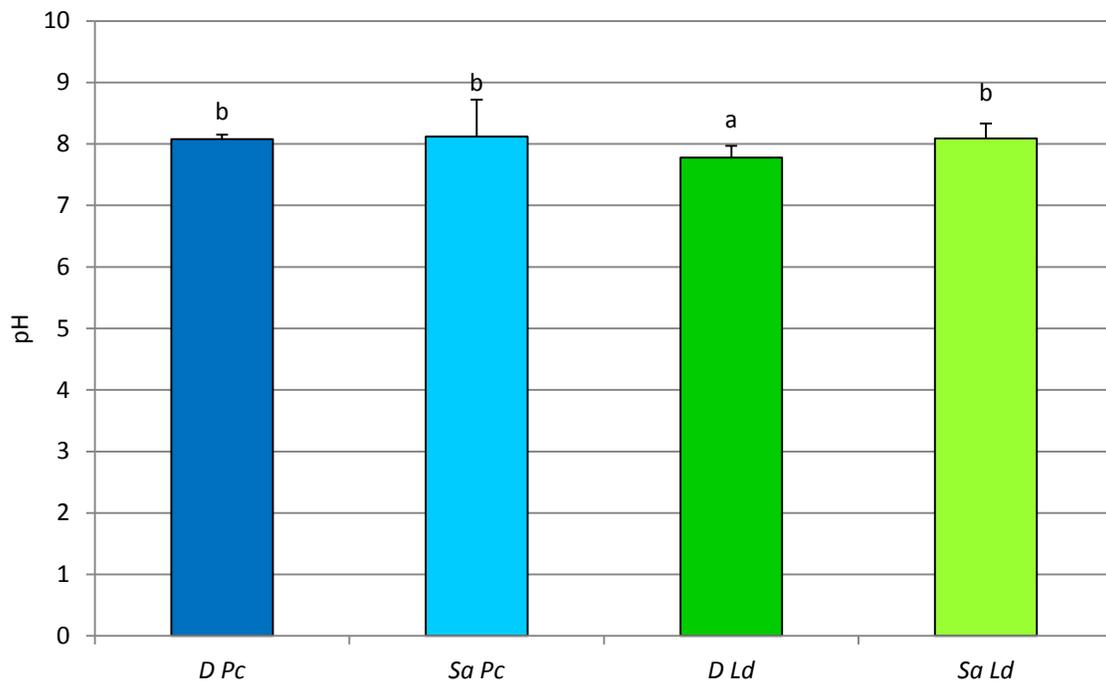


Figura 26. Valores de pH del suelo debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (*D Pc* – *D Ld*), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (*Sa Pc* – *Sa Ld*). Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p > 0,05$). Cada columna, es la media de $n=6$ y las barras verticales representan el E.E.

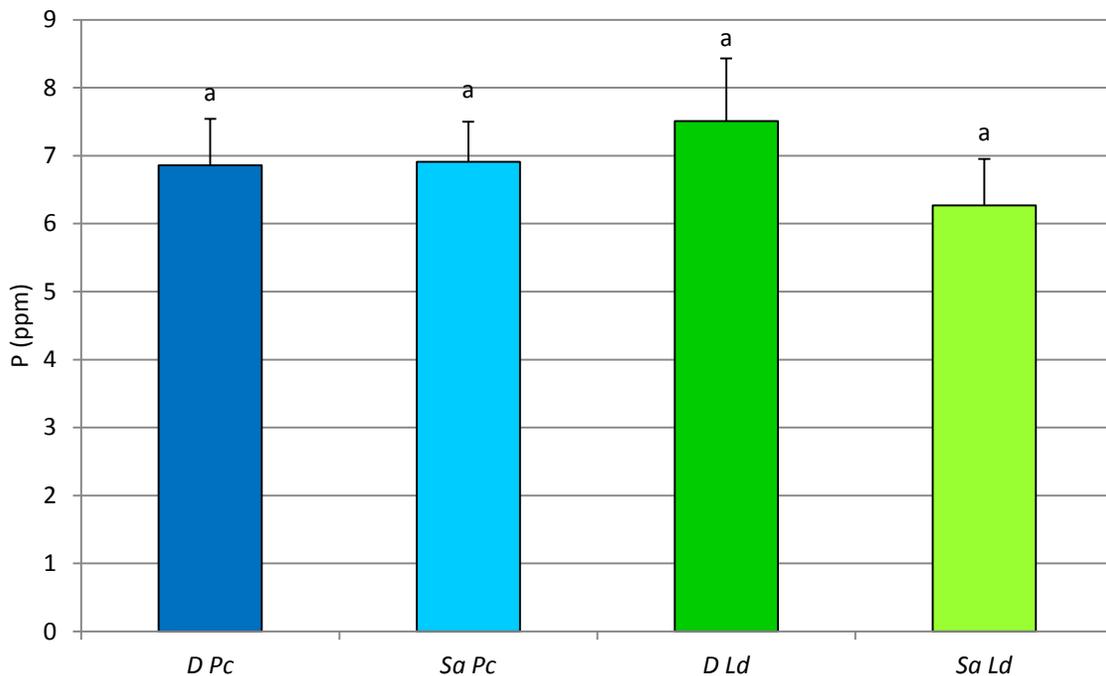


Figura 27. Contenido de fósforo (ppm) del suelo debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (*D Pc* – *D Ld*), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (*Sa Pc* – *Sa Ld*). Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p > 0,05$). Cada columna, es la media de $n=6$ y las barras verticales representan el E.E.

El contenido de materia orgánica en el suelo debajo de la canopia de ambas especies leñosas fue mayor ($p < 0,05$) que en los sitios abiertos entre individuos (Fig. 28). Asimismo, el contenido de materia orgánica en el suelo fue mayor ($p > 0,05$) debajo de la canopia de *P. caldenia* que debajo de la canopia de *L. divaricata* (Fig. 28). Sin embargo, en este último caso, no se hallaron diferencias estadísticas significativas ($p > 0,05$).

El contenido de nitrógeno en el suelo debajo de la canopia de las leñosas estudiadas fue mayor ($p < 0,05$) que en los sitios abiertos entre individuos de *P. caldenia* y *L. divaricata*. (Fig. 29). De igual modo, el contenido de nitrógeno en el suelo debajo de la canopia de *P. caldenia* fue mayor ($p < 0,05$) que debajo de la canopia de *L. divaricata* (Fig. 29).

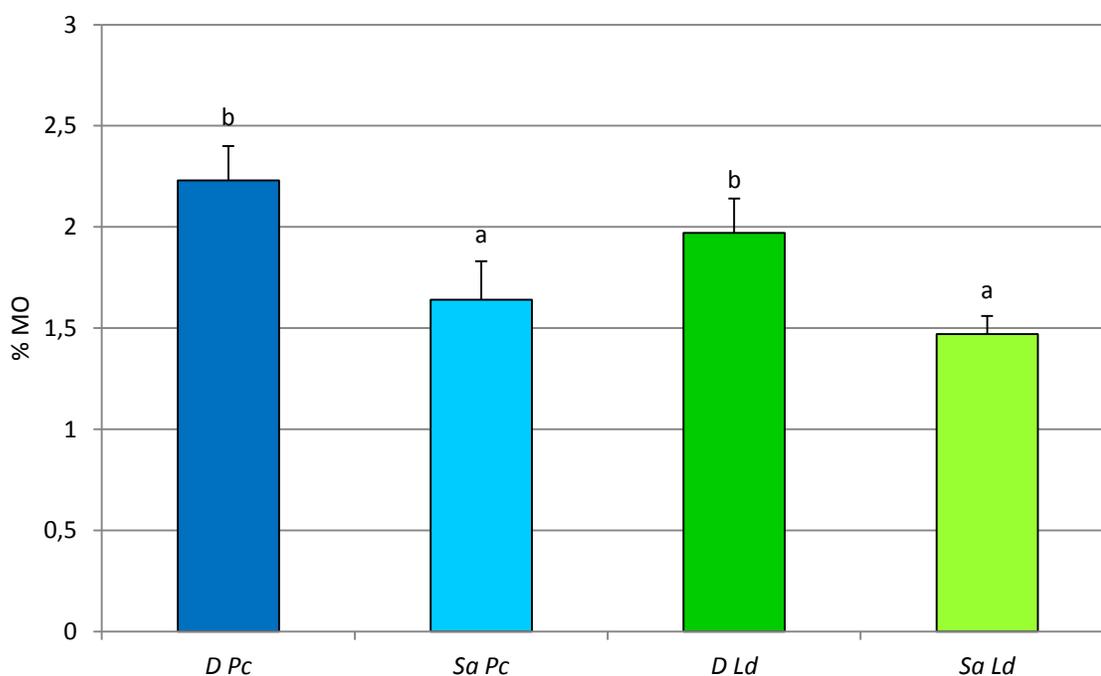


Figura 28. Contenido materia orgánica (%MO) del suelo debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (D Pc – D Ld), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (SaPc – SaLd). Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p > 0,05$). Cada columna, es la media de $n=6$ y las barras verticales representan el E.E.

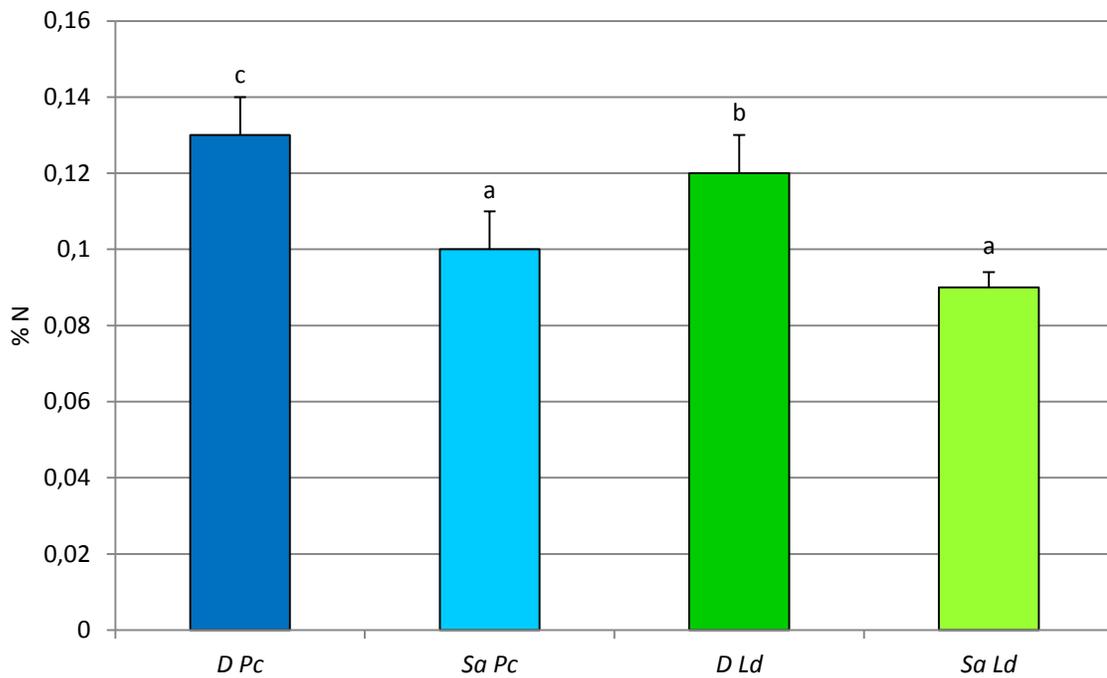


Figura 29. Contenido de nitrógeno (%) del suelo debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* (*D Pc* – *D Ld*), y en los sitios abiertos entre individuos de ambas especies (*Sa Pc* – *Sa Ld*). Las columnas con letras iguales no son diferentes significativamente ($p > 0,05$). Cada columna, es la media de $n=6$ y las barras verticales representan el E.E.

DISCUSIÓN

El número de hojas verdes en las macollas de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* varió a través del tiempo durante el año y entre años. Sin embargo, en general el número de hojas verdes en las macollas de ambas gramíneas no fue afectado por *P. caldenia* y *L. divaricata*, y tampoco se observaron diferencias en relación a la ubicación de las plantas de gramíneas con respecto a los individuos de esas especies leñosas (Figs. 5 y 6). Las gramíneas forrajeras tienen un número de hojas verdes máximo por macolla, una vez alcanzado el mismo, por cada hoja nueva que aparece la hoja más vieja muere (Davies, 1988).

Usualmente, las gramíneas perennes tienen un número de hojas verdes relativamente constante durante su ciclo anual de crecimiento (Davies, 1977); no obstante, el número de hojas verdes en las macollas de *P. napostaense* y *N. clarazii* durante la fase reproductiva fue algo mayor que durante la fase vegetativa como resultado de la elongación de los entrenudos. Además, el número de hojas verdes puede ser modificado por la disponibilidad de agua y nutrientes (Longnecker y Robson, 1994). Por lo tanto, al menos en parte, las diferencias observadas dentro del año y entre años podrían deberse a diferencias en las precipitaciones (Fig. 24) y en el contenido hídrico del suelo (Tablas 1 y 2). Por otro lado, la ausencia de diferencias en el número de hojas verdes en las macollas de las plantas de ambas gramíneas que crecieron debajo de la canopia y en los sitios abiertos entre individuos de *P. caldenia* y *L. divaricata* podría atribuirse parcialmente al similar contenido hídrico del suelo que tuvieron (Tablas 1 y 2); mientras que, las diferencias encontradas debajo de la canopia y en los sitios abiertos entre individuos de ambas leñosas en el contenido de materia orgánica (Fig. 28) y de nitrógeno (Fig. 29) podrían no haber sido suficientes para favorecer diferencias en el número de hojas verdes.

En general, aceptando el sesgo obvio impuesto por las condiciones climáticas en cada período de estudio y por la respuesta individual de cada uno de los parámetros morfométricos evaluados, la altura, la longitud del tallo más vainas, la longitud de láminas verdes y la longitud total verde de las macollas de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* fueron mayores que las registradas en las macollas de aquellas plantas que crecieron en los sitios abiertos entre individuos de esas especies leñosas (Figs. 7; 8; 9; 10; 11; 12; 13 y 14). Estas diferencias entre las diferentes situaciones de estudio establecidas no pueden atribuirse a diferencias en el contenido hídrico del suelo ya que

las misma fueron casi inexistentes (Tablas 1 y 2). Las mismas podrían ser mejor explicadas por las diferencias en el contenido de materia orgánica y de nitrógeno ya que estos parámetros fueron mayores debajo de la canopia de las especies leñosas que en los sitios abiertos entre individuos de esas especies leñosas (Figs. 28 y 29). Resultados similares reportaron Belsky *et al.* (1989) para *Acacia tortilis* y *Adansonia digitata* en las sabanas africanas, por López-Pintor *et al.* (2006) para *Retama sphaerocarpa* en pastizales mediterráneos (2006). Lopez-Pintor *et al.* (2006) no hallaron diferencias en el contenido de fosforo y pH en el suelo con la distancia desde la corona del arbusto. Belsky *et al.* (1989) reportaron un contenido de fosforo alto en el suelo junto al tronco de los árboles; sin embargo, el mismo declinó drásticamente dentro del área de influencia de la canopia. Asimismo, estos autores no encontraron diferencias en el pH del suelo en relación a la distancia desde el tronco de los árboles. En general, estos resultados coinciden parcialmente con los obtenidos en el presente estudio en el cual sólo se encontraron diferencias en el pH debajo de la canopia de *L. divaricata* (Fig. 26) con respecto a las otras situaciones de estudio establecidas.

Las macollas de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* tendieron a mostrar una mayor longitud total verde que las macollas de aquellas plantas que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata*. Sin embargo, sólo se encontraron diferencias significativas al final de la primavera en 2011 y 2012 para *N. clarazii* y para ambas gramíneas estudiadas, respectivamente (Figs. 13 y 14). Esto coincidió con las temperaturas del suelo más bajas que se registraron en primavera debajo de la canopia de *P. caldenia* (Tabla 3 y 4). Estos resultados concuerdan con los informados por Buschiazzo *et al.* (2004). Estos autores, encontraron en el norte del Caldenal, que durante el verano debajo de la canopia de *P. caldenia* las temperaturas del suelo fueron cercanas a 35 °C; mientras que, en los sitios abiertos las mismas alcanzaron valores próximos a 65 °C.

Las diferencias en las temperaturas del suelo registradas debajo de la canopia de *P. caldenia* y los sitios abiertos entre individuos de esa especie leñosa, pero no para el caso de *L. divaricata*, pueden atribuirse a las diferencias en la arquitectura de la canopia que existen entre estas especies leñosas. Diferencias en la arquitectura de la planta podrían explicar diferencias en la cantidad de radiación solar que llegan al suelo; y por lo tanto, las diferencias en las temperaturas registradas en el suelo. *P. caldenia* exhibe una canopia hemisférica inclinada hacia el punto cardinal desde el que se recibe la mayor cantidad de radiación solar durante el ciclo de crecimiento de esta especie (*i.e.* desde el sur durante primavera y verano). No

obstante, no parece existir ningún patrón específico en relación a la arquitectura de la canopia de *L. divaricata* que muestra una forma de cono invertido (Cano, 1988; Kropfl *et al.*, 2012).

Las diferencias en las temperaturas del suelo deberían traducirse en diferencias en el contenido de agua en el suelo como resultado de la influencia sobre las tasas de evapotranspiración (Smith *et al.*, 1994). Coincidentemente, en el Caldenal Llorens y Frank (1999) encontraron que el contenido hídrico del suelo debajo de la canopia de las especies arbustivas fue mayor que en los sitios abiertos. Sin embargo, en el presente trabajo, el contenido hídrico del suelo no difirió entre las diferentes situaciones de estudio establecidas. Las únicas excepciones fueron las bajas temperaturas registradas debajo de la canopia de *P. caldenia* en primavera (Tablas 3 y 4). Esto podría deberse a una elevada demanda de agua por parte de las gramíneas como consecuencia del incremento de sus tasas de crecimiento durante el período de floración (Langer, 1972), lo que puede haber anulado cualquier aumento en el contenido hídrico del suelo favorecido por la sombra proporcionada por la canopia de las especies leñosas. Los resultados obtenidos en este estudio coinciden parcialmente con los reportados por Belsky *et al.* (1993) quienes, en un estudio similar llevado a cabo en las sabanas africanas, hallaron que el contenido hídrico del suelo fue mayor debajo de la canopia de los árboles que en los espacios abiertos debido a las menores temperaturas y a las reducidas tasas de evapotranspiración al comienzo del ciclo anual de crecimiento de las gramíneas. Sin embargo, con el progreso de la estación de crecimiento, las gramíneas crecieron más rápido debajo de la canopia de los árboles que en los espacios abiertos extrayendo cantidades crecientes de agua del suelo; y por lo tanto, igualando el contenido de agua entre sitios hacia el final del ciclo anual de crecimiento de las gramíneas. La ausencia de diferencias en el contenido hídrico del suelo entre sitios debajo de la canopia de las especies leñosas y sitios abiertos, no obstante las diferencias en las temperaturas del suelo, puede también explicarse por el efecto de la intercepción de la precipitación por la canopia de las especies leñosas durante pequeños eventos de lluvias. Kröpfl *et al.* (2002) informaron que *L. divaricata* con frecuencia reduce la disponibilidad de agua en suelo debajo de su canopia. Belsky *et al.* (1989) mostraron que la proporción de precipitación interceptada por la canopia de los árboles estuvo relacionada que la magnitud del evento de lluvia, oscilando desde 100 a 0 % para eventos de lluvias de 2 a 20 mm, respectivamente.

Otra posible explicación para la mayor longitud total verde, y de los distintos parámetros morfométricos que aportan a la misma, registrada en las macollas de las plantas de gramíneas que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y no de aquellas que lo hicieron debajo de *L.*

divaricata puede estar relacionada a las diferencias encontradas en el contenido de nitrógeno y materia orgánica en el suelo. Aunque no se detectaron diferencias estadísticas, el contenido de nitrógeno y de materia orgánica en el suelo tendieron a ser mayores debajo de la canopia de *P. caldenia* que debajo de la canopia de *L. divaricata* (Figs. 28 y 29). Esto puede ser atribuido a que estas especies leñosas tienen hojas con distinta forma y hábito foliar. Según Whitford *et al.* (1996), la diferencia en la arquitectura de la canopia (*i.e.* hemisférica vs cónica) provoca diferencias en la turbulencia del viento; y por lo tanto, contribuyen en la acumulación de partículas finas y broza. Estos autores encontraron que la acumulación y retención de broza fue mayor debajo de arbustos cuya canopia tenía forma hemisférica que en aquellos cuya canopia tenía forma cónica. Aunque en este estudio no se registraron la turbulencia del viento y la cantidad de broza depositada, esta última puede brindar una posible explicación para el mayor contenido de nitrógeno y materia orgánica en suelo hallado debajo de la canopia hemisférica de *P. caldenia* que debajo de la canopia cónica de *L. divaricata*. Además, el hábito foliar (*i.e.* caducifolio vs siempre verde) también puede afectar el contenido de nitrógeno y materia orgánica en el suelo como resultado de una deposición diferencial de broza. Se ha demostrado que la longevidad de las hojas en árboles caducifolios en bosque templados oscila entre 90 y 180 días, mientras que, la longevidad de las hojas en un bosque templado de especies siempre verdes es considerablemente más largo, con frecuencia superior a los 500 días (Kikuzawa, 1995). La mayor longevidad de las hojas en las especies siempre verdes juega un rol importante como un mecanismo de conservación de nutrientes; en contraste, con la elevada eficiencia de reabsorción típica de las especies caducifolias (Aerts, 1996). Sin embargo, aún se desconoce la extensión de las diferencias en el reciclado de nutrientes entre especies leñosas caducifolias y siempre verdes en el ecosistema estudiado.

La biomasa aérea total de las gramíneas perennes forrajeras evaluadas *P. napostaense* (Fig. 17) más *N. clarazii* (Fig. 18), al final de cada período de muestreo 2011, 2012 y 2013 fueron 539,7; 670,7 y 996,9 kgMS.ha⁻¹, respectivamente. Esta tendencia creciente estaría estrechamente relacionada con los aumentos producidos en las precipitaciones durante los tres ciclos anuales en que se realizó el ensayo (Fig. 24). Estos resultados coinciden con los informados por Frank *et al.* (1998) y Estelrich y Castaldo (2014). Estos autores encontraron una regresión lineal positiva entre las precipitaciones y la biomasa aérea producida por las especies forrajeras (ej. *P. napostaense*, *N. tenuis*, *P. ligularis*, *Digataria californica*) en distintas comunidades vegetales representativas del Caldenal.

La biomasa aérea acumulada, mostró un comportamiento diferencial entre *P. napostaense* (Fig. 17) y *N. clarazii* (Fig. 18) en función de la leñosa considerada. La presencia de *L. divaricata* habría favorecido la producción de biomasa aérea de *P. napostaense*; mientras que, la presencia de *P. caldenia* habría favorecido la producción de biomasa aérea de *N. clarazii*. Según Burrows (1993), son muchas las variables a considerar al evaluar el efecto de las especies leñosas sobre la producción del estrato herbáceo, ya que esta puede variar con la especie leñosa presente y con las condiciones ambientales. Las diferentes especies de plantas herbáceas pueden responder de manera diferente a la presencia de distintos tipos de especies leñosas y el efecto de las leñosas sobre las plantas que crecen bajo su influencia puede variar con la densidad y la distribución de la especie leñosa (Jentsch *et al.*, 1996). En general, las especies leñosas estudiadas no afectaron significativamente la producción de biomasa aérea de *P. napostaense* y *N. clarazii*. Esto se habría debido, al menos en parte, a diferencias inherentes a la densidad y el tamaño de las plantas de las gramíneas estudiadas presentes en los diferentes sitios, debajo y en los espacios abiertos entre la canopia de las especies leñosas evaluadas. Asimismo, diferencias en la composición de las especies herbáceas acompañantes podrían haber influenciado en la respuesta observada en *P. napostaense* y *N. clarazii*. Harrington y John (1990), Belsky *et al.* (1993) y Kinyamario *et al.* (1995) señalaron que la composición de especies herbáceas debajo de las especies leñosas generalmente difiere de la encontrada en los espacios abiertos. Ello fue atribuido a diferencias relacionadas con la tolerancia al sombreado, al estrés hídrico y al pastoreo. Además, en algunos casos la vegetación que se asocia a una determinada leñosa puede diferir en composición, densidad y diversidad de especies a la que se asocia a otra especie de leñosa (Vetaas, 1992). En esta tesis no se determinaron la densidad y la cobertura aérea de las gramíneas estudiadas en los sitios en relación a la influencia de las especies leñosas. No obstante, la densidad de *P. napostaense* habría sido mayor en el área de influencia de *L. divaricata*; mientras que, la densidad de *N. clarazii* lo fue en el área de influencia de *P. caldenia* (observación personal).

El mayor contenido de materia orgánica (Fig. 28) y nitrógeno (Fig.29), y la menor densidad aparente (Fig. 25) del suelo registrados debajo de la canopia de *L. divaricata* con respecto a los observados en los sitios abiertos entre individuos de esta especie leñosa podría al menos parcialmente explicar la mayor ($p < 0,05$) producción de biomasa aérea de *P. napostaense* debajo de la canopia de *L. divaricata* que en los sitios abiertos entre individuos de esta especie leñosa (Fig. 17). La mejora de las condiciones microedáficas debajo de la canopia de las especies leñosas favorecería, principalmente en los ecosistemas áridos y semiáridos, el crecimiento del estrato herbáceo que se encuentra debajo de su influencia. Dicha mejora se

traduce en una mayor disponibilidad de nutrientes (Pugnaire *et al.*, 1996), en un aumento del agua disponible en el suelo (Dawson, 1993) y un uso más eficiente del agua disponible por las gramíneas que crecen debajo de la canopia de las especies leñosas (Belsky *et al.*, 1993). En consecuencia, la producción de biomasa aérea suele ser mayor debajo de la canopia de las especies leñosas en comparación con los sitios abiertos (Scholes *et al.*, 1997). Contrariamente, la producción de biomasa aérea de *N. clarazii* debajo de la canopia de *P. caldenia* fue menor que en los sitios abiertos entre plantas de esta especie leñosa (Fig. 18). Esta respuesta podría deberse a que *N. clarazii* tendría mayores niveles de saturación de luz que *P. napostaense* y por ende requeriría mayor cantidad de radiación para llevar a cabo la fotosíntesis. La reposición en primavera del área foliar fotosintéticamente activa de las plantas de *P. caldenia* habrían reducido la cantidad de radiación solar necesaria para la fotosíntesis de las plantas de *N. clarazii*. Según Larcher (1995), los niveles de saturación de luz de las gramíneas C₃ coinciden con los registrados debajo de la canopia de *Prosopis glandulosa* durante la primavera. Por otro lado, Heitschmidt *et al.* (1986) informaron que las plantas de *P. glandulosa* pueden presentar áreas foliares que en algunos casos dejan disponible poca radiación fotosintéticamente activa para el crecimiento de las gramíneas que crecen debajo de su canopia. El sombreado de las especies leñosas redujo la producción de las gramíneas forrajeras que crecieron debajo de la canopia de especies leñosas en pastizales naturales africanos (Weltzin y Coughenour, 1990). Resultados similares fueron reportados por Pieper (1990) y Walker *et al.* (1981).

Juniperus spp., una especie leñosa de características perennifolias y ampliamente distribuida en diversos pastizales naturales de Estados Unidos, afectó negativamente la producción aérea de las especies herbáceas (*Pseudoroegneria spicata*, *Festuca idahoensis* y *Poa ampla*) que crecen debajo de su canopia en relación con la producción de aquellas especies herbáceas que crecen en los sitios abiertos (McPherson y Wright, 1990; Tinte *et al.*, 1995; Miller *et al.*, 2000). Contrariamente, la producción aérea de los componentes del estrato herbáceo que crecieron debajo de la canopia de *Acacia farnesiana* (perennifolia) fue 9-30% mayor que la de aquellos componentes que crecieron en los sitios abiertos. Por otro lado, Mc Daniel *et al.* (1982), Bedunah y Sosebee (1984) y Kahi *et al.* (2009) informaron que las especies leñosas de hoja caduca favorecen la producción aérea de las especies herbáceas que crecen debajo de su canopia. Sin embargo, Laxson *et al.* (1997) reportaron que la producción aérea del estrato herbáceo (*Sporobolus cryptandrus*, *Buchloe dactyloides*, *Hordeum pusillum* y *Bromus unioloides*) se redujo entre el 37 y el 61% debajo de la canopia de *P. glandulosa*, leñosa con follaje caducifolio, en relación a la registrada en los sitios abiertos. La diversidad de respuestas observadas podría deberse al tamaño, a la densidad, a las

características del sistema radical de las especies leñosas presentes y a las alteraciones microclimáticas registradas en su área de influencia, a la cantidad y frecuencia de las precipitaciones, y a las características de las especies que dominan el estrato herbáceo (Scifres *et al.*, 1982; Heitschmidt *et al.*, 1988; Ansley *et al.*, 1990; Scholes y Archer, 1997; Schenk y Jackson, 2002; Ansley *et al.*, 2004; Villegas *et al.*, 2010). La producción de biomasa aérea de las gramíneas evaluadas no mostró diferencias significativas ($p > 0,05$) entre los sitios localizados debajo de la canopia de *P. caldenia* y debajo de la canopia de *L. divaricata* (Figs. 17 y 18).

La presencia de especies leñosas pueden alterar la disponibilidad de luz, agua y nutrientes afectando de esa manera la calidad forrajera de las gramíneas perennes que dominan el estrato herbáceo. Sin embargo, las altas concentraciones de nutrientes que comúnmente ocurren en el área de influencia de las especies leñosas no mejoran necesariamente la calidad de las gramíneas perennes que allí crecen debido al aumento en el contenido de lignina detergente ácida que se produce en los tejidos de las mismas (Belsky, 1994; Scholes y Archer, 1997; Anderson *et al.*, 2001).

El contenido de proteína bruta, al final del período de crecimiento vegetativo, en las plantas de *P. napostaense* que crecieron debajo de la canopia de ambas especies leñosas estudiadas fue menor ($p < 0,05$) que el de aquellas plantas que crecieron en los sitios abiertos (Fig. 19). Sin embargo, el contenido de proteína bruta de las plantas de *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* fue mayor ($p < 0,05$) que el de aquellas plantas que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata* (Fig. 19). El mayor contenido de nitrógeno en el suelo registrado debajo de la canopia de *P. caldenia* en relación al hallado debajo de la canopia de *L. divaricata* podría explicar, al menos en parte, este resultado. East y Felker (1993) hallaron que el contenido de proteína bruta hacia el final del período de crecimiento reproductivo en las plantas de *Elymus canadensis* y *E. virginatum* (gramíneas perennes C_3), y *Panicum maximum* y *Setaria leucopila* (gramíneas perennes C_4) que crecieron debajo de la canopia de *P. glandulosa* fue mayor que el de las plantas que crecieron en sitios abiertos. Resultados similares fueron informados para *P. maximum* por Deinum *et al.* (1996), Durr y Rangel (2000) y Treydte *et al.* (2007). Al final del período de crecimiento reproductivo, el contenido de proteína bruta de *P. napostaense* y *N. clarazii* fue similar ($p > 0,05$) en todos los sitios de estudio establecidos (Fig. 19). Esta respuesta podría deberse a que el nitrógeno se concentra (80%) en las láminas fotosintéticamente más activas de la planta; mientras que, a causa de los procesos normales de maduración su concentración es muy baja en los tejidos

senescentes (Fahey *et al.*, 1994). Por otro lado, más allá de la calidad individual de cada especie forrajera perenne, el contenido de proteína bruta en el período otoño-invierno-primavera en *P. napostaense*, *N. clarazii* y *P. ligularis* en años con precipitaciones medias alcanza en conjunto el 10 % lo que permite que los vacunos a pastoreo cubran sus requerimientos nutricionales (Rabotnikof, 2004).

En ambas gramíneas estudiadas, al final del período de crecimiento vegetativo, el mayor porcentaje de fibra detergente neutra y acida se registró en las plantas que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata*; sin embargo, no siempre las diferencias fueron estadísticamente significativas en relación a los restantes sitios evaluados (Figs. 20 y 21). Al final del período de crecimiento reproductivo, sólo se encontraron diferencias en el porcentaje de fibra detergente neutra entre las plantas de *N. clarazii* que crecieron debajo de las canopias de *P. caldenia* y *L. divaricata* (Fig. 20). Algunos estudios (Treydte *et al.*, 2007; East y Felker, 1993) indicarían que mayores contenidos de proteína bruta podrían ser acompañados por un mayor contenido de fibra en las gramíneas perennes que crecen debajo de las especies leñosas. Un alto contenido de fibra reduce la digestibilidad de las gramíneas consumidas por los rumiantes (Norton *et al.*, 1991) y esa menor digestibilidad afecta negativamente el aprovechamiento de otros nutrientes tales como la proteína bruta (Mc Donald *et al.*, 1988).

En ambas gramíneas perennes estudiadas, al final de ambos períodos de crecimiento, el porcentaje de lignina detergente ácida de las plantas que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y en los sitios abiertos entre individuos de esta leñosas fue mayor que el de aquellas plantas que crecieron debajo de la canopia de *L. divaricata* y en los sitios abiertos entre individuos de la misma. Asimismo, aunque no en todos los casos las diferencias fueron estadísticamente significativas, al final del período de crecimiento vegetativo el porcentaje de lignina detergente ácida fue mayor en los sitios abiertos entre individuos de *P. caldenia* que debajo de su canopia; mientras que, al final del período de crecimiento reproductivo se observó lo contrario. *Larrea divaricata* no afectó el porcentaje de lignina detergente ácida de las gramíneas estudiadas en ninguno de los periodos de crecimiento evaluados (Fig. 22). Resultados similares fueron informados por East *et al.* (1993) para plantas de *P. maximum* que crecieron debajo de la canopia de *P. glandulosa*. Según Fahey *et al.* (1994), el aumento de lignina en los tejidos de las gramíneas perennes es consecuencia de la necesidad que las plantas adquieran mayor solidez cuando presentan una mayor acumulación de biomasa aérea. La mayor longitud del tallo más vainas verdes que tuvieron las macollas de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron en el área de influencia de *P. caldenia* (Figs. 9 y 10)

supondría una mayor acumulación de biomasa aérea en esas plantas. Esto explicaría, al menos en parte, los resultados obtenidos en ambas gramíneas estudiadas.

La estructura de sostén de las plantas de gramíneas está constituida por la pared celular de los distintos tejidos que la forman. Esta estructura sufre modificaciones físicas y/o químicas a medida que las plantas avanzan en su ciclo anual de crecimiento. Así, las mismas son capaces de regular su capacidad de sostén, pero al mismo tiempo se vuelven menos susceptibles a la acción de los microbios del rumen perdiendo digestibilidad (Fahey *et al.*, 1994). Hacia el final del ciclo anual de crecimiento las plantas acumulan biomasa aérea y aumenta la proporción de las vainas que sirven de sostén a las láminas. Además, aumenta la cantidad de tejidos de sostén dentro de las láminas lo cual provoca que la digestibilidad disminuya (Jung *et al.*, 1993). En general, si bien los datos no fueron analizados estadísticamente, la digestibilidad *in vitro* de ambas gramíneas estudiadas, fue menor hacia el final de sus ciclos anuales de crecimiento (Fig. 23). Asimismo, en ambos estadios de crecimiento evaluados, la menor ($p < 0,05$) digestibilidad *in vitro* de *P. napostaense* y *N. clarazii* se registró debajo de la canopia de *P. caldenia* y en los sitios abiertos entre plantas de esta leñosa. Esto se debería al mayor contenido de lignina detergente ácida que se registraron en las plantas de ambas gramíneas que crecieron en esos sitios (Fig. 22). Según Senanayake (1995), el contenido de lignina detergente ácida aumenta reduciendo la digestibilidad *in vitro* de las plantas de gramíneas a medida que aumenta el nivel de sombreado al que están expuestas las mismas. Por otro lado, el porcentaje de digestibilidad *in vitro* de ambas gramíneas evaluadas no difirió entre las plantas que crecieron debajo de las canopias de *P. caldenia* y *L. divaricata* y aquellas que lo hicieron en los espacios abiertos entre individuos de estas especies (Fig. 23). Similares resultados fueron reportados por East y Felker (1993) para gramíneas forrajeras perennes (C_3 y C_4) que crecieron debajo de la canopia de *P. glandulosa* y sitios abiertos

Leng (1990) define a los forrajes de baja calidad como aquellos que poseen menos del 55 % de digestibilidad de la materia seca, del 8 % de proteína bruta y de 100 g/Kg de azúcares solubles, y elevados niveles de fibra lignificada. En general, independientemente del micrositio y de la especie leñosa considerada, según los valores registrados en ambas fechas de muestreo *P. napostaense* y *N. clarazii* podrían ser consideradas especies de baja calidad forrajera. Cozzarin *et al.* (2006) reportaron para *P. napostaense* valores similares a los obtenidos en este trabajo: 6,4 % de proteína bruta, 69,2 % de fibra detergente neutra y 3,5 % de lignina. Esterlich y Cano (1996) al evaluar mensualmente, durante de un año, la

degradabilidad ruminal de *P. napostaense* encontraron que la misma osciló entre 50 y 68 %. Los autores sugieren que esta gramínea aportaría forraje de buena calidad desde el punto de vista de la degradabilidad durante todo el año. Por otro lado, Kröpfl *et al.* (2012) cita que los porcentajes de proteína bruta y de digestibilidad *in vitro* en *N. clarazii* fueron de 8-10 % y 55-62 %, respectivamente.

Según Dhon *et al.* (2013), los efectos de facilitación de las especies leñosas sobre las gramíneas se manifiestan en ambientes donde existen marcadas limitaciones en las disponibilidad de recursos. Este comportamiento está relacionado con la teoría de los gradientes de estrés (Callaway, 1995; Bertness y Callaway, 1994; Callaway *et al.*, 2002). Así, las especies leñosas podrían facilitar directa o indirectamente la performance de las gramíneas perennes cuando incrementan la disponibilidad de un recurso o afectarla en forma negativa cuando compiten por él. Cuando los beneficios derivados de la mejora en la disponibilidad de agua en el suelo en el área de influencia de las especies leñosas superan a los perjuicios provocados por el sombreado de las mismas la ocurrencia de la facilitación es altamente probable (Holmgren *et al.*, 1997).

En general, los resultados obtenidos en este estudio sugerirían que *P. caldenia* y *L. divaricata* al mejorar en su área de influencia el contenido de nitrógeno, materia orgánica y densidad aparente del suelo tendrían un cierto nivel de facilitación sobre *P. napostaense* y *N. clarazii*; sin embargo, esta mejora no favoreció significativamente el crecimiento aéreo de sus macollas, la producción de biomasa aérea y/o algunos parámetros asociados con su calidad forrajera.

El incremento de especies leñosas nativas en el sur del Caldenal ha sido favorecido por las fluctuaciones climáticas, el fuego, el pastoreo y sus interacciones. A su vez, este incremento se tradujo en alteraciones en la biodiversidad, la capacidad de carga animal, la distribución del agua, y la producción primaria y secundaria de los pastizales naturales de la región. Por lo tanto, conocer y comprender los aspectos involucrados en la interacción especies leñosas/gramíneas perennes resulta relevante en relación a la estabilidad y sustentabilidad de los mismos. En ese sentido, los resultados obtenidos en el presente estudio aportan datos iniciales relevantes de la influencia de *P. caldenia* y *L. divaricata* sobre el crecimiento aéreo, la producción de biomasa aérea y la calidad de *P. napostaense* y *N. clarazii* que contribuirán a diseñar estrategias de manejo que favorezcan la persistencia y la producción de estas gramíneas perennes en los pastizales naturales del sur del Caldenal.

CONCLUSIONES

- El crecimiento aéreo de las macollas de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* fue similar al de aquellas plantas que crecieron en los espacios abiertos entre individuos de estas especies leñosas.
- Las tasas de crecimiento relativo de las macollas de las plantas de *P. napostaense* y *N. clarazii* que crecieron debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* sólo excepcionalmente registraron diferencias significativas con aquellas que crecieron en los espacios entre estas especies leñosas.
- La biomasa aérea acumulada de ambas gramíneas perennes estudiadas, salvo alguna excepción (*P. napostaense* en 2012 y *N. clarazii* en 2011) fue similar debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* que en los espacios abiertos entre leñosas.
- En *P. napostaense* y *N. clarazii* el contenido de proteína bruta fue similar o mayor, el contenido de fibra detergente neutra y ácida similar o menor, el de lignina similar o menor, y la digestibilidad in vitro fue menor en los espacios abiertos entre leñosas que debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata*.
- El contenido hídrico del suelo fue similar debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* que en los espacios abiertos entre individuos de estas especies. La temperatura del suelo, excepto hacia el final del ciclo anual de crecimiento de *P. napostaense* y *N. clarazii*, mostró idéntico comportamiento.
- La densidad aparente del suelo fue menor debajo de la canopia de *P. caldenia* y *L. divaricata* que entre esas especies leñosas; mientras que, el contenido de materia orgánica y de nitrógeno fue mayor.
- En conjunto los resultados obtenidos, bajo las condiciones en que se desarrolló el presente estudio, sugieren que *P. caldenia* y *L. divaricata* tienen un efecto neutro o negativo sobre el crecimiento, la producción de biomasa aérea y la calidad de *P. napostaense* y *N. clarazii*. En consecuencia, las Hipótesis 1 y 2 no fueron aceptadas; mientras que, la Hipótesis 3 sólo fue parcialmente confirmada debido a que la presencia de las especies leñosas sólo mejoró algunos de los parámetros edáficos evaluados.

LITERATURA CITADA

- Aerts, R. (1996). Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology*, 597-608.
- Agnusdei, M. G., Colabelli, M. R., y Fernández Grecco, R. C. (2001). Crecimiento estacional de forraje de pasturas y pastizales naturales para el sudeste bonaerense. *Boletín técnico*, (152), 0522-0548.
- Aguiar, M. R., y Sala, O. E. (1994). Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos*, 26-34.
- Aguiar, M. R., y Sala, O. E. (1999). Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology y Evolution*, 14(7), 273-277.
- Alameda, D., y Villar, R. (2012). Linking root traits to plant physiology and growth in *Fraxinus angustifolia* Vahl. seedlings under soil compaction conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 79, 49-57.
- Anderson, L. J., Brumbaugh, M. S., y Jackson, R. B. (2001). Water and tree-understory interactions: a natural experiment in a savanna with oak wilt. *Ecology*, 82(1), 33-49.
- Ansley, R. J., y Castellano, M. J. (2006). Strategies for savanna restoration in the southern Great Plains: effects of fire and herbicides. *Restoration Ecology*, 14(3), 420-428.
- Anslow, R. C. (1966): The rate of appearance of leaves on tillers of the Gramineae. *Herbage abstracts* 36, 149-155.
- Anthelme, F., Michalet, R., y Saadou, M. (2007). Positive associations involving the tussock grass *Panicum turgidum* Forssk. In the Air-Ténéré Reserve, Niger. *Journal of Arid Environments*, 68(3), 348-362.
- Archer, S. (1994). Woody plant encroachment into southwestern grassland savannas: Rates, patterns and proximate causes: 13-68. En: *Ecological Implications of Livestock Herbivory in the West* (Eds. Vavra, M., Laycock, W.A. and Pieper, R.D.). Society of Range Management, Denver.
- Archer, S. (1995). Tree-grass dynamics in a *Prosopis-thornscrub* savanna parkland: reconstructing the past and predicting the future. *Ecoscience*, 2(1), 83-99.
- Archer, S. (1996). Assessing and interpreting grass-woody plant dynamics. *The ecology and management of grazing systems*, 101-134.
- Archer, S. R., Davies, K. W., Fulbright, T. E., McDaniel, K. C., Wilcox, B. P., Predick, K. I. (2011). Brush management as a rangeland conservation strategy: a critical evaluation. United States Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service, Washington, DC. pp. 105-170
- Armas, C., y Pugnaire, F. I. (2005). Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology*, 93(5), 978-989.
- Association of Official Analytical Chemists. (1980). *Official methods of analysis* (Vol. 534). W. Horwitz (Ed.). Arlington, VA, Washington DC: AOAC.
- Auld, T.D. (1990). Regeneration in populations of the arid zone plants *Acacia carnei* and *A. oswaldii*. *Proc. Ecology Society Australian* 16, 267-272.
- Backéus, I. (1992). Distribution and vegetation dynamics of humid savannas in Africa and Asia. *Journal of Vegetation Science*, 3(3), 345-356.
- Baldocchi, D. D., Xu, L., y Kiang, N. (2004). How plant functional-type, weather, seasonal drought, and soil physical properties alter water and energy fluxes of an oak-grass savanna and an annual grassland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 123(1), 13-39.
- Barnes, P. W., y Archer, S. (1999). Tree-shrub interactions in a subtropical savanna parkland: competition or facilitation? *Journal of Vegetation Science*, 10(4), 525-536.

- Barrancos, D., Lassalle, A. M. y Lluch, A. (2013). Arando en el desierto. Itinerario fotográfico de la colonización francesa de Telén. Pampa Central, 1900-1914. *Quinto Sol*, 5, 199-201.
- Baudena, M., y Rietkerk, M. (2013). Complexity and coexistence in a simple spatial model for arid savanna ecosystems. *Theoretical Ecology*, 6(2), 131-141.
- Becker, G. F., Busso, C. A., Montani, T., Orchansky, A. L., Brevedan, R. E., Burgos, M. A., y Flemmer, A. C. (1997). Effects of defoliating *Stipa tenuis* and *Piptochaetium napostaense* at different phenological stages: tiller demography and growth. *Journal of Arid Environments*, 35(2), 251-268.
- Bedunah, D. J., y Sosebee, R. E. (1984). Forage response of a mesquite-buffalograss community following range rehabilitation. *Journal of Range Management*, 483-487.
- Belsky, A. J. (1994). Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology*, 75(4), 922-932.
- Belsky, A. J., Amundson, R. G., Duxbury, J. M., Riha, S. J., Ali, A. R., y Mwonga, S. M. (1989). The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *Journal of applied ecology*, 1005-1024.
- Belsky, A. J., Mwonga, S. M., Amundson, R. G., Duxbury, J. M., y Ali, A. R. (1993). Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high-and low-rainfall savannas. *Journal of Applied Ecology*, 143-155.
- Belsky, A. J., y Canham, C. D. (1994). Forest gaps and isolated savanna trees. *BioScience*, 44(2), 77-84.
- Bengtsson, J., Fagerström, T., y Rydin, H. (1994). Competition and coexistence in plant communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(7), 246-250.
- Berg, B. (2000). Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest ecology and Management*, 133(1), 13-22.
- Bertness, M. D., y Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(5), 191-193.
- Bhark, E. W., y Small, E. E. (2003). Association between plant canopies and the spatial patterns of infiltration in shrubland and grassland of the Chihuahuan Desert, New Mexico. *Ecosystems*, 6(2), 0185-0196.
- Bontti, E. E., Boo, R. M., Lindström, L. I., y Elia, O. R. (1999). Botanical composition of cattle and vizcacha diets in central Argentina. *Journal of range management*, 370-377.
- Bóo, R. M. y 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., Lindström, L. I., Elia, O. R., y Mayor, M. D. (1993). Botanical composition and seasonal trends of cattle diets in central Argentina. *Journal of Range Management*, 479-482.
- Bóo, R. M., Peláez, D. V., Bunting, S. C., Elí, O. R., y Mayor, M. D. (1996). Effect of fire on grasses in central semi-arid Argentina. *Journal of Arid Environments*, 32(3), 259-269.
- Bravo, S., Kunst, C., Gimenez, A., y Moglia, G. (2001). Fire regime of a *Elionorus muticus* Spreng. savanna, western Chaco region, Argentina. *International Journal of Wildland Fire*, 10(1), 65-72.
- Bray, R. H., y Kurtz, L. T. (1945). Determination of total, organic, and available forms of phosphorus in soils. *Soil science*, 59(1), 39-46.
- Bremner, J. M. y Mulvaney, C. S. (1982). Nitrogen total In: 'Methods of Soil Analysis. Part 2: Chemical and microbiological properties. Eds. A. L. Page, R.H. Miller and D.R. Keeney. American Society of Agronomy, Madison, USA. pp. 595-624
- Breshears, D. D., y Barnes, F. J. (1999). Interrelationships between plant functional types and soil moisture heterogeneity for semiarid landscapes within the grassland/forest continuum: a unified conceptual model. *Landscape Ecology*, 14(5), 465-478.

- Brooker, R. W., Maestre, F. T., Callaway, R. M., Lortie, C. L., Cavieres, L. A., Kunstler, G., y Armas, C. (2008). Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96(1), 18-34.
- Brooker, R. W., Travis, J. M., Clark, E. J., y Dytham, C. (2007). Modelling species' range shifts in a changing climate: the impacts of biotic interactions, dispersal distance and the rate of climate change. *Journal of Theoretical Biology*, 245(1), 59-65.
- Brooker, R. W., y Callaghan, T. V. (1998). The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos*, 196-207.
- Brown, J. R., y Thorpe, J. (2008). Climate change and rangelands: responding rationally to uncertainty. *Rangelands*, 30(3), 3-6.
- Brudvig, L. A., y Asbjornsen, H. (2009). The removal of woody encroachment restores biophysical gradients in Midwestern oak savannas. *Journal of Applied Ecology*, 46(1), 231-240.
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J., y Bertness, M. D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology y Evolution*, 18(3), 119-125.
- Burkart, A. (1975). Evolution of grasses and grasslands in South America. *Taxon*, 53-66.
- Buschiazzo, D. E., Estelrich, H. D., Aymar, S. B., Viglizzo, E., y Babinec, F. J. (2004). Soil texture and tree coverage influence on organic matter. *Journal of range management*, 57(5), 511-516.
- Busso, C. A. (1997). Towards an increased and sustainable production in semi-arid rangelands of central Argentina: two decades of research. *Journal of Arid Environments*, 36(2), 197-210.
- Cabrera, A. L. (1976). Regiones fitogeográficas Argentinas In: *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Ed. E.F. Ferreira Sobral. ACME, Buenos Aires, Argentina. pp. 1-85
- Callaway, R. M. (1995). Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61(4), 306-349.
- Callaway, R. M. (1998). Are positive interactions species-specific?. *Oikos*, 202-207.
- Callaway, R. M. y Pugnaire, F. I. (1999). Facilitation in plant communities. *Handbook of functional plant ecology*. Nueva York, pp. 623-648.
- Callaway, R. M., y Walker, L. R. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1958-1965.
- Callaway, R. M., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., y Armas, C. (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417(6891), 844-848.
- Callaway, R. M., Nadkarni, N. M., y Mahall, B. E. (1991). Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in central California. *Ecology*, 72(4), 1484-1499.
- Callaway, R. M., y King, L. (1996). Temperature-Driven Variation in Substrate Oxygenation and the Balance of Competition and Facilitation. *Ecology*, 77(4), 1189-1195.
- Cano E. (1988). 'Pastizales naturales de La Pampa. Tomo I: Descripción de las especies más importantes' (Convenio AACREA – Gobierno. de La Pampa y Buenos Aires)
- Choler, P., Michalet, R., y Callaway, R. M. (2001). Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, 82(12), 3295-3308.
- Cingolani, A. M., Renison, D., Tecco, P. A., Gurvich, D. E., y Cabido, M. (2008). Predicting cover types in a mountain range with long evolutionary grazing history: a GIS approach. *Journal of Biogeography*, 35(3), 538-551.
- Collins, S. L. (1987). Interaction of disturbances in tallgrass prairie: a field experiment. *Ecology*, 68(5), 1243-1250.
- Cornelius, R., y Schultka, W. (1997). Vegetation structure of a heavily grazed range in northern Kenya: ground vegetation. *Journal of Arid Environments*, 36(3), 459-474.

- Cox, J. R., Giner-Mendoza, M., Dobrenz, A. K., y 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 Southern Africa*, 9(2), 53-59.
- Cozzarin, I. G., Privitello, M. J., y Gabutti, E. G. (2006). Notas: calidad forrajera del pastizal psamófilo de la provincia de San Luis.
- Cruz, P. (1997). Effect of shade on the growth and mineral nutrition of a C4 perennial grass under field conditions. *Plant and soil*, 188(2), 227-237.
- Dahlgren, R. A., SINGER, M. J., y Huang, X. (1997). Oak tree and grazing impacts on soil properties and nutrients in a California oak woodland. *Biogeochemistry*, 39(1), 45-64.
- Dahlgren, R., Horwath, W., Tate, K. W., y Camping, T. (2003). Blue oak enhance soil quality in California oak woodlands. *California Agriculture*, 57(2), 42-47.
- Davies, A. (1977). Structure of the grass swards. In: 'Proceedings of the International meeting on animal production from temperate grassland'. Dublin, Ireland. pp. 36-44
- Davies, A. (1988). The regrowth of grass swards. In *The grass crop* (pp. 85-127). Springer Netherlands.
- Dawson, T. E. (1993). Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia*, 95(4), 565-574.
- Deinum, B., Sulastri, R. D., Zeinab, M. H. J. y Maasen, A. (1996). Effect of light intensity on growth, anatomy and forage quality of two tropical grasses (*Brachiaria brizantha* and *Panicum maximum* var *trichoglume*). *Neth J Agric Sci* 44(1), 111-124
- Deregibus, V.A. (1988). Importancia de los pastizales naturales en la República Argentina. Situación presente y futura. *Revista Argentina de Producción Animal* 8(1):67-78
- Distel, R. A. y Bóo, R. M. (1996). Vegetation states and transitions in temperate semiarid rangelands of Argentina. In: 'Rangelands in a Sustainable Biosphere' (Ed. N. West) (Society for Range Management, Denver, USA). pp. 117-118
- Distel, R. A. y Peláez, D. V. (1985). Fenología de algunas especies del Distrito del Caldén (*Prosopis caldenia* Burk.). *Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria IDIA Sept-Dec.*, 35-40
- Distel, RA y R Bóo.1995. Vegetation states and transitions in temperate semiarid rangelands of Argentina. *Proceedings of the Vth International Rangeland Congress; Salt Lake City; Utah*.pp 117-118
- Dirección General de Estadísticas y Censos 2016. <http://www.estadistica.lapampa.gov.ar/index.php/estadisticas-economicas/ganaderia>
- Dohn, J., Dembélé, F., Karembé, M., Moustakas, A., Amévor, K. A., y Hanan, N. P. (2013). Tree effects on grass growth in savannas: competition, facilitation and the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology*, 101(1), 202-209.
- Durr, P. A., y Rangel, J. (2000). The response of *Panicum maximum* to a simulated subcanopy environment . Soil x shade interaction. *Tropical grasslands*, 34(2), 110-117.
- Dussart, E., Lerner, P., y Peinetti, R. (1998). Long term dynamics of 2 populations of *Prosopis caldenia* Burkart. *Journal of Range Management*, 685-691.
- East, R. M., y Felker, P. (1993). Forage production and quality of 4 perennial grasses grown under and outside canopies of mature *Prosopis glandulosa* Torr. var. *glandulosa* (mesquite). *Agroforestry Systems*, 22(2), 91-110.
- Estelrich, H.D. y Castaldo, A. (2014). Receptividad y carga ganadera en distintas micro regiones de la provincia de La Pampa (Argentina) y su relación con las precipitaciones. *Semiárida*. Universidad Nacional de La Pampa. *Rev Fac Agron*, 16: 7-19.
- Fahey, G. C. (1994). Forage quality, evaluation, and utilization. In *National Conference on Forage Quality, Evaluation, and Utilization* (1994: University of Nebraska). American Society of Agronomy. Crop Science Society of America. Soil Science Society of America.

- February, E. C., y Higgins, S. I. (2010). The distribution of tree and grass roots in savannas in relation to soil nitrogen and water. *South African Journal of Botany*, 76(3), 517-523.
- Fernández García F. (1996). *Manual de climatología aplicada: el clima, medio ambiente y planificación*. Madrid, España. Síntesis S.A.
- Fitter, A. H. y Hay, R. K. (1983). *Environmental Physiology of plants*. Academic Press, London. 355pp
- Fowler, N. (1986). The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 89-110.
- Frank, D. A., y Groffman, P. M. (1998). Ungulate vs. landscape control of soil C and N processes in grasslands of Yellowstone National Park. *Ecology*, 79(7), 2229-2241.
- Frost, W. E., y Edinger, S. B. (1991). Effects of tree canopies on soil characteristics of annual rangeland. *Journal of Range Management*, 286-288.
- Galantini, J. A., y Suñer, L. (2008). Las fracciones orgánicas del suelo: análisis en los suelos de la Argentina. *Agriscientia*, 25(1).
- Garbarino, S. 2008. Los inicios de la explotación y el comercio forestal en el Territorio Nacional de La Pampa. In *Historia de La Pampa*. Eds. UNLPam, Santa Rosa .pp.205 -213.
- Goering, H.K. y Van Soest, P. J. (1970). Forage fiber analyses (apparatus, reagents, rocedures, and some applications). ARS/USDA Handbook No. 379, Superintendent of ocuments, US Government Printing Office, Washington, D.C.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J. M., Hódar, J. A., Castro, J., y Baraza, E. (2004). Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, 14(4), 1128-1138.
- Grant, C. C., y Scholes, M. C. (2006). The importance of nutrient hot-spots in the conservation and management of large wild mammalian herbivores in semi-arid savannas. *Biological Conservation*, 130(3), 426-437.
- Grice, A. C., y Hodgkinson, K. C. (Eds.). (2002). *Global rangelands: progress and prospects*. CABI.
- Grover, H. D., y Musick, H. B. (1990). Shrubland encroachment in southern New Mexico, USA: an analysis of desertification processes in the American Southwest. *Climatic Change*, 17(2-3), 305-330.
- Gurevitch, J., Scheiner, S. M., y Fox, G. A. (2006). *The ecology of plants*, 2nd edn. Sunderland, MA, USA: Sinauer.
- Harrington, G. N., Friedel, M. H., Hodgkinson, K. C., y Noble, J. C. (1984). Vegetation ecology and management. Pages 41-61. In: G. N. Harrington, A. D. Wilson, and M. D. Young, editors. *Management of Australia's rangelands*. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, East Melbourne, Australia.
- Harrington, G. N., y John, G. G. (1990). Herbaceous biomass in a Eucalyptus savanna woodland after removing trees and/or shrubs. *Journal of Applied Ecology*, 775-787.
- Heitschmidt, R. K., Ansley, R. J., Dowhower, S. L., Jacoby, P. W., y Price, D. L. (1988). Some observations from the excavation of honey mesquite root systems. *Journal of Range Management Archives*, 41(3), 227-231.
- Heitschmidt, R. K., Gordon, R. A., Dowhower, S. L., y Price, D. L. (1986). Response of vegetation to livestock grazing at the Texas Experimental Ranch. *Texas Farmer Collection*.
- Hilbert, D. W., Swift, D. M., Detling, J. K., y Dyer, M. I. (1981). Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia*, 51(1), 14-18.
- Hodgson, J., Bircham, J. S., Grant, S. A. y King, J. (1981). The influence of cutting and grazing management on herbage growth and utilization. p.51-62. In: *Plant physiology and herbage production*. Wright, C. E., ed. Massey University: British Grassland Society, Palmerston North.
- Holdo, R. M., Mack, M. C., y Arnold, S. G. (2012). Tree canopies explain fire effects on soil nitrogen, phosphorus and carbon in a savanna ecosystem. *Journal of Vegetation Science*, 23(2), 352-360.

- Holdo, R. M., y Mack, M. C. (2014). Functional attributes of savanna soils: contrasting effects of tree canopies and herbivores on bulk density, nutrients and moisture dynamics. *Journal of Ecology*, 102(5), 1171-1182.
- Holechek, J. L., Pleper, R. D., y Herbel, C.H. (1989). *Range management*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, N. J.
- Holmgren, M., Scheffer, M., & Huston, y M. A. (1997). The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1966-1975.
- Hus, D. L., Bernardón, A. E., Anderson, D. L., Brun, J. M., Rudín Arias, G. E., Javier Zepeda, O. E., y Alomar, C. (1996). *Principios de manejo de praderas naturales* (No. FAO Series). Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires (Argentina). FAO, Santiago (Chile). Oficina Regional para América Latina y el Caribe. Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente, Santiago (Chile).
- Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. (1980). *Inventario Integrado de los Recursos Naturales de la Provincia de La Pampa* (INTA, Buenos Aires, Argentina).
- Jackson, J., y Ash, A. J. (1998). Tree-grass relationships in open eucalypt woodlands of northeastern Australia: influence of trees on pasture productivity, forage quality and species distribution. *Agroforestry systems*, 40(2), 159-176.
- Jackson, L. E., Strauss, R. B., Firestone, M. K., y Bartolome, J. W. (1990). Influence of tree canopies on grassland productivity and nitrogen dynamics in deciduous oak savanna. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 32(1), 89-105.
- Jackson, R. B., Canadell, J., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A., Sala, O. E., y Schulze, E. D. (1996). A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 108(3), 389-411.
- Jeltsch, F., Milton, S. J., Dean, W. R. J., y van Rooyen, N. (1996). Tree spacing and coexistence in semiarid savannas. *Journal of Ecology*, 583-595.
- Jeltsch, F., Weber, G. E., y Grimm, V. (2000). Ecological buffering mechanisms in savannas: a unifying theory of long-term tree-grass coexistence. *Plant Ecology*, 150(1-2), 161-171.
- Johnson, R. W. y Tothill, J. C. (1985). Definition and broad geographic outline of savanna lands. In: Tothill J.C. and Mott J.J. (eds), *Ecology and Management of the World's Savannas*. Australian Academy of Science, Canberra, Australia, pp. 1-13.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., y Shachak, M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78(7), 1946-1957.
- Jordan, P. W., y Nobel, P. S. (1979). Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the northwestern Sonoran Desert. *American Journal of Botany*, 1079-1084.
- Jung, H. G., Buxton, D. R., Hatfield, R. D., y Ralph, J. (1993). Forage cell wall structure and digestibility. *American Society of Agronomy*.
- Kahi, H. C., Ngugi, R. K., Mureithi, S. M., y Ngethe, J. C. (2009). The canopy effects of *Prosopis juliflora* (dc.) and *Acacia tortilis* (hayne) trees on herbaceous plants species and soil physico-chemical properties in Njemps flats, Kenya. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 10(3), 441-449.
- Kambatuku, J. R., Cramer, M. D., y Ward, D. (2013). Overlap in soil water sources of savanna woody seedlings and grasses. *Ecohydrology*, 6(3), 464-473.
- Kikuzawa, K. (1995). Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. *Canadian Journal of Botany*, 73(2), 158-163.
- Kikvidze, Z. (1993). Plant species associations in alpine-subnival vegetation patches in the Central Caucasus. *Journal of Vegetation Science*, 4(3), 297-302.
- Kikvidze, Z. (1996). Neighbour interaction and stability in subalpine meadow communities. *Journal of Vegetation Science*, 41-44.

- Kinyamario, J. I., Trlica, M. J., y Njoka, T. J. (1995). Influence of tree shade on plant water status, gas exchange, and water use efficiency of *Panicum maximum* Jacq. and *Themeda triandra* Forsk. in a Kenya savanna. *African Journal of Ecology*, 33(2), 114-123.
- Knoop, W. T., y Walker, B. H. (1985). Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. *The Journal of Ecology*, 235-253.
- Kröpf, A. I., Villasuso, N. M., y Peter, G. (2012). Guía para el reconocimiento de especies de los pastizales del Monte Oriental de Patagonia. INTA, Bariloche, Argentina.
- Kröpfl, A. I., Cecchi, G. A., Villasuso, N. M., y Distel, R. A. (2002). The influence of *Larrea divaricata* on soil moisture and on water status and growth of *Stipa tenuis* in southern Argentina. *Journal of Arid Environments*, 52(1), 29-35.
- Kunst, C., Bravo, S., Moscovich, F., Herrera, J., Godoy, J., y Vélez, S. (2003). Fecha de aplicación de fuego y diversidad de herbáceas en una sabana de *Elionorus muticus* (Spreng) O. Kuntze. *Revista chilena de historia natural*, 76(1), 105-115.
- Kunstler, G., Curt, T., Bouchaud, M., y Lepart, J. (2006). Indirect facilitation and competition in tree species colonization of sub-Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 17(3), 379-388.
- Langer, R.H.M. (1972). *How grasses grow*. (Edward Arnold, London, UK).
- Larcher, W. (1980). *Physiological Plant Ecology*, Springer-Verlag, Berlin.
- Larcher, W. (1995). Photosynthesis as a tool for indicating temperature stress events. In *Ecophysiology of photosynthesis* (pp. 261-277). Springer Berlin Heidelberg.
- Laxson, J. D., Schacht, W. H., y Owens, M. K. (1997). Above-ground biomass yields at different densities of honey mesquite. *Journal of Range Management*, 550-554.
- Le Houerou, H. N., Bingham, R. L. y Skerbek, W. (1988) Relationship between the variability of primary production and the variability of annual precipitation in world arid lands. *Journal of Arid Environments*, 15, 1-18
- Lee, C. A., y Lauenroth, W. K. (1994). Spatial distributions of grass and shrub root systems in the shortgrass steppe. *American Midland Naturalist*, 117-123.
- Lehmann, C. E., Ratnam, J., y Hutley, L. B. (2009). Which of these continents is not like the other? Comparisons of tropical savanna systems: key questions and challenges. *New Phytologist*, 181(3), 508-511.
- Leng, R. A. (1990). Factors affecting the utilization of 'poor-quality' forages by ruminants particularly under tropical conditions. *Nutrition research reviews*, 3(01), 277-303.
- Lerner, P. 2004. El Caldenar: dinámica de poblaciones de caldén y procesos de expansión de leñosas en pastizales. In *Ecología y manejo de los bosques de Argentina*. Ed. UNLP, CD-Rom.
- Llorens, E. y Frank, E.O. (1999). 'Aspectos ecológicos del estrato herbáceo del Caldenar y estrategias para su manejo' (INTA, Anguil, Argentina)
- Longnecker, N., y Robson, A. (1994). Leaf emergence of spring wheat receiving varying nitrogen supply at different stages of development. *Annals of Botany*, 74(1), 1-7.
- López-Pintor, A., Sal, A. G., y Benayas, J. R. (2006). Shrubs as a source of spatial heterogeneity—the case of *Retama sphaerocarpa* in Mediterranean pastures of central Spain. *Acta oecologica*, 29(3), 247-255.
- Lortie, C. J., y Callaway, R. M. (2006). Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology*, 94(1), 7-16.
- Ludwig, F., Dawson, T. E., de Kroon, H., Berendse, F., y Prins, H. H. (2003). Hydraulic lift in *Acacia tortilis* trees on an East African savanna. *Oecologia*, 134(3), 293-300.
- Ludwig, F., de Kroon, H., Berendse, F., y Prins, H. H. (2004). The influence of savanna trees on nutrient, water and light availability and the understorey vegetation. *Plant Ecology*, 170(1), 93-105.

- Luken, J. O., y Fonda, R. W. (1983). Nitrogen accumulation in a chronosequence of red alder communities along the Hoh River, Olympic National Park, Washington. *Canadian Journal of Forest Research*, 13(6), 1228-1237.
- Maestre, F. T., Callaway, R. M., Valladares, F., y Lortie, C. J. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 97(2), 199-205.
- Maestre, F. T., Valladares, F., y Reynolds, J. F. (2005). Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*, 93(4), 748-757.
- Maestre, F. T., y Cortina, J. (2004). Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(Suppl 5).
- Matthews, E. (1983). Global vegetation and land use: New high-resolution data bases for climate studies. *Journal of climate and applied meteorology*, 22(3), 474-487.
- Mazzanti, A. y Arosteguy, J. C. (1985). Comparación del rendimiento estacional de forraje de cultivares de *Festuca arundinacea* Schreb. *Revista Argentina de Producción Animal* 5: 157-165.
- Mazzanti, A., Castaño, J., Orbea, J. R. y Sevilla, G. H. (1992). Características agronómicas de especies y cultivares de gramíneas y leguminosas forrajeras adaptadas al sudeste bonaerense. EEA INTA Balcarce. 83 p.
- McDaniel, K. C., Pieper, R. D., y Donart, G. B. (1982). Grass response following thinning of broom snakeweed. *Journal of Range Management*, 219-222.
- McDonald, P., Edwards, R. A., y Greenhalgh, J. F. D. (1988). Nutrición animal (No. 636.0852 M336 1995.). Acricbia.
- McMurtrie, R., y Wolf, L. (1983). A model of competition between trees and grass for radiation, water and nutrients. *Annals of Botany*, 52(4), 449-458.
- McNaughton, S. J. (1991). Dryland herbaceous perennials. Response of plants to multiple stresses, 307-328. (Eds. H.A. Mooney, W.E. Winner y E.J. Pell) pp. 307-328 (Academic Press, New York, USA)
- McNaughton, S. J., Oesterheld, M., Frank, D. A., y Williams, K. J. (1989). Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats.
- McPherson, G. R., y Wright, H. A. (1990). Effects of cattle grazing and *Juniperus pinchotii* canopy cover on herb cover and production in western Texas. *American Midland Naturalist*, 144-151.
- Miller, R. F., Svejcar, T. J., y Rose, J. A. (2000). Impacts of western juniper on plant community composition and structure. *Journal of Range Management*, 574-585.
- Miriti, M. N. (2006). Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology*, 94(5), 973-979.
- Mordelet, P., y Menaut, J. C. (1995). Influence of trees on above-ground production dynamics of grasses in a humid savanna. *Journal of Vegetation Science*, 6(2), 223-228.
- Morello J. y Adámoli, J. (1974) Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. 2da. parte: Vegetación y ambientes de la Pcia. del Chaco. INTA Serie fitogeográfica No 13, Buenos Aires.
- Moretto, A. S., y Distel, R. A. (1997). Competitive interactions between palatable and unpalatable grasses native to a temperate semi-arid grassland of Argentina. *Plant Ecology*, 130(2), 155-161.
- Murphy, J. S. y Briske, D. D. 1992. Regulation of tillering by apical dominance: Chronology, interpretive value, and current perspectives. *Journal of Range Management* 45:419-429.
- Nippert, J. B., y Knapp, A. K. (2007). Soil water partitioning contributes to species coexistence in tallgrass prairie. *Oikos*, 116(6), 1017-1029.
- Norton, B. W., Wilson, J. R., Shelton, H. M., y Hill, K. D. (1991). The effect of shade on forage quality. Forages for plantations crops.(Eds. M. Shelton and W. Stür). ACIAR Proceedings, (32), 83.
- Paruelo, J. M., Lauenroth, W. K., Burke, I. C., y Sala, O. E. (1999). Grassland precipitation-use efficiency varies across a resource gradient. *Ecosystems*, 2(1), 64-68.

- Peláez, D. V., Andrioli, R. J., Elia, O. R., Bontti, E. E., Tomas, M. A., y Blazquez, F. R. (2013). Response of grass species to different fire frequencies in semi-arid rangelands of central Argentina. *The Rangeland Journal*, 35(4), 385-392.
- Peláez, D. V., Bóo, R. M., Elia, O. R., y Mayor, M. D. (2003). Effect of fire on growth of three perennial grasses from central semi-arid Argentina. *Journal of Arid Environments*, 55(4), 657-673.
- Pelaez, D. V., Boo, R. M., Mayor, M. D., y Elia, O. R. (2001). Effect of fire on perennial grasses in central semiarid Argentina. *Journal of Range Management*, 617-621.
- Peláez, D. V., Busso, C. A., Elía, O. R., Fedorenko, D. F., y Fernández, O. A. (1995). Demography and growth of *Medicago minima* and *Erodium cicutarium*: water stress effects. *Journal of Arid Environments*, 30(1), 75-81.
- Pelaez, D. V., Distel, R. A., Boo, R. M., Elia, O. R., y Mayor, M. D. (1994). Water relations between shrubs and grasses in semi-arid Argentina. *Journal of Arid Environments*, 27(1), 71-78.
- Peláez, D. V., Giorgetti, H. D., Montenegro, O. A., Elia, O. R., Rodríguez, G. D., Bóo, R. M. y Busso, C. A. (2010). Vegetation response to a controlled fire in the Phytogeographical Province of the Monte, Argentina. *Phyton-Revista Internacional de Botanica Experimental*, 79, 169.
- Pieper, R. D. (1990). Overstory-understory relations in pinyon-juniper woodlands in New Mexico. *Journal of Range Management*, 413-415.
- Pisani, J. M., Distel, R. A., y Bontti, E. E. (2000). Diet selection by goats on a semi-arid shrubland in central Argentina. *Ecología Austral*, 10(1), 103-108.
- Poduje, L. (1987). Bosques Xerófilos de la Región Central Argentina. *Actas IV Jornadas técnicas de Bosques Nativos degradados*. El Dorado. Misiones; 1-12.
- Prescott, C. E., Zabek, L. M., Staley, C. L., y Kabzems, R. (2000). Decomposition of broadleaf and needle litter in forests of British Columbia: influences of litter type, forest type, and litter mixtures. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(11), 1742-1750.
- Pressland, A. J. (1973). Rainfall partitioning by an arid woodland (*Acacia aneura* F. Muell.) in south-western Queensland. *Australian Journal of Botany*, 21(2), 235-245.
- Pugnaire, F. I., Haase, P., Puigdefábregas, J., Cueto, M., Clark, S. C., y Incoll, L. D. (1996). Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos*, 455-464.
- Rabotnikof, C. M., Sáenz, A. M., Morici, E. y Lentz, B. C. (2013). Efecto de la quema invernal sobre el valor nutritivo de especies codominantes del pastizal mixto del caldenal en la región semiárida central de Argentina. *Universidad Nacional de La Pampa. Rev. Fac. Agron*, 22, 67-72
- Ragonese, A. E. (1967). Vegetación y ganadería en la Facultad de Agronomía, Univ. Nacional de La Pampa. República Argentina. Colección Científica del INTA. 5, Buenos Aires. 218 pp.
- Reichman, O. J. (1984). Spatial and temporal variation of seed distributions in Sonoran Desert soils. *Journal of Biogeography*, 1-11
- Riginos, C., Grace, J. B., Augustine, D. J., y Young, T. P. (2009). Local versus landscape-scale effects of savanna trees on grasses. *Journal of Ecology*, 97(6), 1337-1345.
- Rodríguez-Iturbe, I., Porporato, A., Ridolfi, L., Isham, V., y Coxi, D. R. (1999). Probabilistic modelling of water balance at a point: the role of climate, soil and vegetation. In *Proceedings of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* (Vol. 455, No. 1990, pp. 3789-3805). The Royal Society.
- Rutherford, M. C. (1980). Annual plant production-precipitation relations in arid and semi-arid regions. *South African Journal of Science*, 76(2).
- Saggar, S., Luo, J., Giltrap, D. L., y Maddena, M. (2009). Nitrous oxide emissions from temperate grasslands: processes, measurements, modelling and mitigation. *Nitrous oxide emissions research progress*. Environmental Science, Engineering and Technology Series. Nova Science Publishers, New York, USA, 1-66.

- Saint Pierre, C. (2006). Capacidad competitiva y tolerancia a la defoliación en *Stipa clarazii*, *Stipa tenuis* y *Stipa ambigua*. *Phyton*, 75, 21-30.
- Sala, O. E. (1988). The effect of herbivory on vegetation structure. *Plant form and vegetation structure*, 317-330.
- Sala, O. E., Parton, W. J., Joyce, L. A., y Lauenroth, W. K. (1988). Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, 69(1), 40-45.
- Sánchez, J. P., y Lazzari, M. A. (1999). Impact of fire on soil nitrogen forms in central semiarid Argentina. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 13(1), 81-90.
- Sankaran, M., Ratnam, J., y Hanan, N. (2008). Woody cover in African savannas: the role of resources, fire and herbivory. *Global Ecology and Biogeography*, 17(2), 236-245.
- Schenk, H. J., y Jackson, R. B. (2002). Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology*, 90(3), 480-494.
- Schlesinger, W. H., Reynolds, J. F., Cunningham, G. L., Huenneke, L. F., Jarrell, W. M., Virginia, R. A., y Whitford, W. G. (1990). Biological feedbacks in global desertification. *Science*, 247(4946), 1043-1048.
- Schlesinger, W. H., y Pilmanis, A. M. (1998). Plant-soil interactions in deserts. In *Plant-induced soil changes: Processes and feedbacks* (pp. 169-187). Springer Netherlands.
- Schlichting E., Blume, K. H., y Stahr, K. (1995). *Bodenkundliches Praktikum. Eine Einführung in pedologisches Arbeiten für Ökologen, insbesondere Land-und Forstwirte und für eowissenschaftler*. 2º ed. Berlin-Wien, Deutschland. Blackwell-Wissenschafts-Verlag. 295 p.
- Scholes, R. J., y Archer, S. R. (1997). Tree-grass interactions in savannas. *Annual review of Ecology and Systematics*, 517-544.
- Scholes, R. J., y Hall, D. O. (1996). The carbon budget of tropical savannas, woodlands and grasslands. *SCOPE-Scientific Committee on Problems of the Environment International Council of Scientific Unions*, 56, 69-100.
- Scholes, R. J., y Walker, B. H. (2004). *An African savanna: synthesis of the Nylsvley study*. Cambridge University Press.
- Schulze, E. D., Caldwell, M. M., Canadell, J., Mooney, H. A., Jackson, R. B., Parson, D., y Trimborn, P. (1998). Downward flux of water through roots (ie inverse hydraulic lift) in dry Kalahari sands. *Oecologia*, 115(4), 460-462.
- Schulze, E. D., Caldwell, M. M., Canadell, J., Mooney, H. A., Jackson, R. B., Parson, D., y Trimborn, P. (1998). Downward flux of water through roots (ie inverse hydraulic lift) in dry Kalahari sands. *Oecologia*, 115(4), 460-462.
- Scifres, C. J., Mutz, J. L., Whitson, R. E., y Drawe, D. L. (1982). Interrelationships of huisache canopy cover with range forage on the coastal prairie. *Journal of Range Management*, 558-562.
- Senanayake, S. G. J. N. (1995). The effects of different light levels on the nutritive quality of four natural tropical grasses. *Tropical Grasslands*, 29, 111-111.
- Servicio Meteorológico Nacional (2013). *Servicios climáticos: clima en Argentina*. Available at: www.smn.gov.ar/serviciosclimaticos/?mod=elclima&id=72.
- Simmons, M. T., Archer, S. R., Teague, W. R., y Ansley, R. J. (2008). Tree (*Prosopis glandulosa*) effects on grass growth: an experimental assessment of above-and belowground interactions in a temperate savanna. *Journal of Arid Environments*, 72(4), 314-325.
- Smith, E. A., Crosson, W. L., y Tanner, B. D. (1992). Estimation of surface heat and moisture fluxes over a prairie grassland: 1. In situ energy budget measurements incorporating a cooled mirror dew point hygrometer. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 97(D17), 18557-18582.
- Snedecor, G. W., y Cochran, W. G. (1980). *'Statistical Methods.'* 7th edn. (Iowa State University Press: Ames, IA.)
- Soriano, A., y Sala, O. (1984). Ecological strategies in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio*, 56(1), 9-15.

- Stachowicz, J. J. (2001). Mutualism, Facilitation, and the Structure of Ecological Communities Positive interactions play a critical, but underappreciated, role in ecological communities by reducing physical or biotic stresses in existing habitats and by creating new habitats on which many species depend. *Bioscience*, 51(3), 235-246.
- Thornthwaite, C. W., Sharpe, C. F., y Dosch, E. F. (1942). Climate and accelerated erosion in the arid and semi-arid Southwest with special reference to the Polacca Wash drainage basin, Arizona (No. 169148). United States Department of Agriculture, Economic Research Service.
- Thurrow, T. L., Blackburn, W. H., Warren, S. D., y Taylor Jr, C. A. (1987). Rainfall interception by midgrass, shortgrass, and live oak mottes. *Journal of Range management*, 455-460.
- Tiedemann, A. R., y Klemmedson, J. O. (1986). Long-term effects of mesquite removal on soil characteristics: I. Nutrients and bulk density. *Soil Science Society of America Journal*, 50(2), 472-475.
- Tirado, R., y I Pugnare, F. (2005). Community structure and positive interactions in constraining environments. *Oikos*, 111(3), 437-444.
- Treydte, A. C., Heitkönig, I. M. A., Prins, H. H. T., y Ludwig, F. (2007). Trees enhance grass layer quality in African savannas of distinct rainfall and soil fertility. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8, 197-205.
- UNEP (United Nation Environment Programme). (1992). *World Atlas of Desertification*. London: Arnold. 69 pp.
- Valladares, F., Zaragoza-Castells, J., Sánchez-Gómez, D., Matesanz, S., Alonso, B., Portsmouth, A., y Atkin, O. K. (2008). Is shade beneficial for Mediterranean shrubs experiencing periods of extreme drought and late-winter frosts? *Annals of Botany*, 102(6), 923-933.
- Van Auken, O. W. (2000). Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Annual review of ecology and systematics*, 197-215.
- Van Auken, O. W. (2009). Causes and consequences of woody plant encroachment into western North American grasslands. *Journal of Environmental Management*, 90(10), 2931-2942.
- Vetaas, O. R. (1992). Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *Journal of vegetation science*, 3(3), 337-344.
- Villamil, M. B., Amiotti, N. M., y Peinemann, N. (1997). Pérdida de fertilidad física en suelos del sur del caldenal (Argentina) por sobrepastoreo. *Ciencia del Suelo*, 15, 102-104.
- Villegas, J. C., Breshears, D. D., Zou, C. B., y Law, D. J. (2010). Ecohydrological controls of soil evaporation in deciduous drylands: how the hierarchical effects of litter, patch and vegetation mosaic cover interact with phenology and season. *Journal of Arid Environments*, 74(5), 595-602.
- Villegas, J. C., Breshears, D. D., Zou, C. B., y Royer, P. D. (2010). Seasonally pulsed heterogeneity in microclimate: phenology and cover effects along deciduous grassland–forest continuum. *Vadose Zone Journal*, 9(3), 537-547.
- Walker, B. H. (1980). Structure and function of savannas: An overview. Pp. 83–91. In: Tohill, J. C. y Mott, J. J. (eds), *Ecology and management of the world's savannas*. Australian Academy of Science, Canberra.
- Walker, B. H., Ludwig, D., Holling, C. S., y Peterman, R. M. (1981). Stability of semi-arid savanna grazing systems. *The Journal of Ecology*, 473-498.
- Walker, B. H., y Noy-Meir, I. (1982). Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems. In *Ecology of tropical savannas* (pp. 556-590). Springer Berlin Heidelberg.
- Walkley, A., y Black, I. A. (1934). An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter, and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil science*, 37(1), 29-38.
- Walter, H., y Mueller-Dombois, D. (1971). *Ecology of tropical and subtropical vegetation* (No. 581.5264 W3). J. H. Burnett (Ed.). Edinburgh: Oliver and Boyd.
- Ward, D. (2005). Do we understand the causes of bush encroachment in African savannas?. *African Journal of Range and Forage Science*, 22(2), 101-105.

- Ward, D., y Ngairorue, B. T. (2000). Are Namibia's grasslands desertifying?. *Journal of Range Management*, 138-144.
- Weiher, E. (2004). Why should we constrain stress and limitation? Why conceptual terms deserve broad definitions. *Journal of Vegetation Science*, 15(4), 569-571.
- Weltzin, J. F., y Coughenour, M. B. (1990). Savanna tree influence on understory vegetation and soil nutrients in northwestern Kenya. *Journal of Vegetation Science*, 1(3), 325-334.
- Werner PA. (1991). *Savanna Ecology and Management: Australian Perspectives and Intercontinental Comparisons*. London: Blackwell Sci.
- Werner, P. A. (1990). Ecological determinants of savannas: Abiotic and biotic. *Journal of Biogeography* 17, 401-402.
- Whitford, W. G., Martinez-Meza, E., y De Soyza, A. (1996). Morphological variation in creosotebush, *Larrea tridentata*: effects on ecosystem properties. United States Department of Agriculture forest service general technical report int, 195-198.
- Wigley, B. J., Coetsee, C., Hartshorn, A. S., y Bond, W. J. (2013). What do ecologists miss by not digging deep enough? Insights and methodological guidelines for assessing soil fertility status in ecological studies. *Acta Oecologica*, 51, 17-27.
- Wondzell, S., y Ludwig, J. A. (1995). Community dynamics of desert grasslands: influences of climate, landforms, and soils. *Journal of Vegetation Science*, 6(3), 377-390.