



# **UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR**

**TESIS DOCTOR EN AGRONOMÍA**

**CARACTERÍSTICAS MORFOFISIOLÓGICAS Y PRODUCCIÓN FORRAJERA EN  
GRAMÍNEAS PERENNES PRIMAVERO-ESTIVALES NATIVAS,  
NATURALIZADA E INTRODUCIDAS EN EL CENTRO DE ARGENTINA**

**Yanina Alejandra Torres**

**BAHÍA BLANCA**

**ARGENTINA**

**2011**

## 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 Laboratorio de Ecología, perteneciente al Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur, el Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semiárida (CERZOS), dependiente del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y en la Chacra Experimental de Patagones, dependiente del Ministerio de Asuntos Agrarios de la Provincia de Buenos Aires, durante el período comprendido entre el 1 de abril de 2006 y el 31 de julio de 2010, bajo la dirección del Dr. Carlos Alberto Busso, Investigador Independiente del CONICET y Profesor Titular de la cátedra de Ecología.



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR  
Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

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

*A mis padres...*

## **Agradecimientos**

---

Deseo manifestar mi más profundo agradecimiento a quienes directa o indirectamente contribuyeron a la realización de este trabajo:

A mi familia por el apoyo constante e incondicional durante mi crecimiento personal y profesional.

Al Dr. Carlos Busso, por su valiosa dirección, su apoyo, su paciencia y su calidad y calidez humana.

A las autoridades del CONICET, Departamento de Agronomía (UNS) y CERZOS, por facilitarme los recursos económicos y materiales para llevar adelante esta investigación.

Al personal de la Chacra Experimental de Patagones, Ing. Hugo Giorgetti, Gustavo Rodríguez, Damián Ponce, y muy especialmente al Ing. Oscar Montenegro, por facilitarme sus instalaciones, por sus valiosos aportes y su colaboración en las tareas de campo y de laboratorio.

A la Dra. Nélica Winzer, por su asesoramiento en la realización de los análisis estadísticos y su predisposición para atender mis consultas.

Al Ing. Tomás Montani, Ing. Leticia Ithurrart y a la extensa lista de colaboradores y compañeros sin cuya ayuda y compañía no hubiera sido posible la realización de esta tesis.

La industria de producción de ganado vacuno en las tres cuartas partes del territorio continental de Argentina, caracterizado por la presencia de zonas áridas y semiáridas, está basada en el pastoreo de la vegetación nativa. Esta vegetación puede ser defoliada repetidamente a varias intensidades, influyendo sobre el crecimiento, la productividad y la supervivencia de las plantas. Cualquier disturbio, como la defoliación, que reduzca los componentes del crecimiento aéreo y subterráneo, podría limitar la capacidad de rebrote en las plantas de gramíneas.

En los pastizales naturales del sur de la Provincia Fitogeográfica del Monte, *Pappophorum vaginatum* es la gramínea perenne nativa, palatable, primavera-estival más abundante. Otras especies de gramíneas perennes nativas primavera-estivales menos abundantes son *Aristida subulata*, *A. spegazzinii*, y *Sporobolus cryptandrus*, de diferente grado de palatabilidad. Otra especie de gramínea perenne naturalizada, primavera-estival, muy exitosa en la región semiárida pampeana con respecto a su performance productiva es *Eragrostis curvula*. Debido a la escasez de genotipos primavera-estivales en los pastizales del sur de la Provincia Fitogeográfica del Monte, se introdujeron varios genotipos de gramíneas perennes primavera-estivales provenientes de zonas áridas de los Estados Unidos a fin de evaluar su performance productiva y persistencia bajo las características edáficas y climáticas de dichos pastizales. Los genotipos de gramíneas perennes, primavera-estivales, palatables al ganado doméstico introducidos en este estudio fueron: *Leymus cinereus*, cultivares ‘Magnar’ y ‘Trailhead’, y *Achnatherum hymenoides*, cultivares ‘Paloma’, ‘Rimrock’ y ‘Nezpar’.

El estudio se llevó a cabo en dos clausuras ubicadas en la Chacra Experimental de Patagones (Buenos Aires), en plantas creciendo bajo condiciones de campo. Los objetivos fueron: 1) determinar en plantas de los diez genotipos mencionados los componentes que contribuyen a determinar (a) la producción total de forraje anual (número total de macollas/planta y altura, número de hojas totales, longitud total de láminas más vainas, y producción de nuevas macollas), y (b) algunos componentes que contribuyen a determinar la capacidad competitiva (densidad de longitud y proliferación de raíces y porcentaje de formación de micorrizas arbusculares) y la tolerancia a la defoliación (producción de nuevas macollas y tasas relativas de crecimiento); 2) cuantificar el efecto de cortes tempranos y a mediados de la estación de crecimiento versus controles sin defoliar sobre los parámetros de producción de forraje; y 3) cuantificar la partición de materia seca aérea en los distintos órganos que la componen en los genotipos nativos y en ambos cultivares de *L. cinereus*.

Los resultados obtenidos, tanto a nivel aéreo como subterráneo, sugieren que los genotipos evaluados en esta tesis presentan cierta tolerancia a la defoliación. Sin embargo, las respuestas observadas se vieron afectadas por un evento de sequía extrema. Los cultivares introducidos mostraron una performance y producción forrajera similar o superior a los genotipos nativo y naturalizado. Además, los cultivares introducidos, en particular los de *L. cinereus*, presentaron características deseables que fomentarían su eventual introducción como especies forrajeras. Sin embargo, el bajo porcentaje de supervivencia de las plantas, especialmente en los genotipos introducidos y naturalizado, sugiere la necesidad de nuevas investigaciones que conduzcan a incrementar sustancialmente su establecimiento desde semilla en los pastizales semiáridos del centro de Argentina.

The cattle production industry in 75% of continental Argentina, that is characterized by arid and semiarid territories, is based on native vegetation grazing. This vegetation can be repeatedly defoliated to various intensities, influencing plant growth, productivity and survival. Any disturbance, like defoliation, that reduces components of aerial and root growth could limit regrowth capacity on grass plants.

The most abundant perennial, native, palatable, warm-season grass in rangelands at the south of the Phytogeographical Province of the Monte is *Pappohorum vaginatum*. Other native, warm-season, less abundant, perennial grass genotypes of different palatability degree in that region are *Aristida subulata*, *A. spegazzinii* and *Sporobolus cryptandrus*. Another naturalized, warm-season perennial grass that is very successful in the semiarid Pampas regarding its productive performance is *Eragrostis curvula*. Several warm-season, perennial grass genotypes coming from the United States were introduced in rangelands of the above mentioned Province as a result of the scarcity of food for livestock during the warm season; their productive performance and survival was evaluated under the local edaphic and climatic characteristics in such rangelands. The introduced, warm-season, and palatable perennial grass genotypes were *Leymus cinereus*, cultivars ‘Magnar’ and ‘Trailhead’, and *Achnatherum hymenoides*, cultivars ‘Paloma’, ‘Rimrock’ and ‘Nezpar’.

The study was conducted in two exclosures to domestic livestock located in the Chacra Experimental de Patagones (Buenos Aires) on field-growing plants. Objectives were (1) to determine in plants of the 10 mentioned genotypes various components that contribute to determine (a) the total annual forage production (total number of tillers/plant; and height, total leaf number, total length of blade + sheaths, and production of new tillers to a tiller scale), and (b) some components that contribute to determine competitive ability (root length density and proliferation, and percentage formation of arbuscular mycorrhiza) and defoliation tolerance (production of new tillers and relative growth rates); (2) quantify the effects of early- and mid-season defoliation on forage production components, and (3) quantify aerial dry matter partitioning among plant organs in the native genotypes and both cultivars of *L. cinereus*.

The obtained results in the aerial and belowground plant parts, suggest that the evaluated genotypes in this thesis show a certain degree of defoliation tolerance. However,

obtained results were affected by an extreme-drought cycle. Introduced genotypes showed a similar or greater performance and forage production to the native and naturalized genotypes. In addition, introduced genotypes, particularly those of *L. cinereus*, showed desirable characteristics that would foster their potential introduction as forage species. However, the low plant survival percentage, especially of the introduced and naturalized genotypes, suggests the need of new research leading to substantially increasing their establishment from seed in the semiarid rangelands of central Argentina.



	<b>Página</b>
<b>Prefacio</b> .....	I
<b>Agradecimientos</b> .....	III
<b>Resumen</b> .....	IV
<b>Abstract</b> .....	VI
<b>Capítulo 1. Introducción General</b>	
1.1 Introducción .....	1
1.2 Hipótesis de trabajo .....	12
1.3 Objetivos .....	13
<b>Capítulo 2. Características del área de estudio</b>	
2.1 Clima .....	16
2.2 Vegetación .....	18
2.3 Suelo .....	18
2.4 Genotipos .....	19
<b>Capítulo 3. Obtención de plantas, diseño experimental y tratamientos</b>	
3.1 Trabajos en invernáculo .....	23
3.2 <i>Leymus cinereus</i> versus <i>Pappophorum vaginatum</i> .....	25
3.2.1 Transplante a parcelas experimentales .....	25
3.2.2 Diseño experimental .....	28
3.2.3 Tratamientos de defoliación .....	28
3.3 <i>Leymus cinereus</i> , <i>Achnatherum hymenoides</i> y <i>Eragrostis curvula</i> versus <i>Pappophorum vaginatum</i> .....	29

3.3.1	Transplante a parcelas experimentales .....	29
3.3.2	Diseño experimental .....	30
3.3.3	Tratamientos de defoliación .....	30
3.4	Genotipos nativos .....	32
3.4.1	Establecimiento de clausura y marcado de plantas .....	32
3.4.2	Diseño experimental .....	33
3.4.3	Tratamientos de defoliación .....	33

## **Capítulo 4. Características morfofisiológicas que contribuyen a la capacidad competitiva y tolerancia a la defoliación**

### **4.1 Demografía y crecimiento de macollas**

4.1.1	Introducción .....	35
4.1.2	Materiales y métodos .....	39
4.1.2.1	Mediciones .....	39
4.1.2.2	Análisis estadísticos .....	42
4.1.3	Resultados .....	44
4.1.3.1	<i>Leymus cinereus</i> versus <i>Pappophorum vaginatum</i> .....	44
4.1.3.2	<i>Leymus cinereus</i> , <i>Achnatherum hymenoides</i> y <i>Eragrostis curvula</i> versus <i>Pappophorum</i> <i>vaginatum</i> .....	57
4.1.3.3	Genotipos nativos .....	83
4.1.4	Discusión .....	96

### **4.2 Proliferación de raíces**

4.2.1	Introducción .....	107
4.2.2	Materiales y métodos .....	109
4.2.2.1	Mediciones .....	109
4.2.2.2	Análisis estadísticos .....	110
4.2.3	Resultados .....	112

4.2.3.1 <i>Eragrostis curvula</i> .....	112
4.2.3.2 Genotipos nativos .....	114
4.2.4 Discusión .....	118

### 4.3 Densidad de longitud de raíces

4.3.1 Introducción .....	121
4.3.2 Materiales y métodos .....	123
4.3.2.1 Mediciones .....	123
4.3.2.2 Análisis estadísticos .....	124
4.3.3 Resultados .....	125
4.3.3.1 <i>Leymus cinereus</i> versus <i>Pappophorum vaginatum</i> .....	125
4.3.3.2 <i>Leymus cinereus</i> , <i>Achnatherum hymenoides</i> y <i>Eragrostis curvula</i> versus <i>Pappophorum</i> <i>vaginatum</i> .....	126
4.3.3.3 Genotipos nativos .....	128
4.3.4 Discusión .....	129

### 4.4 Micorrizas arbusculares

4.4.1 Introducción .....	132
4.4.2 Materiales y métodos .....	135
4.4.2.1 Mediciones .....	135
4.4.2.2 Análisis estadísticos .....	136
4.4.3 Resultados .....	137
4.4.3.1 <i>Leymus cinereus</i> versus <i>Pappophorum vaginatum</i> .....	137
4.4.3.2 <i>Leymus cinereus</i> , <i>Achnatherum hymenoides</i> y <i>Eragrostis curvula</i> versus <i>Pappophorum</i> <i>vaginatum</i> .....	137
4.4.3.3 Genotipos nativos .....	138
4.4.4 Discusión .....	140

**4.5 Producción y partición de biomasa aérea**

4.5.1 Introducción .....142

4.5.2 Materiales y métodos .....145

    4.5.2.1 Mediciones .....145

    4.5.2.2 Análisis estadísticos .....145

4.5.3 Resultados .....146

    4.5.3.1 *Leymus cinereus* versus *Pappophorum vaginatum*.....146

    4.5.3.2 *Leymus cinereus*, *Achnatherum hymenoides* y  
             *Eragrostis curvula* versus *Pappophorum*  
             *vaginatum* .....150

    4.5.3.3 Genotipos nativos .....151

4.5.4 Discusión .....157

**Capítulo 5. Síntesis e investigaciones futuras .....162**

**Referencias bibliográficas .....168**

## INTRODUCCIÓN GENERAL

### 1.1. Introducción:

La industria de producción de ganado de carne en las tres cuartas partes del territorio continental de Argentina, caracterizado por la presencia de zonas áridas y semiáridas, está basada en el pastoreo de la vegetación nativa (Fernández y Busso, 1999). En los agroecosistemas de estas zonas, la dependencia de los resultados productivos respecto de los factores climáticos es muy alta, adquiriendo especial relevancia la ocurrencia de precipitaciones pluviales (Veneciano y Federigi, 2005). Los promedios de lluvia registrados en los ambientes semiáridos son intermedios entre las regiones áridas y húmedas. Sin embargo, dichos promedios suelen ser una pobre expresión de la realidad, compuesta, de manera no previsible, por años húmedos y años secos (Stritzler *et al.*, 2007). Para la región semiárida central de nuestro país, las precipitaciones de verano-otoño representan el 60% del total anual (promedio años 1981-2009; Ing. Oscar Montenegro, Ministerio de Asuntos Agrarios de la Provincia de Buenos Aires, comunicación personal). Las variaciones intra-estacionales muestran, por otro lado, la baja estabilidad de este régimen, con precipitaciones erráticas y sequías de primavera y/o verano que se presentan con frecuencia y baja previsibilidad (Veneciano y Lartigue, 1999). Esta situación, por lo tanto, dificulta la obtención de una producción estable en los agroecosistemas del centro de Argentina. Por otra parte, la acción antrópica a lo largo de los años, ha ocasionado una destrucción progresiva del ecosistema de pastizales naturales de buen valor forrajero, ocasionando a su vez graves procesos erosivos (Stritzler *et al.*, 2007).

Ante este escenario, muchas veces resulta ventajoso recurrir a la introducción de especies perennes de alta productividad y buena calidad forrajera, que permita el descanso y la recuperación de los pastizales naturales. La alternativa de mayor viabilidad es la implantación de gramíneas perennes estivales (Stritzler y Petruzzi, 2005), que prosperen bajo condiciones de precipitaciones reducidas y erráticas y altas presiones de pastoreo. La producción de biomasa aérea de las gramíneas perennes estivales ha demostrado, en términos generales, ser alta pero dependiente de las precipitaciones (Stritzler *et al.*, 2007).

La mayoría de las introducciones de especies de gramíneas que han ocurrido en distintas partes del mundo, se han hecho con la intención de controlar y reducir la erosión o de mejorar las oportunidades de pastoreo (Wilsey y Polley, 2006). Cuando se introduce una especie la competencia por recursos limitantes es probablemente la primera interacción que ocurre entre ésta y la comunidad que la recibe (Vilá y Weiner, 2004). A esto se le agrega además la presión de pastoreo a la que se verá sometida.

Las gramíneas forrajeras son defoliadas repetidamente a varias intensidades durante su ciclo de vida. La defoliación puede definirse como cualquier remoción de material vegetal, fisiológicamente activo, ya sea por corte, pisoteo o alimentación por parte de organismos herbívoros, proceso que determina un cambio inmediato de altura y densidad en la cobertura vegetal (Heady y Child, 1994). Constituye una fuerza modificadora y modeladora no solo de las especies afectadas sino también de toda la comunidad vegetal y en forma directa o indirecta del microclima en especial y del microambiente en general (Anderson, 1983; Orbea *et al.*, 1985).

Tradicionalmente, en el caso de la herbivoría, solo los efectos negativos sobre las plantas defoliadas han sido considerados; sin embargo, en los últimos años ha surgido un debate acerca de la existencia de una variedad de posibles efectos positivos que podrían resultar en un beneficio para las plantas individuales, las comunidades y los ecosistemas (Hilbert *et al.*, 1981; Belsky, 1986; Verkaar, 1988; Hayashi *et al.*, 2007). Algunos autores sugieren que, bajo ciertas condiciones, la herbivoría puede incrementar la productividad, la longevidad y/o la reproducción potencial de algunas especies y que tales incrementos pueden conducir a un mayor crecimiento y/o a un aumento en el *fitness* de las poblaciones consumidas (Owen y Wiegert, 1976; McNaughton, 1983, Belsky, 1986; Verkaar, 1988; Hayashi *et al.*, 2007).

La tolerancia a la defoliación en una especie vegetal está dada por la velocidad de reposición del área foliar luego de producido dicho disturbio (Briske y Richards, 1995). Las gramíneas perennes pueden reestablecer los tejidos fotosintéticos luego de una defoliación mediante la producción de nuevas láminas y vainas foliares. Éstas pueden crecer de tallos no defoliados, de tallos defoliados que mantienen sus meristemas intercalares y/o apicales intactos, o de la activación de yemas axilares y subsiguiente producción de nuevas macollas (Busso *et al.*, 1989; Busso y Richards, 1995). La capacidad

competitiva es uno de los mecanismos que contribuyen a determinar la tolerancia a la defoliación en especies vegetales (Briske y Richards, 1995) y se define como la capacidad de una planta que le permite adquirir recursos del suelo (Grime, 1977; Grime, 1979; Tilman, 1989; Goldberg, 1990; Briske y Richards, 1995). Los diseños experimentales con vecindarios, conjuntamente con experiencias de manipulación de la vegetación, dan respuesta a cuestionamientos sobre los mecanismos, intensidad y consecuencias de las interacciones entre las especies vegetales en diferentes ambientes y bajo distintas circunstancias (Aarssen y Epp, 1990).

El conocimiento de los mecanismos que contribuyen a determinar la capacidad competitiva de una especie luego de una defoliación es limitado (Hendon y Briske, 2001). Esto se debe a que la capacidad competitiva frecuentemente se ha evaluado indirectamente solo a través de mediciones de producción de materia seca (Moretto y Distel, 1999). Algunos de los mecanismos que contribuyen a determinar la capacidad competitiva y tolerancia a la defoliación de las especies incluyen componentes del crecimiento (por ejemplo: altura, longitud total de hojas verdes por macolla o por planta, producción de nuevas macollas), características del sistema radical como la longitud, densidad de longitud de raíces (cm de raíz/cm<sup>3</sup> de suelo), grado de asociación de las raíces con hongos que participan en la formación de micorrizas arbusculares (MA), absorción de nutrientes y producción de biomasa (Allen *et al.*, 1989; Busso y Richards, 1989; Busso *et al.*, 1990; Bethlenfalvay y Linderman, 1993; Busso y Richards, 1993; Kurle y Pflieger, 1994; Casper y Jackson, 1997; Becker *et al.*, 1997a, b, c; Busso *et al.*, 2001; Flemmer *et al.*, 2002a, b; Saint Pierre *et al.*, 2002b; Busso *et al.*, 2003; Saint Pierre *et al.*, 2004a, b). Cualquier disturbio, como la defoliación, que modifique estos parámetros podría afectar la capacidad de rebrote en las plantas de gramíneas perennes. Por ello, diferencias en estos mecanismos entre especies podrían contribuir a explicar diferencias potenciales en su capacidad competitiva y tolerancia a la defoliación (Crick y Grime, 1987; Eissenstat y Caldwell, 1989; Caldwell *et al.*, 1991a, b).

En los pastizales naturales del sur de la Provincia Fitogeográfica del Monte, las especies de gramíneas perennes, primavera-estivales, palatables al ganado doméstico son escasas. *Pappophorum vaginatum* Buckley es la gramínea perenne C<sub>4</sub>, nativa, primavera-estival más abundante (Giorgetti *et al.*, 1997, 1998, 1999, 2000a, c). Esta especie combina una alta preferencia animal y tolerancia al déficit hídrico (Giorgetti *et al.*, 2000a, b). Otras

especies de gramíneas perennes C<sub>4</sub>, nativas, primavero-estivales menos abundantes en estos pastizales son *Aristida subulata* Henrard, *A. spegazzinii* Arechav., y *Sporobolus cryptandrus* (Torrey) A. Gray (Giorgetti *et al.*, 1997, 1998, 1999, 2000c). Mientras las especies de *Aristida* tienen una palatabilidad intermedia para el ganado vacuno, *P. vaginatum* y *S. cryptandrus* son muy apetecidas (Cano, 1988; Giorgetti *et al.*, 1997).

Se han realizado investigaciones sobre la producción de biomasa y las tasas relativas de crecimiento en *P. vaginatum*, *A. subulata*, *A. spegazzinii* y *S. cryptandrus*, especies que habían sido expuestas a varias formas de disturbio en años previos. Giorgetti *et al.* (2006), por ejemplo, hallaron, bajo condiciones de clausura al acceso de animales domésticos, que las tasas relativas de crecimiento fueron mayores en *P. vaginatum* que en *S. cryptandrus* en áreas que previamente habían sido sobrepastoreadas durante décadas. Sin embargo, estos estudios evaluaron dichas variables entre períodos prolongados de medición y/o no compararon simultáneamente la respuesta de plantas defoliadas versus aquella en plantas no defoliadas. También se han informado mayores tasas relativas de crecimiento en gramíneas perennes y especies herbáceas C<sub>3</sub> cuando las defoliaciones ocurrieron temprano que cuando no ocurrieron durante la estación de crecimiento (Olson y Richards, 1988b; Gold y Caldwell, 1989; Paige, 1992; Becker *et al.*, 1997a).

Gabutti *et al.* (2000) informaron que *S. cryptandrus* es una especie de baja producción de materia seca. Estudios en esta especie en los pastizales naturales de Estados Unidos han determinado su densidad de longitud de raíces, absorción de agua desde el suelo, tasas de fotosíntesis y transpiración, área foliar, fenología y características morfológicas (Quinn y Ward, 1969; Wan *et al.*, 1993). Holechek *et al.* (2003) realizaron estudios de pastoreo de distinta intensidad (moderado y leve) en *Sporobolus spp.* Sin embargo, en su estudio no se detalla si hubo remoción de meristemas en activo crecimiento con los pastoreos. Giorgetti *et al.* (1998, 1999, 2000c) determinaron una mayor frecuencia, densidad y cobertura en *P. vaginatum* que en *A. subulata*, *A. spegazzinii* y *S. cryptandrus* en áreas clausuradas al acceso de herbívoros domésticos durante 9 años, áreas que habían estado expuestas a sobrepastoreo previo a su clausura. Sin embargo, la mayor abundancia de *P. vaginatum* con respecto a las otras especies nativas en los pastizales del sur de la Provincia Fitogeográfica del Monte no ha sido explicada hasta el momento.



Investigaciones en otras especies primavera-estivales en el país (*Pappophorum pappiferum*, *Schizachyrium plumigerum*, *Bothriochloa springfieldii*, *Digitaria californica*, *P. caespitosum*, *Trichloris crinita*, *Setaria leucopila*, *Diplachne dubia*) han estudiado los efectos de distintas intensidades y frecuencias de defoliación de dichas especies sobre su persistencia, valor nutritivo, fenología, porcentaje de cobertura, altura, número de inflorescencias, tasa de absorción y eficiencia de uso del nitrógeno, y producción de materia seca (Cavagnaro y Dalmaso, 1983; Dalmaso *et al.*, 1983; Pensiero, 1986; Dalmaso, 1994; Privitello *et al.*, 1995; Privitello *et al.*, 1998; Trione y Cavagnaro, 1998; Quiroga *et al.*, 2004, 2005). Se ha informado para la especie *P. caespitosum* que sus plantas acumulan un 45% del total de la materia seca de la planta en los primeros 5 cm desde el nivel del suelo (Cavagnaro y Dalmaso, 1983). Estos autores informaron que las especies de gramíneas perennes que acumulan casi la mitad de la materia seca de la planta en el segmento basal estarían mejor adaptadas a resistir defoliaciones intensas. Blydenstein (1966) informó que el pastoreo redujo el crecimiento radical en *Aristida glabrata*, *A. divaricata*, *A. ternipes* y *A. hamulosa*. Una limitante en la mayoría de estos trabajos es que no se menciona si los meristemas en activo crecimiento (apicales, intercalares) quedaron o no en las plantas cuando se aplicaron los tratamientos de defoliación. Esto es importante porque el crecimiento vegetal luego de una defoliación depende en gran medida de la cantidad y calidad de los meristemas que queden en la planta (intercalares>primordios foliares en meristema apical>yemas axilares en base de tallos; Briske y Richards, 1995). Además, se han realizado varios estudios sobre los efectos de la defoliación en los mecanismos de respuesta de las plantas en especies de gramíneas perennes otoño-inverno-primaverales de las Provincias Fitogeográficas del Espinal y del Monte (Becker *et al.*, 1997a, b, c; Moretto y Distel, 1997, 1999; Flemmer *et al.*, 2002a, b, 2003; Saint Pierre *et al.*, 2002, 2004a, b, c; Busso *et al.*, 2003; Saint Pierre y Busso, 2006).

Investigaciones en gramíneas perennes C<sub>3</sub> nativas del centro de Argentina (Saint Pierre, 2002; Saint Pierre *et al.*, 2002, 2004a, b) han demostrado que las defoliaciones o pastoreos tempranos durante la estación de crecimiento determinan valores similares con respecto a los controles sin defoliar para distintas variables que contribuyen a la producción forrajera anual de estas especies. Se han informado, por ejemplo, valores similares de proliferación y densidad de longitud de raíces en plantas defoliadas y no defoliadas de *Nassella clarazii*, *N. tenuis* y *Amelichloa ambigua*. La importancia del sistema radical para explicar diferencias potenciales en la capacidad competitiva o

tolerancia a la defoliación en *P. vaginatum*, *A. subulata*, *A. spgazzinii* y *S. cryptandrus* no se ha estudiado hasta el momento. Tampoco se encontraron diferencias en el porcentaje de colonización por hongos formadores de micorrizas arbusculares entre plantas de gramíneas perennes C<sub>3</sub> no defoliadas o defoliadas en distintos momentos de su fenología (Saint Pierre *et al.*, 2004b). El estudio de los efectos de defoliación sobre las plantas es importante ya que contribuye a predecir la respuesta de dichas plantas cuando sean afectadas por niveles similares de disturbio, en condiciones naturales.

El conocimiento del ciclo fenológico de las especies resulta valioso para el análisis y manejo ecológico de los sistemas (Lieth, 1974). La defoliación en etapas fenológicas tardías (y por lo tanto bajo condiciones de alta temperatura y bajos contenidos de humedad del suelo en esta época) ha adelantado la senescencia de las macollas en *N. tenuis* y *Piptochaetium napostaense* (Becker *et al.*, 1997a). El estudio del desarrollo de las distintas etapas fenológicas de las especies permite explicar la adaptación de las mismas a los ambientes en los que se encuentran y obtener información útil a fin de desarrollar programas para el manejo y la recuperación de los pastizales naturales (DeSteven *et al.*, 1987).

Usualmente, la defoliación determina una inmediata reducción del crecimiento radical (Troughton, 1957; Davidson, 1978; Briske y Richards, 1995). Este sería un mecanismo que permite una mayor asignación de carbono al tallo, lográndose un rápido reestablecimiento del área fotosintética y el retorno al equilibrio raíz-tallo (Briske y Richards, 1995). No obstante, las respuestas de las plantas a la defoliación pueden ser contradictorias (Murphy y Briske, 1992), y otros estudios informan la falta de efectos o aún mayores valores para el crecimiento de raíces después de la defoliación (Reece y Bonham, 1978; Chapin y Slack, 1979; Wallace, 1981; Becker *et al.*, 1997b). Las características de la defoliación y las diferencias entre especies en la asignación preferencial de carbono a distintos destinos luego de la misma contribuyen a explicar la variación de las respuestas observadas.

La producción vegetal está determinada en parte por la distribución de fotosintatos entre varios órganos (Monsi y Murata, 1970). Los estudios sobre la partición de materia seca entre diferentes órganos vegetales son escasos en general (Marcelis, 1996), y faltantes en *P. vaginatum*, *A. subulata*, *A. spgazzinii* y *S. cryptandrus*. Estos estudios son

importantes ya que pueden proveer información sobre posibles diferencias en la distribución de materia seca hacia la parte aérea entre especies, con consecuencias directas sobre la preferencia animal al forraje ofrecido (Nowak *et al.*, 1993; Busso *et al.*, 2004b).

Como resultado de la cantidad limitada de especies de gramíneas perennes nativas palatables al ganado doméstico, primavera-estivales, en los pastizales del sur de la Provincia Fitogeográfica del Monte, resulta imprescindible la introducción de nuevos genotipos en dicha área que incrementen la disponibilidad forrajera en dicha época del año, y subsiguientemente incrementen la performance productiva. En las últimas décadas se han introducido y evaluado diferentes especies de gramíneas perennes primavera-estivales, algunas de las cuales han mostrado excelentes características forrajeras (Stritzler *et al.*, 2007). La primera de estas especies introducida con éxito en los pastizales del centro de Argentina, y ya naturalizada, fue el pasto llorón, *Eragrostis curvula* (Schrad.) Nees. (Covas, 1991). Esta especie, de elevada productividad y perennidad, tuvo un primer impacto fijando médanos y reincorporando potreros altamente erosionados al proceso productivo (Covas, 1974). La distribución del pasto llorón en el país está delimitada por condiciones climáticas, edáficas y geográficas. Su área preferencial de cultivo se extiende entre las isohietas de 450 y 700 mm y la mayoría de los cultivos está sometida a un balance hídrico negativo durante un período importante de su ciclo anual de crecimiento (Montani y Fernández, 1991). Se encuentra entre las mejores gramíneas para zonas marginales de bajo potencial productivo y constituye un recurso eficaz para la estabilización de suelos erosionados debido a la presencia de un extenso sistema radical (Montani y Fernández, 1991). Además es una especie reconocida por su gran capacidad de producción, aun bajo condiciones de estrés hídrico (Ruiz *et al.*, 2004). Se han efectuado numerosos estudios sobre la morfología, crecimiento y desarrollo, respuesta a estreses bióticos y abióticos (agua y temperatura), manejo del cultivo, y respuesta al pastoreo y producción de semillas en plantas defoliadas y no defoliadas de *E. curvula* (Busso y Brevedan, 1991; Montani y Fernández, 1991; Sánchez y Brevedan, 1991; Gucker, 2009). Los resultados acerca de la performance productiva y supervivencia de la especie citados en la bibliografía cubren un amplio rango y son frecuentemente poco comparables debido a que provienen de lugares con distinto suelo, clima y sistema de manejo (Montani y Fernández, 1991). A ello se debe agregar la edad del cultivo y las características intrínsecas de los distintos cultivares. Por lo tanto, resulta necesario evaluar el comportamiento de la especie en el área en la cual se la intentará implementar como forrajera y compararla con la gramínea perenne C<sub>4</sub>,

primavero-estival, más abundante de los pastizales de la región. Para este trabajo se seleccionó el cultivar ‘Tanganyika’.

Los resultados con respecto a la producción vegetal en especies nativas versus introducidas son contradictorios; se han obtenido incrementos, ausencia de diferencias, o reducciones en este parámetro en distintas investigaciones (Daehler, 2003; Ehrenfeld, 2003; Vilá y Weiner, 2004). Dado que las especies nativas están adaptadas a las condiciones locales del ambiente (por ejemplo: humedad, distribución y cantidad de lluvias y heladas, suelo, fotoperíodo, temperatura) se esperan un mayor establecimiento y persistencia de las plantas, y una mayor performance productiva, en las especies nativas del sur de la Provincia Fitogeográfica del Monte que en las especies introducidas. La falta de precipitaciones adecuadas ha hecho fracasar muchas veces los intentos de introducción de especies en pastizales naturales de zonas áridas.

Para este estudio se introdujeron varios genotipos de gramíneas perennes primavero-estivales provenientes de zonas áridas de los Estados Unidos a fin de evaluar su performance productiva y persistencia. Lawrence y Ratzlaff (1989) sugirieron que si la producción forrajera es mayor en las especies introducidas que en las nativas, los esfuerzos de investigación deberían estar dirigidos hacia las primeras. Anderson ya había enfatizado en 1980 que una forma de mejorar y recuperar pastizales naturales en distintos estados de degradación es la introducción de nuevas especies forrajeras.

Los genotipos de gramíneas perennes C<sub>3</sub>, primavero-estivales, nativos de zonas montañosas en Estados Unidos u obtenidos comercialmente en dicho país, palatables al ganado doméstico introducidos en este estudio incluyen: (1) *Achnatherum hymenoides* (Roemer & J.A. Schultes.) Barkworth, cultivares ‘Paloma’, ‘Nezpar’ y ‘Rimrock’; y (2) *Leymus cinereus* (Scribn. & Merr.) A. Love, cultivares ‘Magnar’ y ‘Trailhead’.

*A. hymenoides* es una de las especies de gramíneas nativas de los Estados Unidos más tolerantes a la sequía (Morris *et al.*, 1950; Wright y Bailey, 1982) y se ha establecido exitosamente en sitios con 300 mm de precipitación anual (Plummer y Frischknecht, 1952). Los cultivares elegidos para este estudio están adaptados a crecer en ambientes con precipitaciones anuales que van desde los 250 a los 350 mm (Booth *et al.*, 1980; Bich *et al.*, 1995; Mangold *et al.*, 2005). Sus plantas producen una alta densidad de macollas y

crecen en suelos profundos y bien drenados. Es tolerante al pastoreo a largo plazo por el ganado doméstico, y su forraje es muy nutritivo y palatable al mismo (Cully, 1986; Orodho *et al.*, 1990). Es una excelente especie para la mejora de pastizales naturales. *Leymus cinereus* es una gramínea perenne robusta que a menudo se propaga por rizomas cortos. Es muy tolerante a la sequía. Está adaptada a una amplia variedad de sitios con climas secos durante el verano. Es ideal para formar una buena estructura en el suelo y un excelente recurso forrajero para el ganado doméstico (Young *et al.*, 1975; Ganskopp y Bohnert, 2001). Un inconveniente de esta especie es que las plántulas no deben ser pastoreadas por lo menos hasta finales del verano u otoño del segundo año de crecimiento (Ogle *et al.*, 2002). Un pastoreo leve o moderado, y la remoción del ganado doméstico previo al crecimiento fisiológico activo de *A. hymenoides* tuvo el menor efecto negativo sobre la dinámica poblacional de esta especie durante un período de sequía de dos años (Chambers y Norton, 1993).

Se han efectuado numerosos estudios sobre la morfofisiología, demografía, crecimiento y respuesta al pastoreo en *A. hymenoides* y *L. cinereus* (Hitchcock *et al.*, 1969; Stroh, 1971; Perry y Chapman, 1975; Lawrence, 1978; Pearson, 1979; Booth *et al.*, 1980; Evans y Young, 1983; Young y Evans, 1984; Barker *et al.*, 1985; Reynolds y Fraley, 1989; Roundy *et al.*, 1989; Hetrick *et al.*, 1990; Jones, 1990; Abbott *et al.*, 1991; Orodho *et al.*, 1998; Ogle *et al.*, 2002). Sin embargo, estudios de esta naturaleza son escasos en los cultivares mencionados y no se han realizado aun en nuestro país, por lo que este trabajo es el primero en poner a prueba su establecimiento desde semilla y su performance productiva bajo las condiciones locales del sudoeste Bonaerense.

La productividad vegetal no depende únicamente de factores ambientales, sino también de factores biológicos, siendo el más importante de ellos el tipo de ciclo fotosintético presente en la especie considerada (Waller y Lewis, 1979). Las especies C<sub>4</sub> resultan más eficientes en la fijación del carbono, pudiendo producir dos o tres veces más materia seca que las especies con ciclo C<sub>3</sub>, especialmente en ambientes cálidos y secos (Black, 1971). El conocimiento del ciclo fotosintético de las especies permite interpretar diferentes características ecológicas y respuestas adaptativas en ambientes particulares. Black *et al.* (1969) propusieron que la habilidad competitiva de las plantas depende principalmente de su capacidad de asimilación neta de CO<sub>2</sub>, lo que resulta en un incremento en la extensión y en el tamaño foliar. Plantas con mayor tasa fotosintética neta,

mayor eficiencia en el uso de la radiación lumínica, agua y nitrógeno, como es el caso de las especies C<sub>4</sub> (Black, 1971; Brown, 1978), tendrán una mayor ventaja competitiva frente a especies C<sub>3</sub>, especialmente en ambientes poco fértiles, con altas temperaturas y escasa disponibilidad hídrica. Además, se ha sugerido que las especies C<sub>4</sub> serían más tolerantes al pastoreo que las especies C<sub>3</sub> (Heckathorn *et al.*, 1999).

El fotoperíodo, la temperatura, la humedad del suelo o un complejo de estas variables ambientales pueden servir para explicar modificaciones en los mecanismos de respuesta de las gramíneas perennes (Quinn y Ward, 1969). Los estudios realizados en otras partes del país o en el exterior tienen características específicas para estas variables ambientales. Esto hace novedoso las mediciones morfofisiológicas, fenológicas y demográficas efectuadas en este estudio en las especies de gramíneas perennes nativas e introducidas, ya que estas variables ambientales tendrán valores particulares en cada año de investigación en el lugar de estudio.

En el presente trabajo se evaluó el efecto de dos defoliaciones consecutivas sobre la producción de forraje y varios componentes que contribuyen a determinarla: (a) la demografía y crecimiento de macollas; (b) la proliferación de raíces (en términos de longitud y biomasa), (c) la densidad de longitud de raíces, (d) el porcentaje de formación de micorrizas arbusculares, y (e) la partición de la materia seca entre órganos aéreos. Estos mecanismos se midieron como factores potenciales capaces de contribuir a explicar el grado de capacidad competitiva y la tolerancia a la defoliación de plantas de *P. vaginatum*, *A. subulata*, *A. spegazzinii*, *S. cryptandrus* y *E. curvula* expuestas o no a la defoliación. En este estudio se esperó que una parte de los meristemas en activo crecimiento hayan permanecido en las plantas de *P. vaginatum*, *E. curvula* y *L. cinereus* luego de la primer y segunda defoliación durante la estación de crecimiento. Esto es debido a que la diferenciación del ápice vegetativo en reproductivo, y subsiguiente producción de inflorescencias, es muy temprana en la estación de crecimiento en estas especies (Perry y Chapman, 1974; Montani y Fernández, 1991; Giorgetti *et al.*, 2000b). En cambio, los meristemas apicales e intercalares permanecieron en las plantas de *A. subulata*, *A. spegazzinii* y *S. cryptandrus* luego de la primer y segunda defoliación (Cano, 1988). Ambas defoliaciones removieron gran parte de los meristemas apicales e intercalares en la especie introducida *A. hymenoides*, debido a que su floración es indeterminada (Jones, 1990). La producción de materia

seca y las variables (a), (c) y (d) se estudiaron también en los cinco genotipos introducidos. Esto permitirá conocer si la introducción de los genotipos mencionados es o no aconsejable. Además, esta investigación proveyó una buena oportunidad para estudiar las relaciones entre los mecanismos de adquisición de recursos del suelo y varios componentes de la producción de tejidos aéreos. El conocimiento acerca de los efectos de la defoliación, y la eventual escasez de precipitaciones, sobre los parámetros que determinan la capacidad competitiva y tolerancia a la defoliación en las especies mencionadas permitirá evaluar sus respuestas ante niveles similares de disturbios y definir estrategias de manejo para su establecimiento y conservación.

## 1.2 Hipótesis de trabajo:

En base a los antecedentes presentados, se postulan las siguientes hipótesis de trabajo:

H1: Las plantas de los genotipos nativos y naturalizado defoliadas temprano y a mediados de la estación de crecimiento tendrán valores similares a aquellas de plantas no defoliadas para (a) las variables que contribuyen a la producción de forraje total anual [altura, número total de hojas (verdes y secas), longitud total de laminas más vainas (verdes y secas) y producción de nuevas macollas], (b) proliferación de raíces, (c) densidad de longitud de raíces y (d) porcentaje de formación de micorrizas arbusculares.

H2: La proliferación y densidad de longitud de raíces, y el grado de asociación con micorrizas arbusculares son mayores en *P. vaginatum* que en los genotipos de *Aristida* y *S. cryptandrus*. Sin embargo, los mayores valores de estos parámetros se observan en el genotipo naturalizado *E. curvula*.

H3: La tolerancia a la defoliación, y la performance productiva y persistencia de plantas defoliadas y no defoliadas son mayores en los genotipos de gramíneas perennes primavera-estivales nativos o naturalizado que en los introducidos.

H4: La partición de materia seca entre los distintos órganos vegetales aéreos (láminas, vainas, tallos, inflorescencias y semillas) difiere en los genotipos nativos y en los genotipos introducidos.



### 1.3 Objetivos:

Objetivo general:

Obtener una medida indirecta de la capacidad competitiva y la tolerancia a la defoliación en especies de gramíneas perennes, primavera-estivales, nativas, naturalizada e introducidas en los pastizales del sur de la Provincia Fitogeográfica del Monte, con un especial enfoque sobre *P. vaginatum*, por ser la especie más abundante en la zona.

De demostrar que uno o más de los genotipos introducidos persiste en la región y produce similar o mayor cantidad de forraje en comparación a los genotipos nativo y naturalizado, se podrá realizar su introducción en los pastizales del centro y sur del país. Esto tiene dos consecuencias: (1) incremento en la producción ganadera, que se reflejará en una mejora del nivel socio-económico de las personas, al incrementarse la producción forrajera por inclusión de los genotipos seleccionados en la comunidad vegetal, y (2) el desarrollo de una industria alternativa en áreas con pastizales naturales donde el riego sea factible, como lo es la producción de semillas a gran escala de los genotipos introducidos que sean seleccionados a través de la realización de este trabajo.

Objetivos específicos:

1. Determinar en plantas de los diez genotipos de gramíneas perennes primavera-estivales nativas, naturalizada e introducidas:

(1) los mecanismos que contribuyen a determinar (a) la producción total anual de forraje (número total de macollas/planta, altura, número de hojas totales, longitud total de láminas más vainas, y producción de nuevas macollas), y (b) la capacidad competitiva y tolerancia a la defoliación (proliferación radical, densidad de longitud de raíces y porcentaje de formación de micorrizas arbusculares, producción de nuevas macollas). La proliferación de raíces, como determinante de la capacidad competitiva, sólo se evaluó en los genotipos nativos y naturalizado, y

(2) el efecto de cortes tempranos y a mediados de la estación de crecimiento versus controles sin defoliar sobre los parámetros de producción de forraje, y

2. Cuantificar la partición de materia seca aérea en los distintos órganos que la componen (láminas, vainas, tallos, estructuras reproductivas) en los genotipos nativos y en ambos cultivares de *L. cinereus*.

## CARACTERÍSTICAS DEL ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo se llevó a cabo durante las estaciones de crecimiento 2006/2007 a 2008/2009, en la Chacra Experimental de Patagones, al sudoeste de la Provincia de Buenos Aires ( $40^{\circ} 39' 49,7''$  S,  $62^{\circ} 53' 6,4''$  O; 40 msnm; Fig. 2.1), dentro de la Provincia Fitogeográfica del Monte (Cabrera, 1976). Para el estudio de los genotipos introducidos y de *P. vaginatum* y *E. curvula* se empleó una clausura al acceso de animales domésticos y silvestres de 0,025 ha. (Sitio 1). El estudio de *P. vaginatum*, *A. subulata*, *A. spegazzinii* y *S. cryptandrus*, se realizó en una clausura distinta, de 1 ha., dentro de la Chacra Experimental y también excluida al pastoreo (Sitio 2).



Figura 2.1. Ubicación geográfica del sitio de estudio: Chacra Experimental de Patagones, dependiente del Ministerio de Asuntos Agrarios, en el Partido de Patagones, Provincia de Buenos Aires (imagen tomada en abril de 2009, Google Earth, 5.2.1.1588).

## **2.1 Clima:**

El clima es templado, semiárido, con lluvias concentradas en verano y otoño. El promedio de precipitaciones total anual, para el período 1981-2009 fue de 412,9 mm., con valores máximos y mínimos de 877 mm. (1984) y 195 mm. (2009), respectivamente (Ing. Montenegro, Chacra Experimental Patagones, Ministerio de Asuntos Agrarios de la Provincia de Bs. As., comunicación personal). La precipitación, temperatura del aire y suelo, velocidad del viento, déficit de saturación del vapor de agua, humedad relativa y evapotranspiración fueron provistos por una estación meteorológica automática ubicada en la Chacra Experimental. En la Fig. 2.2 se muestran los valores promedio para estos parámetros, medidos durante 2006, 2007, 2008 y el período estudiado en 2009, en el sitio de estudio. Los valores de precipitación total anuales, para 2006, 2007, 2008 y 2009 fueron de 428,1 mm, 287,5 mm, 198 mm y 195 mm, respectivamente.

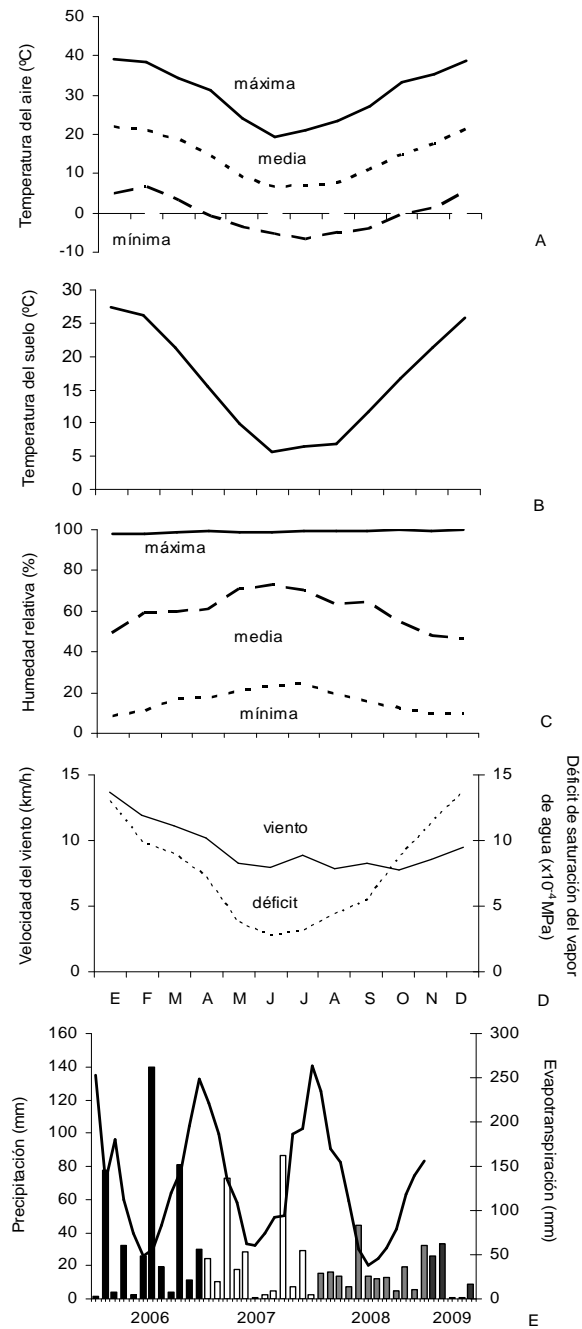


Figura 2.2. Datos registrados por la estación meteorológica ubicada en la Chacra Experimental de Patagones: de (A) a (D) se muestran los valores promedio mensuales para los años 2006, 2007 y 2008. (A) Temperatura máxima, media y mínima del aire, (B) temperatura del suelo (promedio de tres profundidades: 0, 5 y 20 cm), (C) humedad relativa del aire, (D) velocidad del viento y déficit de saturación del vapor de agua, (E) precipitación y evapotranspiración mensual durante el período de estudio. Para el período estudiado en 2009 solo se presentan datos de precipitación (E); las demás variables climáticas incluidas en la Figura no se pudieron medir debido a la falta de disponibilidad de la estación meteorológica.

## 2.2 Vegetación:

La comunidad se caracteriza por un estrato arbustivo abierto que incluye especies herbáceas de diferente calidad para la producción de ganado (Giorgetti *et al.*, 1997). La dominancia de un grupo particular de gramíneas o arbustos en esta región está condicionada, al menos en parte, por la historia de pastoreo y frecuencia e intensidad de fuegos (Distel y Bóo, 1996; Giorgetti *et al.*, 1997). *Nasella clarazii* y *Poa ligularis* son especies de gramíneas C<sub>3</sub> deseables y dominantes en la comunidad en áreas clausuradas al pastoreo por varios años. Con pastoreo moderado y continuo, estas especies son reemplazadas por otras gramíneas C<sub>3</sub> deseables, como por ejemplo *N. tenuis* y *Piptochaetium napostaense*. Es común encontrar otras gramíneas perennes deseables como *Bromus catharticus*, *Jarava neaei*, *J. plumosa*, *Pappophorum vaginatum*, y *Sporobolus cryptandrus*. También se encuentran especies de palatabilidad intermedia como *Pappostipa speciosa*, *Melica bonariensis*, *Aristida pallens*, *A. spegazzinii*, *A. subulata* y *A. trachyantha*. Bajo pastoreo continuo y alta carga animal, las especies deseables son reemplazadas por especies no preferidas (indeseables) por el ganado vacuno, como por ejemplo *Amelichloa ambigua*, *N. trichotoma* y *A. brachychaeta* (Cano, 1988; Giorgetti *et al.*, 1997). Asimismo, la baja frecuencia o falta de fuegos, conjuntamente con el pastoreo continuo y severo, contribuyen al reemplazo de las especies deseables por especies anuales como *Bromus hordeaceus*, *Medicago minima* y *Erodium cicutarium*, y especies arbustivas tales como *Geofraea decorticans*, *Brachyclados lycioides*, *Condalia microphylla*, *Chuquiraga erinacea*, *Larrea divaricata*, *Schinus fasciculatus*, *Lycium chilense*, *Prosopidastrum globosum* y *Prosopis alpataco*. En la zona excluida al pastoreo en la cual se realizó el estudio de las gramíneas nativas (Sitio 2) predominan las especies herbáceas, encontrándose algunas plantas leñosas aisladas.

## 2.3 Suelo:

El paisaje de la región comprende vastas llanuras con ondulaciones bien marcadas y microdepresiones aisladas. Los materiales originarios de los suelos predominantes son arenas finas, transportadas por el viento y depositadas sobre tosca, y rodados líticos o materiales limo-arenosos más antiguos, débilmente consolidados (INTA-CIRN, 1989). En la Chacra Experimental de Patagones el suelo fue clasificado como Haplocalcid típico (Ing. Nilda Mabel Amiotti, Dpto. de Agronomía UNSur, comunicación personal). El pH

promedio es 8 y el perfil no presenta limitantes de profundidad. En la Tabla 2.1 se presentan los valores de algunas características del suelo, determinadas a una profundidad de 0-20 cm., en ambas clausuras empleadas para el estudio.

Tabla 2.1. Características del suelo de los dos sitios donde se llevó a cabo el estudio. Los valores representan el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=5. Letras iguales dentro de cada fila indican que no se encontraron diferencias significativas entre los sitios de estudio ( $p>0,05$ ).

Características del suelo	Sitio 1	Sitio 2
pH	8,1 $\pm$ 0,1 a	8,0 $\pm$ 0,1 a
Conductividad (mmhos/cm)	0,5 $\pm$ 0,1 a	0,4 $\pm$ 0,1 a
P disponible (mg/kg)	22,4 $\pm$ 1,1 a	19,9 $\pm$ 1,8 a
Na (mg/l)	66,7 $\pm$ 12,2 a	45,4 $\pm$ 4,0 a
Mg (mg/l)	8,4 $\pm$ 1,0 a	9,3 $\pm$ 0,9 a
K (mg/l)	14,2 $\pm$ 1,6 a	11,0 $\pm$ 1,2 a
CIC (meq Na/100 g de suelo)	11,1 $\pm$ 1,1 a	9,8 $\pm$ 0,7 a
N total (%)	0,1 $\pm$ 0,0 a	0,1 $\pm$ 0,0 a
MO total (%)	1,7 $\pm$ 0,2 a	1,4 $\pm$ 0,2 a

## 2.4 Genotipos:

A continuación se presenta una breve descripción de los diez genotipos primavero-estivales evaluados en este estudio.

(1) *Pappoporum vaginatum*: gramínea perenne cespitosa, con tallos erectos de hasta 25-80 cm de altura y láminas de 5-20 cm de longitud (Cabrera, 1970). Se distribuye en el sur de Brasil y de Bolivia, Uruguay y norte y centro de Argentina, hasta el norte de Patagonia (Pensiero, 1986). Crece en suelos generalmente pobres, calcáreos, alcalinos. En el sur de Argentina se la puede encontrar creciendo en regiones semiáridas, en suelos arenosos donde es considerada un valioso recurso forrajero (Rost *et al.*, 1984).

(2) *Aristida spegazzinii*: gramínea cespitosa baja, perenne. Presenta tallos erectos de entre 20 y 50 cm de altura y láminas de entre 5 y 15 cm de longitud. Se distribuye en las provincias de Catamarca, La Rioja, San Luis, Córdoba, La Pampa, Buenos Aires, Río Negro y Neuquén. También puede encontrarse en Uruguay. Crece en suelos secos, arenosos, franco-arenosos o pedregosos (Cano, 1988). Es una especie de preferencia intermedia y valor forrajero bajo (Giorgetti *et al.*, 1997).

(3) *Aristida subulata*: gramínea cespitosa, perenne, con tallos erectos de entre 15 y 50 cm de altura. Las láminas, que se enroscan en espiral cuando alcanzan la madurez, pueden llegar a medir hasta 10 cm de longitud. Se la puede encontrar en las provincias de Catamarca, Mendoza, Buenos Aires, San Luis, La Pampa y Río Negro (Cano, 1988). Crece en suelos secos y arenosos o franco-arenosos. Es una especie de bajo valor forrajero y con una palatabilidad intermedia para el ganado (Giorgetti *et al.*, 1997).

(4) *Sporobolus cryptandrus*: gramínea baja, perenne, con tallos pocos numerosos, erectos o en ángulo. Alcanza una altura de 50 cm y presenta láminas cortas de entre 10 y 20 cm. Con gran producción de semillas muy pequeñas. Se distribuye en Estados Unidos y Sudamérica, encontrándose en Argentina en el centro y norte del país (Cano, 1988). Ofrece un forraje de buena calidad para el ganado (Giorgetti *et al.*, 1997), con buena palatabilidad cuando se encuentra verde, aunque va disminuyendo a medida que madura (Bedunah y Sosebee, 1984). Es una especie de crecimiento lento pero con gran resistencia al estrés hídrico. Su sistema radical contribuye a la estabilización de suelos arenosos (Coupland, 1958), en donde es común encontrarla (Cano, 1988).

(5) *Eragrostis curvula*: gramínea perenne, nativa de Sudáfrica, introducida en nuestro país desde Estados Unidos en 1930 (Covas, 1991). Vulgarmente llamada ‘pasto llorón’, debido a la naturaleza colgante de sus hojas, se encuentra en regiones semiáridas desde Río Negro hasta Jujuy, siendo el área de mayor concentración las provincias de San Luis, Córdoba, La Pampa y Buenos Aires (Covas, 1991). Se caracteriza por presentar plantas de gran tamaño y de larga vida, que pueden alcanzar una altura de 190 cm, y un diámetro basal, en plantas aisladas, de 38 cm (Shoop y McIlvain, 1970). Las láminas son delgadas y pueden llegar a medir 65 cm de longitud (Shoop y McIlvain, 1970). Produce un elevado número de semillas muy pequeñas (Barkworth *et al.*, 2003). Posee un extenso y



fibroso sistema radical, útil para el control de la erosión (Montani *et al.*, 1987). Se puede establecer y producir satisfactoriamente en la mayor parte de los suelos bien drenados, aunque la producción es mejor en los franco-arenosos. Puede tolerar suelos ácidos y alcalinos, de arena gruesa, arcillosos y con afloramientos rocosos (Busso y Brevedan, 1991). Los stands establecidos persisten con precipitaciones anuales que varían desde los 400 a los 1000 mm (Bock *et al.*, 2007; Montani y Fernández, 1991). En áreas con poca precipitación las sequías prolongadas pueden eliminar los stands bien establecidos (Bock *et al.*, 1986). La palatabilidad y la calidad del forraje del pasto llorón decrecen a medida que transcurre la estación de crecimiento (Shoop y McIlvain, 1970). Los distintos ecotipos y/o cultivares difieren en el tamaño de sus hojas, palatabilidad y vigor (Cox *et al.*, 1988). El cultivar 'Tanganyika', seleccionado para este estudio, ya ha sido implantado exitosamente como forrajera en otras regiones del país (Covas, 1991; Ruiz *et al.*, 2004) y presenta una buena calidad forrajera y una alta capacidad de germinación en condiciones de estrés hídrico (Brevedan *et al.*, 1997).

*Achnatherum hymenoides*: gramínea perenne altamente palatable para todo tipo de ganado (Carpenter, 1990). Ampliamente distribuida en el oeste de Estados Unidos, llegando a encontrarse también en el noreste de México (Blaisdell y Holmgren, 1984). Sus plantas pueden alcanzar alturas de hasta 60 cm y un diámetro basal de 30 cm (Canfield, 1934). Se caracteriza por un sistema radical profundo, de raíces fibrosas, útil para la restauración de zonas degradadas de baja precipitación (Orodho *et al.*, 1998). Una limitante de esta especie es que su establecimiento resulta difícil (Jordan y Haferkamp, 1989). Los cultivares introducidos en este estudio fueron:

(6) cultivar 'Paloma': fue puesto en el mercado de Estados Unidos en 1974, y proviene de un ecotipo de Pueblo, Colorado (Granite Seed Company, 2003-2004). Produce un forraje palatable excelente y gran cantidad de semillas.

(7) cultivar 'Nezpar': fue puesto en el mercado estadounidense en 1978, y proviene del ecotipo Whitebird, Idaho (Booth *et al.*, 1980). Este cultivar ha demostrado consistentemente un buen establecimiento y características vegetativas deseables en el oeste de Estados Unidos. Además, supera al cultivar 'Paloma' en rendimiento y supervivencia del stand en la parte norte de dicho país.

(8) cultivar 'Rimrock': fue puesto en el mercado estadounidense en 1996, y proviene del ecotipo Billings, Montana (Granite Seed Company, 2003-2004). Es muy tolerante al frío y más adaptado que 'Nezpar' a latitudes más al norte en Estados Unidos. Es un gran productor de semillas, y similar en características de establecimiento y vegetación a 'Nezpar' y 'Paloma'.

*Leymus cinereus*: especie perenne, robusta, de textura áspera, nativa del noroeste de los Estados Unidos y sudoeste de Canadá (Perry y Chapman, 1974). Sus plantas pueden alcanzar alturas de 180 cm y un diámetro basal de 90 cm, bajo condiciones climáticas y de suelo excelentes (Ogle *et al.*, 2002). Sus hojas son anchas y largas, de hasta 45 cm de longitud (Jarecki, 1985). Ideal para sitios con precipitaciones anuales entre 200 y 500 mm (Ogle *et al.*, 2002). Presenta un sistema radical fibroso, extenso y muy profundo (Abbott *et al.*, 1991). Su crecimiento es óptimo en suelos arcillosos o limosos pero tolera también los arenosos (Wasser, 1982). Los cultivares evaluados en este estudio fueron:

(9) cultivar 'Magnar': muy robusto y productivo, longevo y tolerante a zonas donde la precipitación promedio es de 200 mm o más, sin embargo ha sobrevivido en plantaciones con 175 mm de lluvia anual (Ogle *et al.*, 2002; Granite Seed Company, 2003-2004). Fue puesto en el mercado en Estados Unidos en 1979, y proviene de un ecotipo de Saskatchewan, Canadá (Granite Seed Company, 2003-2004). Potencialmente es una especie forrajera de mucho valor (Evans y Young, 1983).

(10) 'Trailhead': lanzado al mercado en 1991, sobrevive con tan solo 125 mm de precipitación anual (Ogle *et al.*, 2002; Granite Seed Company, 2003-2004) y resulta superior a otros cultivares o especies nativas en persistencia, productividad, vigor y longevidad, bajo condiciones de calor y sequía (Cash *et al.*, 1998).

---

## OBTENCIÓN DE PLANTAS, DISEÑO EXPERIMENTAL Y TRATAMIENTOS

### 3.1 Trabajos en invernáculo:

A fin de contar con plantas adultas a principios del año 2006, y teniendo en cuenta que los genotipos estudiados son de crecimiento primavero-estival, se inició la obtención de plantas a partir de semillas, durante el año 2005. Se comenzó inicialmente con la siembra de seis genotipos: *Pappophorum vaginatum*, nativa; *Leymus cinereus* cvs. ‘Magnar’ y ‘Trailhead’ y *Achnatherum hymenoides* cvs. ‘Paloma’, ‘Rimrock’ y ‘Nezpar’, introducidos. Como no se observó germinación de los cultivares de *A. hymenoides*, su siembra se intentó nuevamente durante el año 2006, momento en el cual se incorporó además al genotipo naturalizado *Eragrostis curvula* cv. ‘Tanganyika’. Debido entonces a que se contaba con plantas obtenidas en dos años diferentes, se dividió el estudio en dos partes, según la edad de las plantas involucradas. Se informarán a continuación, los trabajos realizados en invernáculo a fin de obtener posteriormente plantas establecidas en el campo de los siete genotipos estudiados.

En la primavera de 2004, se recolectaron, en la Chacra Experimental de Patagones (en adelante ‘Chacra Experimental’), semillas de *P. vaginatum* que se pusieron a germinar en mayo de 2005, junto con semillas de *Leymus cinereus* cvs. ‘Magnar’ y ‘Trailhead’, obtenidas de Estados Unidos. Las mismas se trataron previamente con fungicida y colocaron en cajas de Petri entre hojas de papel de filtro. Las cajas se mantuvieron en el laboratorio, permanentemente humedecidas con agua destilada. Plántulas con radícula y al menos una lámina en expansión fueron transplantadas a macetas plásticas (0,5 litros), con suelo proveniente del sitio de estudio, previamente tamizado. Las macetas fueron mantenidas en invernáculo con riego periódico y temperatura y condiciones de luz natural (Fig. 3.1). Se controló además, de forma manual, la emergencia de malezas y otras gramíneas que germinaron a partir del banco de semillas del suelo utilizado. En octubre del mismo año, las plantas se transplantaron a macetas más grandes (5 litros), se retiraron del invernáculo y se colocaron en el exterior, bajo condiciones de lluvia natural, a fin de permitir su aclimatación previo a su transplante final al campo.



Figura 3.1. Vista de plantas de *Leymus cinereus*, cultivar 'Magnar', creciendo bajo condiciones de invernáculo.

Debido al fracaso en la germinación de semillas de *A. hymenoides* durante 2005, a principios de 2006 se procedió nuevamente a la siembra de este genotipo. Las semillas se conservaron refrigeradas a 8° C hasta el momento de su utilización. Las semillas de *A. hymenoides* presentan dormancia mecánica y fisiológica (Huntamer, 1934). Sin embargo, las bajas temperaturas y el tiempo de almacenamiento aumentan su porcentaje de germinación (Rogler, 1960; Zemetra *et al.*, 1983). En base a estos antecedentes, y a fin de poder comparar plantas de edades similares, a principios de marzo 2006 se inició la siembra de semillas de *A. hymenoides*, cultivares 'Paloma', 'Rimrock' y 'Nezpar', y se agregaron las especies *L. cinereus*, cultivares 'Magnar' y 'Trailhead', *P. vaginatum* y *E. curvula* cultivar 'Tanganyika'. Sin embargo, esta vez la siembra se efectuó en macetas de 0,5 litros que fueron mantenidas en el exterior durante un mes, de manera que estuvieran expuestas a las condiciones de luz y temperatura fluctuantes del ambiente (Fig. 3.2). Las macetas se llenaron con suelo tamizado proveniente del sitio de estudio, se regaron periódicamente y se controló manualmente la emergencia de malezas y otras especies no deseadas. Durante la estación fría, las plantas se trasladaron a un invernáculo. Al término

de dicha estación, las plantas se colocaron nuevamente bajo condiciones naturales, a fin de favorecer su aclimatación antes de su traslado definitivo al campo.



Figura 3.2: Vista de las plantas de los siete genotipos estudiados, creciendo en macetas bajo condiciones naturales.

### **3.2 *Leymus cinereus* versus *Pappophorum vaginatum*:**

#### **3.2.1 Transplante a parcelas experimentales:**

En noviembre de 2005 se delimitó, en la Chacra Experimental, una clausura al acceso de herbívoros domésticos y silvestres, de 0,025 ha (Sitio 1, Fig. 3.3). Se eliminaron todas las malezas presentes y se marcaron 48 parcelas experimentales de 1,2 x 1,2 m.



Figura 3.3. Vista aérea de la Chacra Experimental de Patagones. Se observan la ubicación del Sitio 1 y de la estación meteorológica (imagen tomada en abril de 2009, Google Earth, 5.2.1.1588).

En diciembre del mismo año, se trasladaron al campo las macetas con plantas de los tres genotipos y se procedió a su transplante definitivo. Se coloraron 576 plantas, de forma aleatoria, en parcelas monoespecíficas (Fig. 3.4). Se emplearon 16 parcelas/genotipo (8 controles, 8 defoliadas) x 3 genotipos. Se usaron 12 plantas por parcela, distanciadas 30 cm (de centro a centro de cada mata) en líneas horizontales y verticales. Las plantas fueron dispuestas de esta manera a fin de uniformar las relaciones competitivas entre las mismas. Matrices similares han sido empleadas en otros estudios a campo (Flemmer *et al.* 2002a, b). Solo se trabajó con las plantas ubicadas en el centro de cada parcela. Se asignaron al azar 8 parcelas experimentales (repeticiones) para cada uno de los tratamientos (control versus defoliación). En cada parcela, se marcó una planta para mediciones posteriores de variables demográficas y de crecimiento aéreo y subterráneo, colonización por hongos micorrízicos y cuantificación de la biomasa producida durante la estación de crecimiento. Todas las plantas fueron regadas durante los primeros tres meses a fin de contribuir a su

establecimiento (Fig. 3.5). Las plantas marcadas fueron muestreadas durante dos años consecutivos: primavera-otoño de 2006/2007 y 2007/2008. En cada período se trabajó sobre una planta distinta. Durante el estudio, las plantas estuvieron expuestas a condiciones naturales, sin riego y se mantuvieron libres de malezas.



Figura 3.4. Vista de plantas de *Pappophorum vaginatum* transplantadas a una parcela monoespecífica de 1,2 x 1,2 m., en diciembre de 2005.



Figura 3.5. Vista de la clausura (Sitio 1) donde se establecieron las 48 parcelas monoespecíficas (576 plantas en total), en la Chacra Experimental de Patagones. En el borde inferior derecho se observa en detalle una de las parcelas con plantas ya establecidas.

### 3.2.2 Diseño experimental:

El diseño fue completamente aleatorizado, con réplicas balanceadas ( $n=8$ ). Se analizaron como factores los genotipos (*P. vaginatum*, *L. cinereus* cv. ‘Magnar’ y *L. cinereus* cv. ‘Trailhead’), los tratamientos (control versus defoliación) y las fechas de muestreo.

### 3.2.3 Tratamientos de defoliación:

Todas las plantas de las 48 parcelas fueron defoliadas en 2006 y 2007, a 5 cm de altura durante el período de reposo invernal, de modo de incluir solo el material producido durante el siguiente ciclo de crecimiento en las mediciones posteriores del material aéreo. Durante la primavera de 2006 (22 de noviembre y 19 de diciembre) y 2007 (5 y 30 de noviembre) la mitad de las plantas fue defoliada dos veces (en el período vegetativo de crecimiento e inmediatamente luego de la diferenciación del ápice vegetativo a



reproductivo), a 5 cm de altura sobre el nivel del suelo. El resto de las plantas permaneció sin defoliar (controles). El tratamiento de defoliación empleado simuló un pastoreo intenso y de alta frecuencia (Quiroga *et al.*, 2004, 2005).

Previo a realizar las defoliaciones, macollas de los tres genotipos estudiados fueron disectadas y observadas bajo una lupa para determinar el estado de desarrollo y la altura del meristema apical, a fin de evitar su remoción en la mayoría de las macollas de las plantas durante el tratamiento. Se seleccionaron macollas que aun no hubieran expuesto sus inflorescencias. A pesar que la bibliografía señala una elongación temprana de los entrenudos en *L. cinereus* (Perry y Chapman, 1975; Ogle *et al.*, 2002), esto no se observó en el presente estudio. La altura promedio (mm) del meristema apical en los tres genotipos, medida desde la parte basal de la macolla se informa en la Tabla 3.1.

	2006	2007
<i>P. vaginatum</i>	6,44 ± 1,18	7,91 ± 1,68
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	3,22 ± 0,28	3,41 ± 0,49
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	3,50 ± 0,39	3,72 ± 0,44

Tabla 3.1. Altura promedio (mm) de meristemas apicales en macollas disectadas de tres genotipos (n=16), medida antes de realizar los tratamientos de defoliación, durante los años 2006 y 2007.

### 3.3 *Leymus cinereus*, *Achnatherum hymenoides* y *Eragrostis curvula* versus *Pappophorum vaginatum*:

#### 3.3.1 Transplante a parcelas experimentales:

En noviembre de 2006, plantas adultas de los genotipos *P. vaginatum*, *L. cinereus* cvs. 'Magnar' y 'Trailhead', *E. curvula* cv. 'Tanganyika' y *A. hymenoides* cvs. 'Paloma', 'Nezpar' y 'Rimrock', se trasladaron a la Chacra Experimental y se transplantaron a parcelas monoespecíficas de 1,2 x 1,2 m, ubicadas de forma aleatoria en la misma clausura (Sitio 1) donde ya se encontraban las plantas de *L. cinereus* y *P. vaginatum* del año anterior. En cada parcela se ubicaron 12 plantas, distanciadas 30 cm (de centro a centro de

cada mata) en líneas horizontales y verticales. Todas las parcelas se mantuvieron bajo riego hasta mayo de 2007, a fin de contribuir al establecimiento de las plantas. Se asignaron al azar 7 parcelas experimentales (repeticiones) para cada uno de los tratamientos de defoliación. Se marcaron 98 plantas en total [14 parcelas/genotipo (7 controles, 7 defoliadas) x 7 genotipos; 1 planta/parcela], ubicadas en el centro de cada parcela, para determinaciones de demografía y crecimiento aéreo y subterráneo, colonización por hongos micorrízicos y cuantificación de la producción de forraje. Estas plantas fueron muestreadas durante las estaciones de crecimiento: primavera-otoño 2007/2008. Durante el mismo período, en 2008/2009, se marcaron nuevas plantas, también en el centro de cada parcela, y se repitieron las mediciones y determinaciones del ciclo anterior. Debido a que las plantas de los cultivares ‘Rimrock’ y ‘Nezpar’, de la especie *A. hymenoides*, sufrieron una elevada mortalidad luego del primer año de estudio, se decidió descartar estos dos cultivares y no incluirlos en las mediciones realizadas durante 2008/2009. También se marcaron 24 plantas de *E. curvula* [2 tratamientos (control, defoliado) x 6 réplicas/tratamiento x 2 plantas/réplica], ubicadas en el margen exterior de las parcelas, para mediciones de proliferación radical. Se marcaron 2 plantas/réplica a fin de emplear distintas plantas en cada uno de los dos ciclos de crecimiento (2007/2008 y 2008/2009).

### **3.3.2 Diseño experimental:**

El diseño fue completamente aleatorizado, con réplicas balanceadas (n=7). Durante 2007/2008 se analizaron como factores los genotipos (*P. vaginatum*, *L. cinereus* cvs. ‘Magnar’ y ‘Trailhead’, *A. hymenoides* cvs. ‘Paloma’, ‘Rimrock’ y ‘Nezpar’ y *E. curvula* cv. ‘Tanganyika’), los tratamientos (control versus defoliación) y las fechas de muestreo. Para el período 2008/2009 solo se analizaron cinco genotipos, manteniéndose el resto del diseño. En el caso de las variables de proliferación radical, solo se consideró como factor el tratamiento, ya que estas determinaciones se realizaron solo en el genotipo *E. curvula*.

### **3.3.3 Tratamientos de defoliación:**

En cada año de estudio se efectuó, durante el reposo invernal, un corte de limpieza en todas las plantas, a 5 cm de altura desde el nivel del suelo. De esta manera, solo la producción correspondiente al siguiente ciclo de crecimiento fue incluida en las

mediciones posteriores de peso seco. Durante la primavera de 2007 (5 y 11 de noviembre) y 2008 (19 de noviembre y 20 de diciembre), la mitad de las plantas fue defoliada dos veces (en el período vegetativo de crecimiento e inmediatamente luego de la diferenciación del ápice vegetativo a reproductivo) a 5 cm de altura sobre el nivel del suelo. El resto de las plantas permaneció sin defoliar (controles). Todas las plantas se mantuvieron bajo condiciones de lluvia natural.

En cada ciclo de crecimiento de las plantas, y antes de realizar las defoliaciones, se recolectaron macollas de todos los genotipos para su disección y observación a la lupa (Fig. 3.6). Se determinó de esta forma el estado de desarrollo y la altura del meristema apical, a fin de evitar su remoción en la mayoría de las macollas de las plantas en los tratamientos de defoliación. Solo se seleccionaron macollas que aun no hubieran expuesto sus inflorescencias. La altura promedio (mm) desde la base de la macolla, durante 2007 y 2008 se indica en la Tabla 3.2.

	2007	2008
<i>P. vaginatum</i>	9,43 ± 0,90	8,29 ± 1,07
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	7,49 ± 0,64	4,96 ± 0,75
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	5,79 ± 1,03	4,64 ± 0,63
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Paloma'	6,69 ± 0,86	5,89 ± 1,09
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Rimrock'	4,49 ± 0,56	s.d.
<i>A. hymenoydes</i> cv. 'Nezpar'	6,68 ± 0,57	s.d.
<i>E. curvula</i> cv. 'Tanganyika'	6,17 ± 0,63	7,89 ± 0,68

s.d.: sin datos

Tabla 3.2 Altura promedio (mm) de meristemas apicales en macollas disectadas de siete genotipos (n=14), medida antes de realizar los tratamientos de defoliación, durante los años 2007 y 2008.

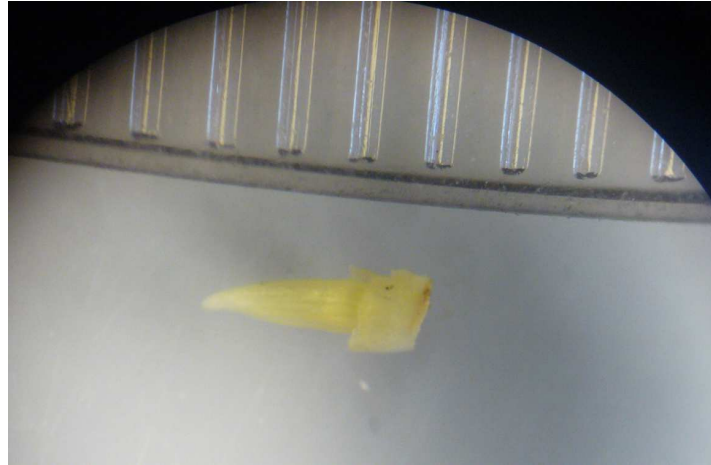


Figura 3.6: Vista a la lupa de un meristema apical de una macolla disectada de *Pappophorum vaginatum*. Se observa el detalle de la regla empleada para medir la altura del meristema.

### 3.4 Genotipos nativos:

#### 3.4.1 Establecimiento de clausura y marcado de plantas:

En junio de 2007, se estableció en la Chacra Experimental, una clausura al acceso de animales domésticos y silvestres, de 1 ha de superficie (Sitio 2; Fig. 3.7). En este sitio se marcaron, con varillas de hierro coloreadas, plantas de porte similar, de *P. vaginatum*, *Aristida subulata*, *A. spegazzinii*, y *Sporobolus cryptandrus*, seleccionadas al azar. Se emplearon en total 96 plantas [4 genotipos x 2 tratamientos (control versus defoliación) x 6 réplicas/tratamiento x 2 plantas/réplica]. Se marcaron 2 plantas por réplica debido a que cada una de éstas se empleó para determinaciones de 1) demografía, fenología y crecimiento de macollas; porcentaje de colonización del sistema radical por hongos micorrízicos; densidad de longitud de raíces y producción de forraje; o 2) proliferación de raíces. Estas plantas fueron muestreadas durante la primavera-otoño 2007/2008. Debido a que al inicio del segundo ciclo de crecimiento no se encontró suficiente cantidad de plantas del genotipo *S. cryptandrus*, se decidió descartarlo del estudio. De modo que para el ciclo de crecimiento 2008/2009, se marcaron 72 nuevas plantas, de los tres genotipos restantes. Todas las plantas crecieron bajo condiciones naturales durante el estudio y no se realizó control de malezas, excepto en las plantas empleadas para las determinaciones de proliferación radical.



Figura 3.7: Vista de la clausura de 1 ha (Sitio 2) donde se marcaron al azar plantas de cuatro genotipos nativos. En detalle se observa una planta identificada con una varilla de hierro.

### 3.4.2 Diseño experimental:

El diseño fue completamente aleatorizado, con réplicas balanceadas ( $n=6$ ). Como factores se analizaron los genotipos (*P. vaginatum*, *A. subulata*, *A. spgazzinii* y *S. cryptandrus*), los tratamientos (control versus defoliación) y las fechas de muestreo. Para el período 2008/2009 solo se analizaron tres genotipos, manteniéndose el resto del diseño.

### 3.4.3 Tratamientos de defoliación:

En cada año de estudio se efectuó, durante el reposo invernal, un corte de limpieza en todas las plantas marcadas, de los cuatro genotipos, a 5 cm de altura desde el nivel del suelo. De esta manera, solo se incluyó en las mediciones posteriores de peso seco la producción correspondiente al ciclo de crecimiento posterior a dicho corte. Durante la primavera de 2007 (5 y 11 de noviembre) y 2008 (19 de noviembre y 20 de diciembre), la mitad de las plantas fue defoliada dos veces (en el período vegetativo de crecimiento e

inmediatamente luego de la diferenciación del ápice vegetativo a reproductivo) a 5 cm de altura desde el nivel del suelo. El resto de las plantas permaneció sin defoliar (controles).

En cada ciclo de crecimiento de las plantas, se recolectaron macollas de los genotipos nativos para su disección y observación a la lupa. Se determinó de esta forma el estado de desarrollo y la altura del meristema apical, a fin de evitar su remoción en la mayoría de las macollas de las plantas en los tratamientos de defoliación. La altura promedio (mm) para los cuatro genotipos, medida desde la base de la macolla, se informa en la Tabla 3.3.

	2007	2008
<i>P. vaginatum</i>	5,96 ± 0,77	7,24 ± 0,84
<i>A. subulata</i>	7,42 ± 1,41	5,46 ± 0,55
<i>A. spegazzinii</i>	6,10 ± 0,84	6,04 ± 1,02
<i>S. cryptandrus</i>	6,92 ± 0,71	s.d.

s.d.: sin datos

Tabla 3.3. Altura promedio (mm) de meristemas apicales en macollas disectadas de cuatro genotipos (n=12), medida antes de realizar los tratamientos de defoliación, durante los años 2007 y 2008.

---

## CARACTERÍSTICAS MORFOFISIOLÓGICAS QUE CONTRIBUYEN A LA CAPACIDAD COMPETITIVA Y TOLERANCIA A LA DEFOLIACIÓN

### 4.1 Demografía y crecimiento de macollas:

#### 4.1.1 Introducción:

El rápido reestablecimiento del material fotosintético es una característica distintiva de las especies de gramíneas tolerantes a la defoliación (Caldwell *et al.*, 1981). El número y tamaño de hojas y la altura de las macollas son los componentes de crecimiento que más contribuyen para el reestablecimiento de la superficie aérea fotosintética (Anslow, 1966; Becker *et al.*, 1997b). Una alta capacidad para la formación de nuevas macollas junto a mayores tasas de crecimiento luego de la remoción del follaje, permite a las plantas reponer el material perdido, recuperar rápidamente el balance raíz/tallo, obtener una mayor proporción de recursos disponibles del suelo, y mantener su relación competitiva dentro de la comunidad (Caldwell *et al.*, 1981; Busso y Richards, 1995). Si la defoliación tiene un efecto negativo sobre uno o más de estos componentes del crecimiento, la recuperación de las plantas luego de dicho evento puede resultar limitado (Busso y Richards, 1995). En general, se postula que los mecanismos de respuesta de las plantas a la defoliación serán también afectados por condiciones ambientales subóptimas (Langer, 1963), incluyendo la sequía (Busso *et al.*, 1989; van Loo 1992; Busso y Richards 1995; Busso *et al.*, 2003).

Desde hace mucho tiempo se reconoce que el proceso de macollaje en comunidades de gramíneas sometidas a defoliación es importante para su supervivencia. Más aún, las tasas de recambio en la densidad de macollas y el peso de las mismas son obviamente componentes importantes en la producción de materia seca (Wade, 1982). La producción de macollas hijas no solo aumenta la densidad de macollas en las plantas sino que también contribuye al incremento del banco de yemas axilares de las plantas y a la ganancia de carbono inmediata, ya que son fotosintéticamente activas al momento en que sus 'progenitoras' alcanzan la senescencia (Atkinson, 1986; Olson y Richards, 1988a, b). Las especies tolerantes al pastoreo pueden producir un mayor número de macollas hijas y de

más rápido crecimiento que aquellas más susceptibles luego de la defoliación (Caldwell, *et al.*, 1981; Busso y Richards, 1995).

Diferentes estudios han informado una diversidad de respuestas en la tasa de aparición de hojas luego de una defoliación severa en gramíneas perennes, desde aumentos o ausencia de respuestas (Becker *et al.*, 1997b; Sáenz y Deregibus, 2001) hasta reducciones en las mismas (Davidson y Milthorpe, 1966; Davies, 1974; Chapman *et al.*, 1983). Posibles cambios en las condiciones ambientales (intensidad de la luz y temperatura), particularmente a nivel de los meristemas apicales, podrían modificar la tasa de aparición de hojas en plantas defoliadas (Anslow, 1966). Por otra parte, respuestas negativas han sido asociadas con defoliaciones ocurridas durante estadios fenológicos tardíos, en coincidencia con altas temperaturas y baja humedad en el suelo (Chapman *et al.*, 1983).

La velocidad y la magnitud del reestablecimiento de la superficie fotosintética luego de la defoliación dependen del número, el tipo y la ubicación de los meristemas removidos (Gold y Caldwell, 1989; Briske, 1991; Korner, 1991), hecho que a su vez está íntimamente asociado al estadio fenológico de la planta. Por lo tanto, el momento del ciclo de crecimiento en el cuál ocurran los eventos de defoliación tendrá un efecto directo en la subsiguiente producción de forraje, supervivencia y recuperación de las plantas (Wilson *et al.*, 1966; Olson y Richards, 1988a). Se han observado incrementos en las tasas relativas de crecimiento (TRC) para altura y láminas verdes, mayores longitudes de tallos más vainas, y longitud foliar total, en gramíneas perennes y especies herbáceas cuando la defoliación ocurrió temprano en comparación con defoliaciones tardías durante el ciclo de crecimiento o ausencia de defoliación (Olson y Richards, 1988b, 1989; Gold y Caldwell, 1989; Maschinski y Whitman, 1989; Paige, 1992). El conocimiento de cuándo una planta alcanzará cierto estado de desarrollo fenológico resulta entonces crítico para la sincronización de las prácticas de manejo, a fin de determinar el momento apropiado de pastoreo y minimizar los efectos negativos de la herbivoría sobre los componentes deseables de la vegetación.

En el caso particular de las especies perennes nativas, la literatura sugiere que la defoliación no incrementaría el macollaje cuando éstas son evaluadas a lo largo de una o más estaciones de crecimiento (Belsky, 1986). La degradación de la población inducida por el pastoreo eventualmente reduciría el número de macollas y el área basal total



decreciendo potencialmente la productividad y la habilidad competitiva de las plantas dentro de la comunidad (Briske y Richards, 1995). Sin embargo, Giorgetti *et al.* (2000b y 2006) trabajando en clausuras en la Provincia del Monte, han informado respuestas positivas en las gramíneas perennes nativas *Pappoporum vaginatum*, *Aristida subulata*, *A. spegazzinii* y *Sporobolus cryptandrus* bajo diferentes formas de manejo y frecuencias de corte. *Sporobolus cryptandrus* es una especie ampliamente estudiada en Estados Unidos, donde se han observado aumentos, disminuciones y ausencia de cambios considerables (Harper, 1959; Herbel y Anderson, 1959; Bragg, 1978; Kleiner, 1983) en relación a su respuesta al pastoreo.

Estudios sobre los efectos de la defoliación sobre la especie naturalizada *Eragrostis curvula* también muestran respuestas variadas sobre el macollaje y la supervivencia de las plantas dependiendo de la época e intensidad de corte (Montani y Fernández, 1991; Ruiz *et al.*, 2004). Gargano y Vera (1973) reportaron una disminución en el macollaje como respuesta a las defoliaciones, mientras que Wan y Sosebee (2000) informaron lo contrario.

Para *Achnatherum hymenoides*, se ha observado que el pastoreo excesivo a comienzos de la primavera puede reducir mucho el vigor y la supervivencia de las plantas (Stubbenieck *et al.*, 1985). Tanto la densidad de plantas, como el área basal y la producción de semillas disminuyeron al incrementarse la intensidad del pastoreo (Bich, *et al.*, 1995). Sin embargo, otros estudios han reportado también que este genotipo puede sobrevivir o incluso beneficiarse con el pastoreo severo, observándose un incremento en su cobertura y densidad de plantas (Chambers y Norton, 1993). ‘Paloma’ sería superior a los demás cultivares en establecimiento y vigor de las plántulas y producción de forraje y semillas (Anonymous, 1974).

Por su parte, *Leymus cinereus*, es un genotipo con un crecimiento y producción tempranos, y un prolongado período vegetativo que retrasa otros eventos, momento en el cual respondería positivamente al pastoreo (Ogle *et al.*, 2002). Sin embargo, una vez alcanzado el estado reproductivo, presenta una alta producción de inflorescencias en relación a los tallos vegetativos, característica que, junto con la temprana elevación de los meristemas apicales durante la estación de crecimiento, reducirían su tolerancia al pastoreo durante la primavera (Branson, 1953; Krall, *et al.*, 1971; Perry y Chapman, 1974). Plantas cortadas a bajas alturas (15 y 30 cm) luego de la elevación de los meristemas apicales,

conservan un mínimo de tejido fotosintético remanente que comprometería su supervivencia (Perry y Chapman, 1974).

La gran variabilidad de información bibliográfica referente a la respuesta de las especies en relación a la defoliación, resaltan la importancia de la realización de estudios conducentes a determinar la performance y supervivencia de plantas bajo las características climáticas y edáficas particulares del Monte argentino.

En este capítulo se evalúa el efecto de la defoliación aplicada temprano y a mediados de la estación de crecimiento, sobre distintos componentes del crecimiento y producción de área foliar, en las distintas especies antes mencionadas. También se hace una descripción de las etapas fenológicas observadas a lo largo del ciclo de estudio. Las hipótesis de trabajo fueron (1) que las plantas defoliadas de los genotipos nativos y naturalizado no difieren en su respuesta en comparación con los controles, y que además (2) muestran una mayor tolerancia a la defoliación que los genotipos introducidos.

#### 4.1.2 Materiales y métodos:

##### 4.1.2.1 Mediciones:

###### *Fenología*

Durante cada ciclo de crecimiento se determinó, en plantas de todos los genotipos y con una frecuencia mensual, la fenología de plantas no defoliadas. Para esto se identificó con cable una macolla progenitora por planta (Fig. 4.1). Los estadios registrados fueron: (a) vegetativo, (b) botón floral, (c) comienzo de inflorescencia expuesta, (d) inflorescencia expuesta, (e) floración (antesis), (f) grano inmaduro, (g) grano maduro, (h) dispersión de semillas, (i) muerte. Las determinaciones se hicieron a nivel de macolla (1 macolla/planta) y en las mismas plantas empleadas para las mediciones de demografía y crecimiento.

- *Leymus cinereus* versus *Pappophorum vaginatum*: se marcaron 24 plantas ubicadas en el centro de las parcelas no defoliadas (8 plantas/genotipo x 3 genotipos) y se registró la fenología durante los períodos 2006/2007 y 2007/2008.

- *Leymus cinereus*, *Achnatherum hymenoides* y *Eragrostis curvula* versus *Pappophorum vaginatum*: durante el ciclo de crecimiento 2007/2008 se emplearon 49 plantas (7 plantas/genotipo x 7 genotipos) de las 98 marcadas al inicio del estudio. Durante el segundo ciclo, 2008/2009, solo se emplearon 35 plantas (7 plantas/genotipo x 5 genotipos), debido a la remoción del estudio de los cultivares 'Rimrock' y 'Nezpar'.

- Genotipos nativos: se emplearon 24 plantas (6 plantas/genotipo x 4 genotipos) durante el primer año (2007/2008), y 18 plantas (6 plantas/genotipo x 3 genotipos), durante el segundo año (2008/2009), debido a la eliminación del estudio de *S. cryptandrus* a principios de 2008.



Figura 4.1. Vista de una planta de *Leymus cinereus*, cultivar 'Magnar' durante el segundo año de estudio. En el borde inferior derecho se observa en detalle una macolla marcada con cable, para determinación de fenología y parámetros de demografía y crecimiento.

#### *Componentes de producción de área foliar*

Las determinaciones mensuales de demografía y crecimiento, se realizaron sobre plantas control y defoliadas. En las plantas control se empleó la misma macolla identificada con cable para el estudio de fenología, mientras que en las plantas defoliadas se procedió a marcar, de igual forma, una macolla progenitora/planta. Se determinaron: (a) la circunferencia de cada planta, a fin de calcular el área basal y expresar algunos de los parámetros medidos por unidad de superficie, (b) el número de macollas totales por planta, macollas reproductivas y macollas hijas, y (c) el crecimiento y demografía de macollas: (1) la altura (a nivel de planta), (2) el número de hojas totales (verdes + secas) y (3) la longitud de láminas + vainas totales (verdes + secas), a nivel de macolla. Estas determinaciones se hicieron siguiendo a Busso y Richards (1995). La altura se midió desde la superficie del suelo hasta la porción más distal de la hoja más larga, sosteniendo la lámina derecha y en posición vertical (Fig. 4.2).

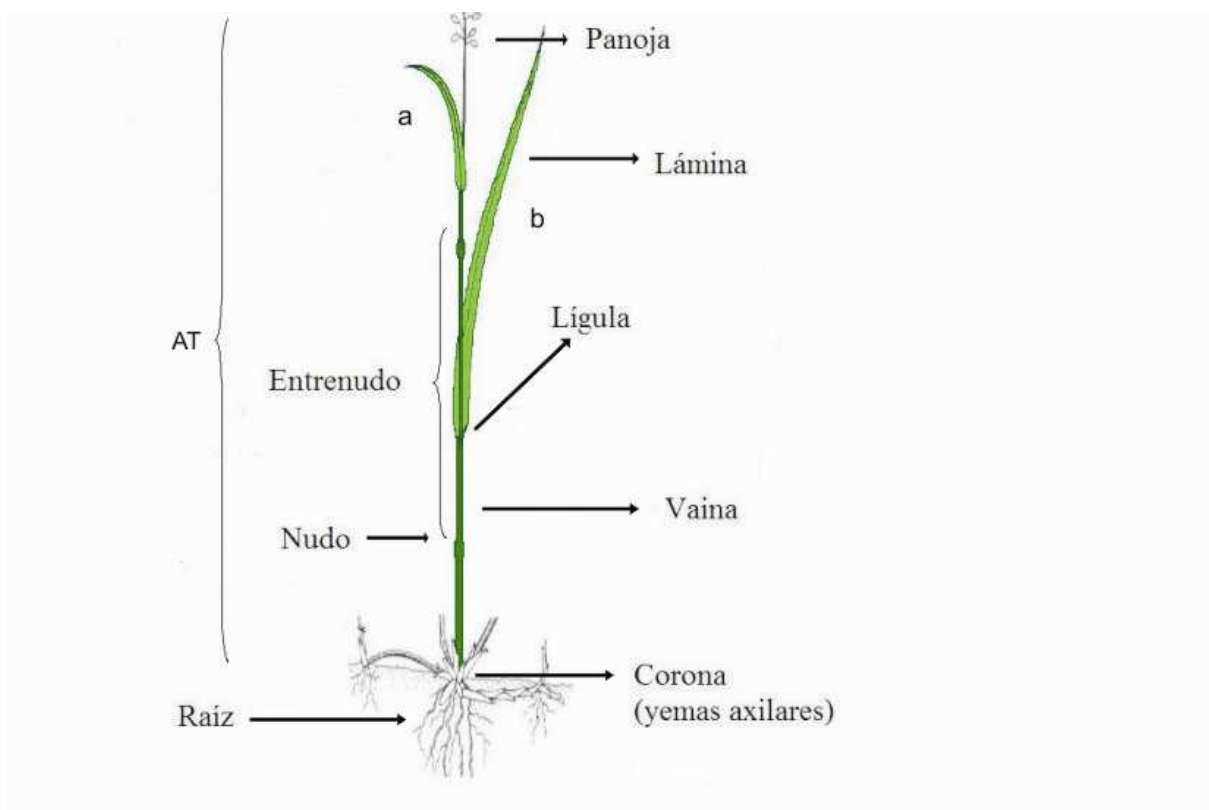


Figura 4.2. Esquema de una macolla donde se detallan las mediciones realizadas de altura total (AT), longitud de vaina expuesta (●) y longitud de lámina (a + b, ●).

Con los datos de longitud de láminas + vainas totales (verdes + secas)/cm<sup>2</sup>, se calcularon las tasas relativas de crecimiento para cada genotipo y tratamiento, según la fórmula:

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

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

- *Leymus cinereus* versus *Pappophorum vaginatum*: se trabajó sobre 48 plantas ubicadas en el centro de cada parcela (3 genotipos x 2 tratamientos de defoliación x 8 plantas/tratamiento de defoliación x 1 planta/parcela). En cada año de estudio (2006/2007 y 2007/2008) se trabajó sobre una planta distinta de cada parcela, ambas ubicadas en el centro de la misma.

- *Leymus cinereus*, *Achnatherum hymenoides* y *Eragrostis curvula* versus *Pappophorum vaginatum*: se emplearon 98 plantas ubicadas en el centro de cada parcela (7 genotipos x 2 tratamientos de defoliación x 7 plantas/tratamiento de defoliación x 1 planta/parcela). Se empleó una planta distinta por parcela en cada ciclo de crecimiento (2007/2008 y 2008/2009), ambas ubicadas en el centro de la misma. Debido a que durante el segundo año se eliminaron del estudio dos cultivares, solo se emplearon 70 plantas (5 genotipos x 2 tratamientos x 7 réplicas).

- Genotipos nativos: durante el ciclo 2007/2008 se emplearon 48 plantas (4 genotipos x 2 tratamientos de defoliación x 6 réplicas/tratamiento), mientras que en 2008/2009, debido a que uno de los genotipos se eliminó del estudio, se marcaron macollas en 36 nuevas plantas (3 genotipos x 2 tratamientos de defoliación x 6 réplicas/tratamiento).

#### *Supervivencia de plantas*

Al final de cada ciclo de crecimiento, se registró el número de plantas que sobrevivieron (NS; rebrotaron y continuaron su crecimiento) en cada una de las parcelas experimentales del Sitio 1. Esto permitió obtener el porcentaje de supervivencia (PS) en cada parcela:

$$PS = \frac{NS}{NI} \times 100,$$

donde NI = número inicial de plantas/parcela (=12). Este parámetro no se determinó en las plantas nativas creciendo en el Sitio 2.

#### **4.1.2.2 Análisis estadísticos**

Los datos fueron analizados empleando el software estadístico INFOSTAT (Di Rienzo *et al.*, 2009). Los valores de macollas hijas/macolla progenitora y TRC fueron transformados con  $\sqrt{(x+0,5)}$  y  $\ln(x+1)$ , respectivamente para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad (Sokal y Rohlf, 1984). En las figuras y tablas se presentan los valores sin transformar. Las variables que fueron evaluadas periódicamente se analizaron mediante un ANOVA doble con un diseño de medidas repetidas en el tiempo,

tomándose como factores los genotipos, los tratamientos y las fechas de muestreo. Se utilizó la aproximación Multivariada mediante el estadístico de Wilks (Wilks, 1932). En los casos en los que resultó no significativa ( $p > 0,05$ ) la interacción entre los genotipos y el tratamiento con las fechas de muestreo, se promediaron los datos de todas las fechas involucradas y se informa dicho promedio para todo el período. Esto implica que los factores se comportaron de igual forma a lo largo del período considerado. Cuando la interacción resultó significativa ( $p < 0,05$ ), se procedió a realizar el análisis para cada fecha por separado. En todos los análisis de ANOVA doble en los que la interacción genotipo x tratamiento resultó significativa ( $p < 0,05$ ), se analizaron por separado ambos factores. La supervivencia de plantas fue analizada con ANOVA simple, sin considerar los tratamientos. La separación de medias se realizó mediante el test de Fisher (LSD) protegido, con un nivel de significación de 0,05. Algunos resultados se expresaron por  $\text{cm}^2$  con propósitos comparativos, debido a las diferencias en tamaño existentes en las plantas de los distintos genotipos.

### 4.1.3 Resultados:

#### 4.1.3.1 *Leymus cinereus* versus *Pappophorum vaginatum*:

##### *Fenología*

En octubre 2006, mientras todas las plantas de *L. cinereus* habían rebrotado, el 12% de las plantas de *P. vaginatum* permanecían en estado de dormición (Fig. 4.3). En septiembre 2007, sin embargo, se produjo el rebrote de todas las plantas de los tres genotipos (6,8 mm de precipitación durante julio-agosto). Solo el genotipo nativo alcanzó y completó la fase reproductiva en el transcurso del estudio. En octubre 2007, el 87,5% de las macollas de *P. vaginatum* se encontraron en la fase de botón floral, mientras que en el mismo mes en 2006 solo se detectaron 18,7% de las macollas en este estadio fenológico (Fig. 4.3). En noviembre 2006 (92,0 mm durante octubre-noviembre), el porcentaje de macollas que se hallaba en el estado de botón floral (18,7%) y comenzó a exponer sus inflorescencias (18,7%) no fue mayor del 40%; al mismo tiempo en 2007 (36,5 mm durante octubre-noviembre), todas las macollas marcadas estaban en el estadio reproductivo. La dispersión de semillas en 2007 se inició en enero (30,3 mm, 12,5% de las macollas), mientras que en la siguiente temporada (2007/2008), se inició un mes antes (diciembre, 2,5 mm, 87,5% de las macollas). Finalmente, al menos un 62,5% de las macollas del genotipo nativo entraron en la fase de muerte en enero 2008 (17,5 mm durante diciembre 2007-enero 2008) mientras que esta fase fenológica no se observó en el período estudiado durante 2006/2007 (54,3 mm durante diciembre 2006 y enero 2007). En febrero 2007, el 56,5% de las macollas de ‘Magnar’ y el 25% de las macollas de ‘Trailhead’ se encontraban en estado de muerte. En el mismo mes del siguiente año, sin embargo, el 33,3% de las macollas de ‘Magnar’ y el 71,4% de las de ‘Trailhead’ se hallaban muertas, permaneciendo el resto en estado vegetativo.



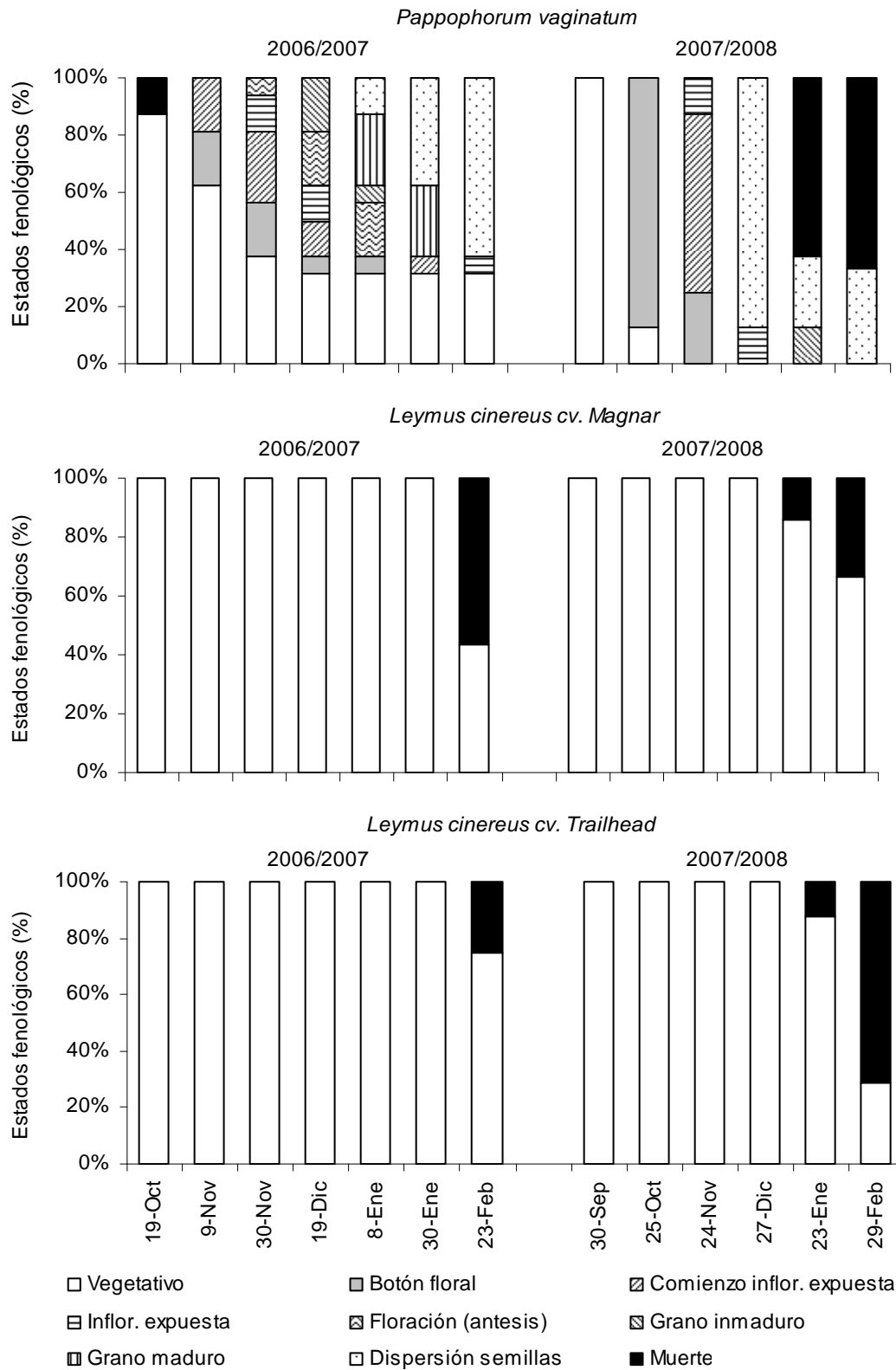


Figura 4.3. Porcentaje de los distintos estados fenológicos observados en plantas no defoliadas de tres genotipos durante dos años de estudio (2006/2007 y 2007/2008. Cada histograma corresponde a una fecha de muestreo (n=8).

*Componentes de la producción de área foliar*

*Área basal*

En todo el primer año de estudio, no se encontraron diferencias entre tratamientos ( $p > 0,05$ ; Tabla 4.1). Durante las tres primeras fechas de muestreo, tampoco se encontraron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre genotipos. A partir de enero 2007 y hasta el finalizar el período, se registraron diferencias entre genotipos ( $p < 0,05$ ), con mayores valores para *P. vaginatum* en comparación con 'Trailhead'. Durante el segundo ciclo de crecimiento, hubo diferencias ( $p < 0,05$ ) entre genotipos, con mayores valores para *P. vaginatum*, y entre tratamientos, con mayores ( $p < 0,05$ ) valores para plantas control (Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Área basal (cm<sup>2</sup>) de plantas de tres genotipos expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2006/2007 y 2007/2008. Para el ciclo 2006/2007 se presentan los datos de cada fecha de muestreo. Debido a que no hubo interacción ( $p > 0,05$ ) con el tiempo durante el ciclo 2007/2008, se informa un promedio de las seis fechas evaluadas. Cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=8$  (2006/2007) o  $n=48$  (2007/2008). Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

		Período 2006/2007							Período 2007/2008
		19-Oct	9-Nov	30-Nov	19-Dic	8-Ene	30-Ene	23-Feb	Promedio
<i>P. vaginatum</i>	Control	17,28 $\pm$ 2,12 a,a	21,20 $\pm$ 1,69 a,a	23,75 $\pm$ 2,70 a,a	26,28 $\pm$ 2,99 a,a	26,46 $\pm$ 2,87 b,a	25,63 $\pm$ 2,58 b,a	25,94 $\pm$ 2,50 b,a	42,04 $\pm$ 3,78 b,b
	Defoliado	16,59 $\pm$ 1,32 a,a	22,56 $\pm$ 2,17 a,a	15,63 $\pm$ 2,98 a,a	20,33 $\pm$ 2,70 a,a	21,24 $\pm$ 2,57 b,a	23,88 $\pm$ 2,94 b,a	21,16 $\pm$ 2,51 b,a	39,43 $\pm$ 5,04 b,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	Control	16,56 $\pm$ 2,11 a,a	22,19 $\pm$ 2,55 a,a	23,60 $\pm$ 2,81 a,a	21,35 $\pm$ 1,67 a,a	21,31 $\pm$ 1,54 ab,a	22,88 $\pm$ 3,31 ab,a	22,01 $\pm$ 2,57 ab,a	27,62 $\pm$ 5,26 a,b
	Defoliado	15,46 $\pm$ 2,52 a,a	20,89 $\pm$ 1,90 a,a	11,76 $\pm$ 2,10 a,a	11,13 $\pm$ 2,10 a,a	10,53 $\pm$ 2,00 ab,a	11,06 $\pm$ 1,95 ab,a	10,76 $\pm$ 2,30 ab,a	14,68 $\pm$ 3,35 a,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	Control	15,50 $\pm$ 1,07 a,a	19,04 $\pm$ 0,67 a,a	20,19 $\pm$ 1,09 a,a	20,51 $\pm$ 1,26 a,a	20,73 $\pm$ 1,22 a,a	21,13 $\pm$ 1,19 a,a	19,98 $\pm$ 1,69 a,a	24,88 $\pm$ 3,21 a,b
	Defoliado	14,44 $\pm$ 1,56 a,a	23,03 $\pm$ 3,21 a,a	15,40 $\pm$ 3,21 a,a	14,58 $\pm$ 2,88 a,a	13,58 $\pm$ 1,96 a,a	13,04 $\pm$ 2,27 a,a	14,25 $\pm$ 2,69 a,a	19,10 $\pm$ 3,00 a,a

### *Número de macollas*

Macollas/planta: durante el ciclo de crecimiento 2006/2007, el recuento de macollas/planta solo se realizó al principio (octubre 2006) y al final del período (febrero 2007). Sin embargo, debido a que el macollaje es un proceso dinámico que involucra la formación y muerte de macollas, resulta más apropiado realizar el conteo de forma periódica (Boonman, 1971). Por lo tanto, durante el ciclo 2007/2008 se registró la cantidad de macollas en cada fecha de muestreo. El primer año (2006/2007) el genotipo nativo produjo mayor ( $p < 0,05$ ) cantidad de macollas/planta que los cultivares de *L. cinereus* (Tabla 4.2), sin diferencias ( $p > 0,05$ ) entre tratamientos. Para el segundo año, hasta noviembre 2007, se encontraron mayores ( $p < 0,05$ ) valores en plantas de *P. vaginatum* que de *L. cinereus*, siendo mayor ( $p < 0,05$ ) esta variable en plantas control que en defoliadas (Tabla 4.2). En diciembre y enero, la variable continuó siendo mayor ( $p < 0,05$ ) en el genotipo nativo, pero no se detectaron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre tratamientos. Al finalizar el estudio, nuevamente hubo diferencias ( $p < 0,05$ ) entre tratamientos (Control > Defoliadas) además de las encontradas entre los genotipos ( $p < 0,05$ ). Es interesante notar que en las plantas control de *P. vaginatum* hubo un incremento mayor al 127% en el número de macollas por planta desde octubre 2006 hasta febrero 2008.

Macollas hijas/cm<sup>2</sup>: la variable se comportó de forma similar a lo largo del tiempo, por lo que se informa un promedio entre todas las fechas. El primer año no hubo diferencias ( $p > 0,05$ ) entre tratamientos, pero sí entre genotipos con mayores ( $p < 0,05$ ) valores en *P. vaginatum* (Fig. 4.4A). El segundo año, la variable en el genotipo nativo también fue mayor ( $p < 0,05$ ) que en los cultivares introducidos (Fig. 4.4B) y además se observaron diferencias entre tratamientos con mayores valores ( $p < 0,05$ ) en las plantas control que en las plantas defoliadas en todos los genotipos.

Tabla 4.2. Número de macollas por planta en tres genotipos expuestos a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2006/2007 y 2007/2008. Cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=8. Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

		Período 2006/2007		Período 2007/2008					
		19-Oct	23-Feb	30-Sep	25-Oct	24-Nov	27-Dic	23-Ene	29-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	36,00 $\pm$ 6,35 b,a	64,50 $\pm$ 12,56 b,a	72,50 $\pm$ 9,05 b,b	75,25 $\pm$ 6,64 b,b	72,50 $\pm$ 9,42 b,b	76,63 $\pm$ 10,46 b,a	68,75 $\pm$ 9,33 b,a	82,67 $\pm$ 9,33 b,b
	Defoliado	44,13 $\pm$ 9,27 b,a	60,75 $\pm$ 9,43 b,a	46,00 $\pm$ 5,74 b,a	46,75 $\pm$ 7,97 b,a	47,75 $\pm$ 7,86 b,a	90,25 $\pm$ 7,70 b,a	66,00 $\pm$ 10,27 b,a	57,71 $\pm$ 7,78 b,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	Control	25,50 $\pm$ 2,74 a,a	13,00 $\pm$ 1,66 a,a	9,63 $\pm$ 4,42 a,b	21,38 $\pm$ 2,87 a,b	20,38 $\pm$ 2,67 a,b	18,38 $\pm$ 3,49 a,a	17,86 $\pm$ 5,46 a,a	19,50 $\pm$ 6,33 a,b
	Defoliado	24,13 $\pm$ 3,45 a,a	12,00 $\pm$ 1,12 a,a	8,88 $\pm$ 1,59 a,a	10,13 $\pm$ 4,88 a,a	9,75 $\pm$ 5,26 a,a	9,88 $\pm$ 5,57 a,a	8,50 $\pm$ 4,21 a,a	8,00 $\pm$ 3,63 a,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	Control	26,00 $\pm$ 3,64 a,a	13,00 $\pm$ 3,65 a,a	18,50 $\pm$ 2,59 a,b	22,63 $\pm$ 2,74 a,b	20,63 $\pm$ 2,83 a,b	20,75 $\pm$ 2,73 a,a	15,88 $\pm$ 2,36 a,a	15,71 $\pm$ 2,92 a,b
	Defoliado	21,71 $\pm$ 3,70 a,a	10,14 $\pm$ 1,66 a,a	5,88 $\pm$ 2,32 a,a	16,75 $\pm$ 2,07 a,a	16,00 $\pm$ 2,58 a,a	16,50 $\pm$ 1,72 a,a	12,57 $\pm$ 1,17 a,a	13,80 $\pm$ 0,58 a,a

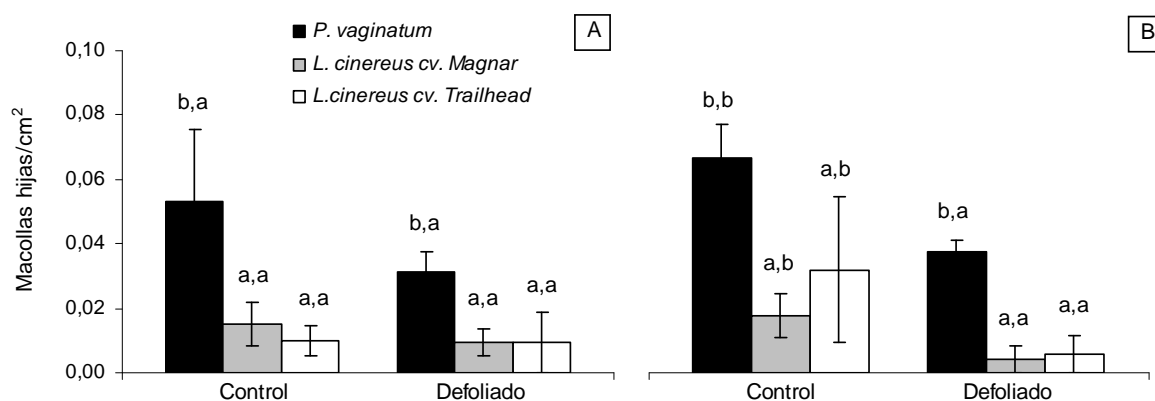


Figura 4.4. Número de macollas hijas/cm<sup>2</sup> en plantas de tres genotipos expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante el período 2006/2007 (A) y 2007/2008 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=56 (A) y n=48 (B). Dentro de cada ciclo, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

Macollas reproductivas/cm<sup>2</sup>: sólo el genotipo nativo produjo inflorescencias en ambos ciclos de crecimiento estudiados. La variable no presentó diferencias entre las distintas fechas por lo que se informa un promedio para cada año de estudio. No se encontraron diferencias ( $p > 0,05$ ) en la cantidad de macollas reproductivas producidas por unidad de área basal entre plantas defoliadas y controles, en ninguno de los años de estudio. Durante 2006/2007, el número de macollas reproductivas/cm<sup>2</sup> varió entre  $0,39 \pm 0,10$  (plantas control) y  $0,34 \pm 0,05$  (plantas defoliadas). Durante 2008/2009, dicha variación fue de  $0,50 \pm 0,30$  (plantas control) y  $0,30 \pm 0,05$  (plantas defoliadas).

#### *Crecimiento y demografía de macollas*

Altura: a fines de noviembre 2006, y hasta finalizar la estación de crecimiento, las plantas control de los tres genotipos tuvieron una mayor ( $p < 0,05$ ) altura que las defoliadas (Tabla 4.3). A partir de diciembre, *P. vaginatum* alcanzó mayor ( $p < 0,05$ ) altura que los cultivares de *L. cinereus*. Durante el segundo año (2007/2008), se mantuvo la diferencia entre tratamientos hasta octubre ( $p < 0,05$ ), momento en el cual se igualó ( $p > 0,05$ ) la altura en ambos tratamientos (Tabla 4.3). En noviembre 2007/2008 (luego de la primera

defoliación), las plantas control presentaron mayor ( $p < 0,05$ ) altura, pero no hubo diferencias ( $p > 0,05$ ) entre genotipos. A partir de diciembre (luego de la segunda defoliación) y hasta finalizar el estudio, se mantuvieron las diferencias ( $p < 0,05$ ) entre plantas defoliadas y control, y *P. vaginatum* mostró una altura mayor ( $p < 0,05$ ) que los cultivares introducidos.

Número de hojas totales (verdes + secas)/cm<sup>2</sup>: durante el primer año, 'Trailhead' produjo mayor ( $p < 0,05$ ) cantidad de hojas totales (verdes + secas)/cm<sup>2</sup> que el genotipo nativo (Fig. 4.5A). No hubo diferencias ( $p > 0,05$ ) entre tratamientos en ninguna de las fechas. El segundo año, los dos cultivares introducidos produjeron mayor ( $p < 0,05$ ) cantidad de hojas totales/cm<sup>2</sup> que *P. vaginatum* (Fig. 4.5B).

Tabla 4.3. Altura (cm) de plantas de tres genotipos expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2006/2007 y 2007/2008. Cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=8. Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

		Período 2006/2007						
		19-Oct	9-Nov	30-Nov	19-Dic	8-Ene	30-Ene	23-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	17,28 $\pm$ 2,12 a,a	21,20 $\pm$ 1,69 a,a	23,75 $\pm$ 2,70 a,b	26,28 $\pm$ 2,99 b,b	26,46 $\pm$ 0,2,87 b,b	25,63 $\pm$ 2,58 b,b	25,94 $\pm$ 2,50 b,b
	Defoliado	16,59 $\pm$ 2,17 a,a	22,56 $\pm$ 2,17 a,a	15,63 $\pm$ 2,98 a,a	20,33 $\pm$ 2,70 b,a	21,24 $\pm$ 2,57 b,a	23,88 $\pm$ 2,94 b,a	21,16 $\pm$ 2,51 b,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	Control	16,56 $\pm$ 2,11 a,a	22,19 $\pm$ 2,55 a,a	23,60 $\pm$ 2,81 a,b	21,35 $\pm$ 1,67 a,b	21,31 $\pm$ 1,54 a,b	22,88 $\pm$ 3,31 a,b	22,80 $\pm$ 2,64 a,b
	Defoliado	15,46 $\pm$ 2,52 a,a	20,89 $\pm$ 1,90 a,a	11,76 $\pm$ 2,10 a,a	11,13 $\pm$ 2,10 a,a	10,53 $\pm$ 2,00 a,a	11,06 $\pm$ 1,95 a,a	11,62 $\pm$ 2,80 a,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	Control	15,50 $\pm$ 1,07 a,a	19,04 $\pm$ 0,67 a,a	20,19 $\pm$ 1,09 a,b	20,51 $\pm$ 1,26 a,b	20,73 $\pm$ 1,22 a,b	21,13 $\pm$ 1,19 a,b	19,76 $\pm$ 1,81 a,b
	Defoliado	14,44 $\pm$ 1,56 a,a	23,03 $\pm$ 3,21 a,a	15,40 $\pm$ 3,21 a,a	14,58 $\pm$ 2,88 a,a	13,58 $\pm$ 1,96 a,a	13,04 $\pm$ 2,27 a,a	16,04 $\pm$ 2,21 a,a

		Período 2007/2008					
		30-Sep	25-Oct	24-Nov	27-Dic	23-Ene	29-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	10,25 $\pm$ 1,45 a,b	22,71 $\pm$ 1,96 a,a	33,00 $\pm$ 2,15 a,b	39,38 $\pm$ 2,22 b,b	42,69 $\pm$ 5,13 b,b	41,00 $\pm$ 4,51 b,b
	Defoliado	8,25 $\pm$ 0,89 a,a	28,13 $\pm$ 1,56 a,a	19,53 $\pm$ 1,30 a,a	25,63 $\pm$ 1,78 b,a	27,13 $\pm$ 1,07 b,a	27,64 $\pm$ 1,51 b,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	Control	8,64 $\pm$ 1,35 a,b	23,63 $\pm$ 2,87 a,a	26,56 $\pm$ 4,12 a,b	22,81 $\pm$ 4,88 a,b	26,00 $\pm$ 5,89 a,b	26,50 $\pm$ 5,60 a,b
	Defoliado	6,04 $\pm$ 0,45 a,a	18,13 $\pm$ 1,55 a,a	14,14 $\pm$ 2,03 a,a	10,78 $\pm$ 1,82 a,a	9,69 $\pm$ 1,65 a,a	10,13 $\pm$ 1,54 a,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	Control	11,38 $\pm$ 2,44 a,b	26,90 $\pm$ 3,87 a,a	30,00 $\pm$ 4,51 a,b	27,90 $\pm$ 4,64 a,b	26,69 $\pm$ 4,74 a,b	28,43 $\pm$ 4,69 a,b
	Defoliado	7,99 $\pm$ 1,63 a,a	22,75 $\pm$ 1,67 a,a	19,94 $\pm$ 1,87 a,a	14,75 $\pm$ 1,67 a,a	14,50 $\pm$ 1,85 a,a	16,40 $\pm$ 1,86 a,a



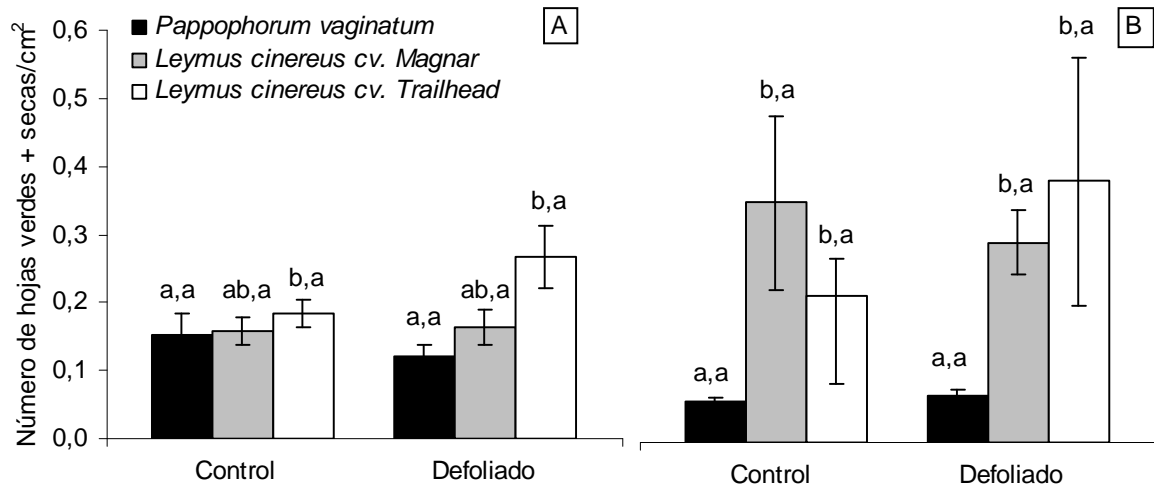


Figura 4.5. Número de hojas verdes + secas/cm<sup>2</sup> en plantas de tres genotipos expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2006/2007 (A) y 2007/2008 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=56 (A) y n=48 (B). Dentro de cada ciclo, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

Longitud de láminas + vainas totales (verdes + secas)/cm<sup>2</sup>: no se encontraron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre genotipos ni entre tratamientos durante el primer año (Fig. 4.6A). Sin embargo, la variable fue mayor ( $p < 0,05$ ) en las plantas no defoliadas que en las defoliadas durante el segundo año (Fig. 4.6B).

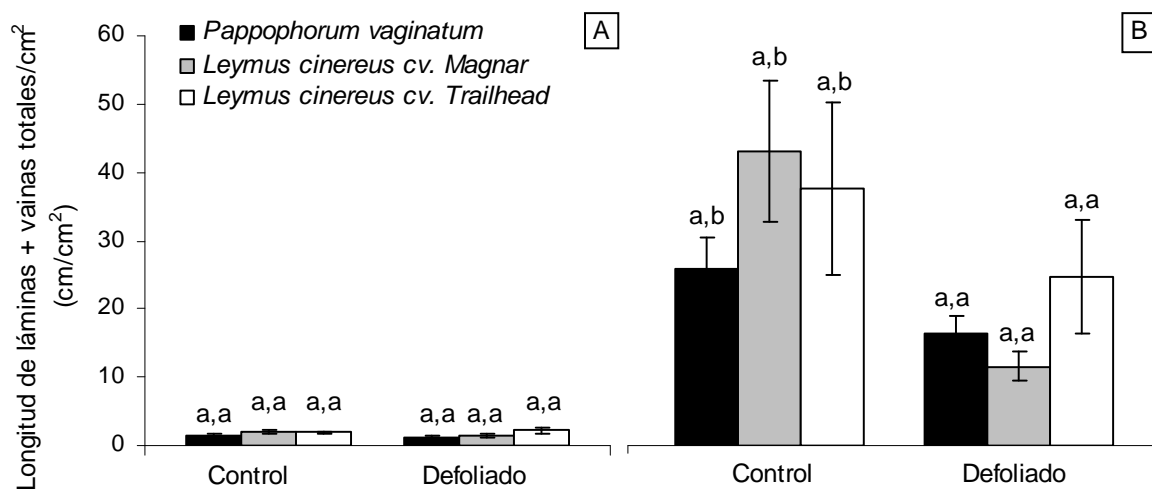


Figura 4.6. Longitud de láminas + vainas totales (verdes + secas)/cm<sup>2</sup> (cm/cm<sup>2</sup>) en plantas de tres genotipos expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2006/2007 (A) y 2007/2008 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=56 (A) y n=48 (B). Dentro de cada ciclo, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

TRC para la longitud de láminas + vainas totales (verdes + secas)/cm<sup>2</sup>: durante el primer año, al inicio del ciclo de crecimiento, los genotipos y tratamientos no difirieron ( $p > 0,05$ ) en sus TRC (Tabla 4.4). En el segundo período analizado (luego de la primer defoliación), las plantas control mostraron mayores valores ( $p < 0,05$ ). En el siguiente período se igualaron las TRC para los dos tratamientos ( $p > 0,05$ ), mientras que para el período comprendido entre diciembre y enero, se detectaron mayores ( $p < 0,05$ ) TRC para las plantas defoliadas, y para los cultivares introducidos. En adelante, y hasta finalizar el ciclo, las TRC se igualaron ( $p > 0,05$ ) entre tratamientos y en la última fecha *P. vaginatum* se diferenció de los cultivares introducidos, con mayores valores ( $p < 0,05$ ). El segundo año evaluado, no se detectaron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre genotipos ni tratamientos (Tabla 4.4) hasta fines de noviembre, momento en el cual se registraron mayores ( $p < 0,05$ ) valores para *P. vaginatum*, y para el tratamiento de defoliación. Sin embargo, en la siguiente fecha, fueron los cultivares introducidos los que presentan mayores valores ( $p < 0,05$ ), y no se observaron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre plantas defoliadas y control, hasta finalizar el período, momento en el cual también se igualaron ( $p > 0,05$ ) los valores de los genotipos.

Tabla 4.4. Tasas relativas de crecimiento (TRC) para la longitud de láminas + vainas totales (verdes + secas)/cm<sup>2</sup> (cm cm<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> cm<sup>-2</sup>) en plantas de tres genotipos expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2006/2007 y 2007/2008. Cada valor es el promedio ± 1 error estándar de n=8. Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas (p<0,05) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

		Período 2006/2007					
		19-Oct / 9-Nov	9-Nov / 30-Nov	30-Nov / 19-Dic	19-Dic / 8-Ene	8-Ene / 30-Ene	30-Ene / 23-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	0,0801 ± 0,09 a,a	-0,0046 ± 0,01 a,b	-0,0107 ± 0,01 a,a	-0,0177 ± 0,00 a,a	0,0007 ± 0,01 a,a	-0,0040 ± 0,00 b,a
	Defoliado	0,0062 ± 0,09 a,a	-0,0231 ± 0,01 a,a	-0,0331 ± 0,01 a,a	-0,0026 ± 0,01 a,b	0,0008 ± 0,01 a,a	-0,0129 ± 0,01 b,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	Control	0,0108 ± 0,01 a,a	-0,0052 ± 0,01 a,b	-0,0350 ± 0,01 a,a	0,0063 ± 0,00 b,a	-0,0051 ± 0,00 a,a	-0,1585 ± 0,11 a,a
	Defoliado	0,0033 ± 0,01 a,a	-0,0229 ± 0,00 a,a	-0,0375 ± 0,01 a,a	0,0036 ± 0,01 b,b	-0,0085 ± 0,01 a,a	-0,2728 ± 0,13 a,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	Control	-0,0032 ± 0,00 a,a	-0,0003 ± 0,01 a,b	-0,0206 ± 0,01 a,a	-0,0044 ± 0,01 b,a	-0,0045 ± 0,01 a,a	-0,1047 ± 0,08 a,a
	Defoliado	0,0917 ± 0,09 a,a	-0,0523 ± 0,02 a,a	-0,0076 ± 0,02 a,a	0,0198 ± 0,00 b,b	-0,0135 ± 0,01 a,a	-0,2589 ± 0,13 a,a

		Período 2007/2008				
		30-Sep / 25-Oct	25-Oct / 24-Nov	24-Nov / 27-Dic	27-Dic / 23-Ene	23-Ene / 29-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	-0,0581 ± 0,01 a,a	0,0239 ± 0,01 a,a	0,0108 ± 0,01 b,a	0,0884 ± 0,07 a,a	0,2102 ± 0,14 a,a
	Defoliado	-0,0348 ± 0,01 a,a	0,0502 ± 0,02 a,a	-0,0287 ± 0,01 b,b	0,0197 ± 0,01 a,a	0,0566 ± 0,06 a,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	Control	-0,0319 ± 0,02 a,a	-0,0002 ± 0,01 a,a	0,0346 ± 0,01 a,a	0,0666 ± 0,06 b,a	0,0640 ± 0,06 a,a
	Defoliado	-0,0405 ± 0,01 a,a	0,0140 ± 0,01 a,a	0,0251 ± 0,01 a,b	0,0001 ± 0,01 b,a	0,0153 ± 0,01 a,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	Control	-0,0448 ± 0,01 a,a	0,0034 ± 0,01 a,a	0,0205 ± 0,01 a,a	0,0143 ± 0,02 b,a	0,1067 ± 0,08 a,a
	Defoliado	-0,0185 ± 0,02 a,a	0,0234 ± 0,01 a,a	0,0221 ± 0,01 a,b	0,0760 ± 0,08 b,a	0,1104 ± 0,08 a,a

### Supervivencia de plantas

La supervivencia de plantas fue mayor ( $p < 0,05$ ) para el genotipo nativo que para los introducidos al finalizar el primer y el segundo ciclo de crecimiento (Fig. 4.7).

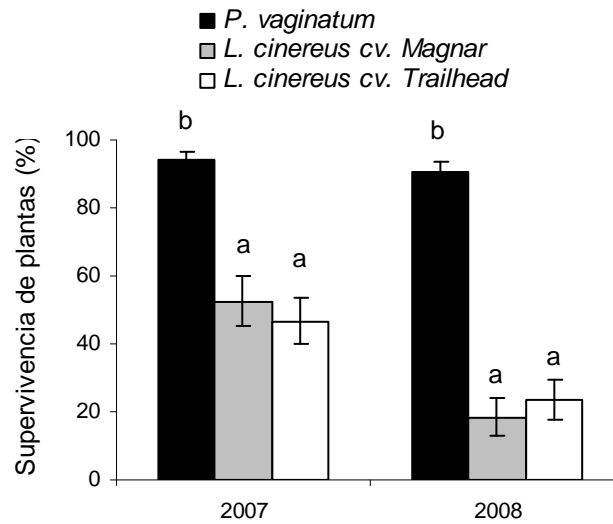


Figura 4.7. Porcentaje de supervivencia de plantas de tres genotipos a finales de los ciclos de crecimiento de 2006/2007 y 2007/2008. Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=16$ . Letras distintas sobre los histogramas dentro de cada año indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre los genotipos.

#### 4.1.3.2 *Leymus cinereus*, *Achnatherum hymenoides* y *Eragrostis curvula* versus *Pappophorum vaginatum*:

##### Fenología

En septiembre de 2007, todas las plantas muestreadas ya habían rebrotado y se encontraban en estado vegetativo (Fig. 4.8). Nuevamente, se observó ausencia de fases reproductivas en los dos cultivares de *Leymus cinereus*, en ambos ciclos de estudio. A fines de octubre 2007 (94 mm durante septiembre-octubre) se comenzó a registrar el período reproductivo en *P. vaginatum* y los tres cultivares de *A. hymenoides*, alcanzando el estadio más avanzado las plantas de ‘Paloma’, que ya en esta fecha mostraban un 14,3% de las macollas muestreadas en estado de floración. Los demás genotipos mostraban macollas en estados de botón floral y comienzo de inflorescencia expuesta. *Eragrostis curvula* inició su ciclo reproductivo más tarde, registrándose a fines de noviembre 2007 (29,0 mm durante noviembre) un 14,3% de macollas en estado de inflorescencia expuesta. Para esta fecha, el 14,3% de las macollas de *P. vaginatum* había alcanzado el estado de floración, mientras que los tres cultivares de *A. hymenoides* ya presentaban macollas reproductivas con granos inmaduros en sus inflorescencias. A finales del año 2007, todas las plantas presentaban todavía algunas macollas en estado vegetativo, que no llegaron a iniciar su fase reproductiva. *Pappophorum vaginatum*, ‘Magnar’, ‘Rimrock’ y *E. curvula* presentaron un 14,3% de sus macollas en estado de muerte en esta etapa, mientras que este valor fue de 28,6% para ‘Nezpar’. ‘Paloma’ y ‘Trailhead’ alcanzaron este estado recién el mes siguiente. La dispersión de semillas se registró a fines de diciembre 2007 (2,5 mm durante este mes), con 28,6%, 42,9%, 57,1% y 14,3% de macollas en este estadio en *P. vaginatum*, ‘Paloma’ (Fig. 4.9), ‘Rimrock’ y ‘Nezpar’ (Fig. 4.10), respectivamente. En plantas de pasto llorón se registró esta fase recién a fines de febrero 2008 (31,5 mm durante enero-febrero), con un 16,7% de macollas. Para esta fecha, momento en el cual se realizó la última observación, el porcentaje de macollas muertas fue de 42,9% en el genotipo nativo, 66,7% en ‘Magnar’ y pasto llorón, 50% en ‘Trailhead’ y ‘Paloma’, y 100% en ‘Rimrock’ y ‘Nezpar’. Al mismo tiempo, el 42,9% de las macollas muestreadas de *P. vaginatum* se encontraban dispersando semillas.

Para el ciclo de crecimiento siguiente, se observó un retraso en el rebrote de todas las plantas en comparación al período 2007/2008, que iniciaron su ciclo en octubre 2008 (23,5 mm durante septiembre-octubre; Fig. 4.8). El número de plantas de ‘Rimrock’ y

‘Nezpar’ registradas al inicio de este segundo año de estudio no fue suficiente para su incorporación al mismo. La fase reproductiva se inició primero en ‘Paloma’, con un 85,7% de las macollas muestreadas en estado de botón floral en octubre. Los cultivares de *L. cinereus* no presentaron fase reproductiva, tampoco en este segundo año de estudio. En noviembre, un 85,7%, 28,6% y 100% de macollas del genotipo nativo, pasto llorón y ‘Paloma’, respectivamente, ya habían alcanzado el estado reproductivo. Estos valores fueron superiores a los registrados en el período anterior para el mismo mes (71,4%, 14,3% y 71,4%, respectivamente). El porcentaje de macollas en la fase de dispersión de semillas fue similar en diciembre 2008 (32,5 mm) a los valores registrados para el mismo mes, durante 2007 (2,5 mm), para el genotipo nativo y ‘Paloma’, con valores de 28,6% y 71,4%, respectivamente. *Eragrostis curvula* alcanzó este estado durante enero 2009 (26 mm), un mes antes que en 2008 (31,5 mm en enero-febrero 2008). En febrero 2009 (31,5 mm), el porcentaje de macollas en estado de muerte fue de 57,1% para *P. vaginatum*, 71,4% para ‘Magnar’ y ‘Paloma’, 57,1% para ‘Trailhead’ y 87,5% para pasto llorón, todos valores superiores a los informados para el mismo mes del ciclo anterior. En este momento, solo el genotipo nativo continuaba dispersando semillas, con un 42,9% de sus macollas en este estado.





Figura 4.9. Plantas de *Achnatherum hymenoides* cultivar 'Paloma' en estado de dispersión de semillas.



Figura 4.10. Plantas de *Achnatherum hymenoides* cultivares 'Rimrock' (izquierda) y 'Nezpar' (derecha) en estado de dispersión de semillas.



### *Componentes de la producción de área foliar*

#### *Área basal:*

No se encontraron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre tratamientos, en ninguna de las fechas muestreadas durante el primer año (Tabla 4.5). En septiembre, los mayores ( $p < 0,05$ ) valores de área basal se registraron en plantas de pasto llorón, seguido por *P. vaginatum*. También hubo diferencias entre plantas de ‘Magnar’ y ‘Nezpar’, con mayores ( $p < 0,05$ ) valores para las primeras. A partir de octubre, y hasta finalizar el estudio, el área basal fue mayor ( $p < 0,05$ ) en pasto llorón, luego en el genotipo nativo, sin encontrar diferencias ( $p > 0,05$ ) entre los cultivares introducidos. Estos resultados se mantuvieron durante el ciclo de crecimiento 2008/2009 (Tabla 4.5). Es interesante destacar que el incremento en el área basal entre septiembre 2007 y febrero 2009 fue de 58% en *P. vaginatum*, 105% en ‘Magnar’, 73% en ‘Paloma’ y 90% en pasto llorón (Tabla 4.5).

#### *Número de macollas*

Macollas/planta: durante septiembre del primer año de estudio, plantas control y defoliadas de pasto llorón presentaron mayor ( $p < 0,05$ ) cantidad de macollas por planta que los demás genotipos (Tabla 4.6). También fue mayor ( $p < 0,05$ ) esta variable en plantas del genotipo nativo y ‘Paloma’, en relación a ‘Trailhead’ y ‘Nezpar’, para ambos tratamientos. En octubre y noviembre se mantuvieron estos resultados, agregándose además diferencias entre el genotipo nativo y ‘Paloma’ en comparación con ‘Magnar’ que presentó menor ( $p < 0,05$ ) producción de macollas. En diciembre, además de las diferencias antes mencionadas, las plantas de ‘Paloma’ superaron ( $p < 0,05$ ) a las del genotipo nativo en cantidad de macollas. Durante enero y febrero, se encontró interacción ( $p < 0,05$ ) entre genotipo y tratamiento. Dentro del tratamiento Control, en ambos meses, el pasto llorón produjo mayor ( $p < 0,05$ ) cantidad de macollas que los demás genotipos con excepción de ‘Paloma’, mientras que este cultivar se diferenció ( $p < 0,05$ ) del resto de los genotipos introducidos. A su vez, el genotipo nativo presentó mayor ( $p < 0,05$ ) número de macollas que ‘Trailhead’ y ‘Nezpar’. Dentro del tratamiento Defoliado, las diferencias fueron más marcadas, con mayores ( $p < 0,05$ ) valores para pasto llorón, seguido por ‘Paloma’, *P. vaginatum* y ‘Rimrock’ [que no difirieron ( $p > 0,05$ ) entre sí], y finalmente ‘Nezpar’, ‘Magnar’ y ‘Trailhead’, con menores ( $p < 0,05$ ) valores, pero sin diferenciarse ( $p > 0,05$ )

tampoco entre sí. Los tratamientos afectaron diferencialmente a los genotipos. La defoliación redujo ( $p < 0,05$ ) la producción de macollas en 'Trailhead', la aumentó ( $p < 0,05$ ) en 'Rimrock' y pasto llorón, y continuó sin producir efectos ( $p > 0,05$ ) en *P. vaginatum*, 'Magnar', 'Paloma' y 'Nezpar'.

Durante todo el período 2008/2009, el tratamiento de defoliación redujo ( $p < 0,05$ ) la producción de macollas en los cinco genotipos evaluados (Tabla 4.6). En octubre, pasto llorón mostró mayores ( $p < 0,05$ ) valores para la variable en comparación con el genotipo nativo, 'Trailhead' y 'Paloma' y no hubo diferencias ( $p > 0,05$ ) entre 'Magnar', *P. vaginatum* y 'Trailhead'. En noviembre y diciembre, el genotipo nativo aumentó su número de macollas por lo que no se diferenció ( $p > 0,05$ ) entonces del pasto llorón, que continuó mostrando los mayores ( $p < 0,05$ ) valores en relación a los cultivares introducidos. A su vez, el genotipo nativo presentó en estos meses mayor ( $p < 0,05$ ) número de macollas/planta que 'Paloma' y 'Trailhead'. Durante los últimos dos meses del estudio, los genotipos nativo y naturalizado continuaron presentando mayores ( $p < 0,05$ ) valores en relación a los cultivares introducidos, que ya no se diferenciaron ( $p > 0,05$ ) entre sí. Se observó una marcada reducción en la producción de macollas por planta en todos los genotipos, entre un ciclo de crecimiento y el siguiente.

Tabla 4.5. Área basal (cm<sup>2</sup>) en plantas de siete (2007/2008) o cinco genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 y 2008/2009. Cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=7. Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas (p<0,05) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

		Período 2007/2008					
		30-Sep	25-Oct	24-Nov	27-Dic	23-Ene	29-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	65,06 $\pm$ 5,70 c,a	62,80 $\pm$ 8,80 b,a	66,74 $\pm$ 10,45 b,a	70,52 $\pm$ 13,81 b,a	26,64 $\pm$ 8,61b,a	85,23 $\pm$ 12,54 b,a
	Defoliado	73,17 $\pm$ 8,64 c,a	69,62 $\pm$ 5,33 b,a	79,52 $\pm$ 12,46 b,a	68,77 $\pm$ 9,74 b,a	62,33 $\pm$ 13,25 b,a	67,08 $\pm$ 12,16 b,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	Control	37,23 $\pm$ 4,81 b,a	39,00 $\pm$ 8,42 a,a	43,92 $\pm$ 11,02 a,a	48,13 $\pm$ 12,36 a,a	42,56 $\pm$ 11,25 a,a	44,43 $\pm$ 11,02 a,a
	Defoliado	27,12 $\pm$ 5,30 b,a	25,06 $\pm$ 3,41 a,a	32,85 $\pm$ 4,70 a,a	31,08 $\pm$ 6,59 a,a	24,73 $\pm$ 3,85 a,a	27,19 $\pm$ 3,26 a,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	Control	27,70 $\pm$ 4,39 ab,a	28,60 $\pm$ 4,76 a,a	30,99 $\pm$ 6,17 a,a	41,98 $\pm$ 6,97 a,a	27,70 $\pm$ 5,37 a,a	23,53 $\pm$ 3,99 a,a
	Defoliado	22,30 $\pm$ 4,15 ab,a	28,29 $\pm$ 5,37 a,a	20,92 $\pm$ 2,85 a,a	22,69 $\pm$ 3,66 a,a	18,04 $\pm$ 3,28 a,a	20,91 $\pm$ 3,39 a,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Paloma'	Control	26,28 $\pm$ 7,08 ab,a	30,74 $\pm$ 6,41 a,a	38,33 $\pm$ 6,99 a,a	38,85 $\pm$ 6,45 a,a	30,32 $\pm$ 6,66 a,a	36,36 $\pm$ 8,52 a,a
	Defoliado	22,61 $\pm$ 3,73 ab,a	28,39 $\pm$ 4,90 a,a	30,68 $\pm$ 4,72 a,a	34,74 $\pm$ 6,77 a,a	27,32 $\pm$ 4,27 a,a	39,13 $\pm$ 10,28 a,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Rimrock'	Control	17,34 $\pm$ 2,79 ab,a	20,28 $\pm$ 3,16 a,a	24,65 $\pm$ 4,16 a,a	39,82 $\pm$ 4,46 a,a	33,76 $\pm$ 5,79 a,a	31,83 $\pm$ 5,51 a,a
	Defoliado	26,97 $\pm$ 5,05 ab,a	34,82 $\pm$ 6,82 a,a	40,69 $\pm$ 4,42 a,a	41,28 $\pm$ 5,96 a,a	34,04 $\pm$ 5,74 a,a	42,90 $\pm$ 8,43 a,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Nezpar'	Control	13,97 $\pm$ 4,00 a,a	18,40 $\pm$ 4,66 a,a	34,73 $\pm$ 11,05 a,a	25,27 $\pm$ 5,60 a,a	14,04 $\pm$ 4,07 a,a	16,49 $\pm$ 5,87 a,a
	Defoliado	16,77 $\pm$ 5,31 a,a	18,90 $\pm$ 5,62 a,a	22,45 $\pm$ 5,61 a,a	27,10 $\pm$ 5,61 a,a	20,74 $\pm$ 5,50 a,a	22,57 $\pm$ 5,98 a,a
<i>E. curvula</i> cv. 'Tanganyika'	Control	103,41 $\pm$ 15,55 d,a	130,38 $\pm$ 13,87c,a	142,97 $\pm$ 15,58 c,a	137,68 $\pm$ 20,58 c,a	138,25 $\pm$ 15,17 c,a	142,27 $\pm$ 15,73 c,a
	Defoliado	107,44 $\pm$ 11,68 d,a	115,88 $\pm$ 16,89 c,a	122,74 $\pm$ 11,59 c,a	131,77 $\pm$ 14,36 c,a	123,17 $\pm$ 12,68 c,a	122,95 $\pm$ 12,13 c,a

Continuación Tabla 4.5.

		Período 2008/2009				
		17-Oct	18-Nov	17-Dic	22-Ene	26-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	93,08 ± 12,26 b,a	91,63 ± 15,42 b,a	89,87 ± 16,27 b,a	88,62 ± 14,40 b,a	103,04 ± 14,26 b,a
	Defoliado	81,06 ± 14,87 b,a	90,46 ± 11,44 b,a	78,66 ± 11,09 b,a	89,35 ± 11,23 b,a	93,65 ± 10,66 b,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	Control	67,88 ± 10,98 a,a	68,20 ± 11,95 a,a	72,64 ± 11,99 a,a	73,60 ± 10,39 a,a	75,76 ± 13,05 a,a
	Defoliado	41,76 ± 6,71 a,a	36,95 ± 6,42 a,a	34,07 ± 6,09 a,a	34,35 ± 5,69 a,a	39,16 ± 6,79 a,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	Control	45,33 ± 7,68 a,a	46,37 ± 9,09 a,a	45,93 ± 7,96 a,a	45,22 ± 8,17 a,a	45,79 ± 8,87 a,a
	Defoliado	24,31 ± 3,88 a,a	25,53 ± 4,79 a,a	23,55 ± 3,79 a,a	23,34 ± 4,92 a,a	23,82 ± 5,16 a,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Paloma'	Control	45,73 ± 3,94 a,a	40,95 ± 2,89 a,a	57,07 ± 11,03 a,a	41,11 ± 3,68 a,a	45,49 ± 3,59 a,a
	Defoliado	40,65 ± 8,71 a,a	35,93 ± 6,88 a,a	35,29 ± 6,39 a,a	32,63 ± 6,34 a,a	33,28 ± 6,55 a,a
<i>E. curvula</i> cv. 'Tanganyika'	Control	161,74 ± 29,40 c,a	170,83 ± 31,84 c,a	149,09 ± 34,17 c,a	181,27 ± 32,84 b,a	196,74 ± 31,09 c,a
	Defoliado	161,24 ± 15,36 c,a	181,03 ± 15,42 c,a	176,66 ± 14,83 c,a	189,87 ± 15,61 b,a	215,87 ± 15,84 c,a

Tabla 4.6. Número de macollas en plantas de siete (2007/2008) o cinco genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 y 2008/2009. Cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=7. Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra). En las fechas que presentan interacción significativa genotipo\*tratamiento ( $p < 0,05$ ) se informan entre paréntesis diferencias ( $p < 0,05$ ) entre genotipos dentro de cada tratamiento (primer letra), y entre tratamientos dentro de cada genotipo (segunda letra).

		Período 2007/2008					
		30-Sep	25-Oct	24-Nov	27-Dic	23-Ene (*)	29-Feb (*)
<i>P. vaginatum</i>	Control	52,00 $\pm$ 6,87 b,a	63,14 $\pm$ 11,37 b,a	69,14 $\pm$ 11,63 b,a	76,29 $\pm$ 12,65 b,a	78,86 $\pm$ 11,93 (bc),(a)	79,43 $\pm$ 12,48 (bc),(a)
	Defoliado	72,29 $\pm$ 7,39 b,a	76,57 $\pm$ 6,07 b,a	76,29 $\pm$ 6,96 b,a	99,43 $\pm$ 5,55 b,a	114,29 $\pm$ 12,88 (b),(a)	111,43 $\pm$ 11,63 (b),(a)
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	Control	45,71 $\pm$ 7,08 ab,a	43,00 $\pm$ 8,07 a,a	38,43 $\pm$ 8,01 a,a	41,57 $\pm$ 9,23 a,a	38,43 $\pm$ 9,10 (ab),(a)	37,86 $\pm$ 8,93 (ab),(a)
	Defoliado	29,14 $\pm$ 5,40 ab,a	33,14 $\pm$ 4,04 a,a	34,57 $\pm$ 6,44 a,a	33,86 $\pm$ 5,12 a,a	41,00 $\pm$ 7,69 (a),(a)	36,57 $\pm$ 6,99 (a),(a)
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	Control	36,57 $\pm$ 5,99 a,a	36,57 $\pm$ 7,00 a,a	37,14 $\pm$ 6,36 a,a	35,71 $\pm$ 6,21 a,a	36,43 $\pm$ 5,04 (a),(b)	32,07 $\pm$ 4,98 (a),(b)
	Defoliado	21,00 $\pm$ 3,05 a,a	23,14 $\pm$ 3,26 a,a	22,57 $\pm$ 2,95 a,a	22,57 $\pm$ 3,72 a,a	20,14 $\pm$ 3,25 (a),(a)	18,29 $\pm$ 3,82 (a),(a)
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Paloma'	Control	67,29 $\pm$ 25,74 b,a	75,14 $\pm$ 25,24 b,a	100,57 $\pm$ 25,77 b,a	126,29 $\pm$ 34,50 c,a	108,57 $\pm$ 29,31 (cd),(a)	110,29 $\pm$ 29,31 (cd),(a)
	Defoliado	48,86 $\pm$ 7,68 b,a	66,14 $\pm$ 8,87 b,a	70,71 $\pm$ 8,95 b,a	116,86 $\pm$ 15,84 c,a	109,00 $\pm$ 10,85 (b),(a)	102,14 $\pm$ 11,78 (b),(a)
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Rimrock'	Control	24,43 $\pm$ 4,73 ab,a	35,43 $\pm$ 4,83 ab,a	43,57 $\pm$ 8,59 ab,a	57,29 $\pm$ 8,25 b,a	44,29 $\pm$ 6,07 (ab),(a)	43,14 $\pm$ 5,57 (ab),(a)
	Defoliado	47,57 $\pm$ 7,36 ab,a	58,00 $\pm$ 7,38 ab,a	62,29 $\pm$ 8,41 ab,a	86,86 $\pm$ 7,49 b,a	91,43 $\pm$ 9,81 (b),(b)	86,29 $\pm$ 3,79 (b),(b)
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Nezpar'	Control	22,14 $\pm$ 6,62 a,a	22,00 $\pm$ 4,48 a,a	27,14 $\pm$ 6,63 a,a	30,86 $\pm$ 6,63 a,a	24,43 $\pm$ 6,19 (a),(a)	24,43 $\pm$ 5,22 (a),(a)
	Defoliado	24,00 $\pm$ 6,69 a,a	28,14 $\pm$ 7,49 a,a	32,57 $\pm$ 7,82 a,a	45,71 $\pm$ 11,35 a,a	49,14 $\pm$ 12,73 (a),(a)	47,43 $\pm$ 12,14 (a),(a)
<i>E. curvula</i> cv. 'Tanganyika'	Control	124,43 $\pm$ 34,48 c,a	143,43 $\pm$ 27,59 c,a	156,57 $\pm$ 26,54 c,a	186,86 $\pm$ 26,71 d,a	138,86 $\pm$ 16,81 (d),(a)	134,86 $\pm$ 18,98 (d),(a)
	Defoliado	100,57 $\pm$ 19,72 c,a	125,43 $\pm$ 14,45 c,a	136,86 $\pm$ 16,58 c,a	220,00 $\pm$ 22,31 d,a	217,14 $\pm$ 21,69 (c),(b)	209,14 $\pm$ 17,32 (c),(b)

(\*) En esta fecha se encontró interacción ( $p < 0,05$ ) entre genotipo y tratamiento.

Continuación Tabla 4.6.

		Período 2008/2009				
		17-Oct	18-Nov	17-Dic	22-Ene	26-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	31,71 ± 6,49 b,b	43,43 ± 9,36 cd,b	47,14 ± 11,24 bc,b	48,00 ± 9,34 b,b	45,57 ± 8,92 b,b
	Defoliado	25,00 ± 4,76 b,a	29,71 ± 4,50 cd,a	36,00 ± 4,95 bc,a	38,00 ± 7,09 b,a	33,86 ± 6,35 b,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	Control	39,71 ± 5,49 bc,b	43,14 ± 6,49 bc,b	37,67 ± 7,41 ab,b	30,86 ± 6,93 a,b	19,14 ± 6,09 a,b
	Defoliado	24,14 ± 3,67 bc,a	22,29 ± 4,25 bc,a	21,86 ± 5,05 ab,a	15,71 ± 3,18 a,a	7,00 ± 1,80 a,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	Control	28,29 ± 4,13 ab,b	24,57 ± 4,20 ab,b	23,86 ± 4,83 a,b	18,86 ± 3,65 a,b	12,14 ± 2,52 a,b
	Defoliado	19,43 ± 1,41 ab,a	18,71 ± 2,24 ab,a	19,43 ± 2,99 a,a	11,57 ± 1,86 a,a	6,86 ± 2,11 a,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Paloma'	Control	20,17 ± 5,11 a,b	20,17 ± 6,61 a,b	21,50 ± 6,26 a,b	20,60 ± 7,23 a,b	15,83 ± 6,24 a,b
	Defoliado	16,43 ± 2,97 a,a	14,00 ± 3,44 a,a	14,43 ± 4,06 a,a	14,86 ± 4,43 a,a	13,86 ± 3,81 a,a
<i>E. curvula</i> cv. 'Tanganyika'	Control	48,14 ± 5,73 c,b	48,71 ± 1,59 d,b	50,00 ± 1,33 c,b	68,00 ± 5,87 b,b	60,57 ± 4,16 b,b
	Defoliado	40,00 ± 6,03 c,a	42,43 ± 6,69 d,a	41,14 ± 7,14 c,a	42,86 ± 8,35 b,a	40,71 ± 8,26 b,a

Macollas hijas/cm<sup>2</sup>: el comportamiento de los genotipos fue similar durante los dos años de estudio, no encontrándose efectos ( $p > 0,05$ ) del tratamiento de defoliación (Fig. 4.11A). Durante 2007/2008, ‘Rimrock’ produjo mayor ( $p < 0,05$ ) cantidad de macollas hijas/cm<sup>2</sup> que los demás genotipos, con excepción de ‘Paloma’ ( $p > 0,05$ ). Durante 2008/2009, sin embargo, el genotipo nativo fue el que presentó mayor ( $p < 0,05$ ) cantidad de macollas hijas/cm<sup>2</sup> que el resto de los genotipos (Fig. 4.11B), que no se diferenciaron entre sí ( $p > 0,05$ ).

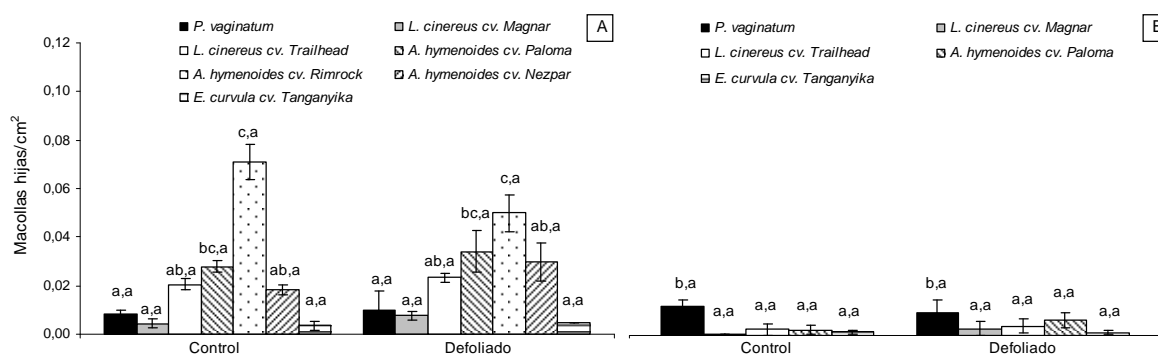


Figura 4.11. Número de macollas hijas/cm<sup>2</sup> en plantas de siete (2007/2008) o cinco genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 (A) y 2008/2009 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=42$  (A) y  $n=35$  (B). Dentro de cada ciclo de estudio, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

Macollas reproductivas/cm<sup>2</sup>: ambos cultivares de *L. cinereus* presentaron ausencia de estructuras reproductivas durante todo el ciclo de estudio, por lo que no se los incluyó en el análisis. Durante el primer año, la producción de estructuras reproductivas se inició luego del mes de septiembre, registrándose los primeros valores a finales de octubre 2007. En esta fecha, el cultivar ‘Paloma’ presentó el mayor ( $p < 0,05$ ) número de estructuras reproductivas/cm<sup>2</sup> (Tabla 4.7), seguido por ‘Rimrock’ y ‘Nezpar’ que se diferenciaron ( $p < 0,05$ ) de los genotipos nativo y naturalizado. En noviembre, ‘Paloma’ continuó siendo mayor ( $p < 0,05$ ), pero el genotipo nativo se igualó ( $p > 0,05$ ) a los demás cultivares introducidos. A partir de diciembre, empezó a observarse interacción ( $p < 0,05$ ) entre

genotipo y tratamiento. Dentro del tratamiento Control, 'Paloma' y luego el genotipo nativo fueron los que mayor ( $p < 0,05$ ) número de inflorescencias produjeron, mientras que en el tratamiento Defoliado, fue el genotipo nativo el que presentó mayor ( $p < 0,05$ ) número de inflorescencias/cm<sup>2</sup>. La defoliación redujo ( $p < 0,05$ ) el número de inflorescencias sólo en los cultivares introducidos. El mes siguiente (enero), dentro del tratamiento Control, 'Nezpar' y 'Rimrock' lograron igualar ( $p > 0,05$ ) al genotipo nativo en producción de estructuras reproductivas, y se observó que la defoliación redujo ( $p < 0,05$ ) el número de macollas reproductivas/cm<sup>2</sup> en los genotipos nativo, 'Paloma' y 'Rimrock'. Estos resultados se mantuvieron hasta finalizar el período 2007/2008.

Durante el segundo año de estudio, la producción de inflorescencias se observó un mes más tarde, a mediados de noviembre 2008 (Tabla 4.7). A partir de esta fecha, ya se registró interacción ( $p < 0,05$ ) entre genotipo y tratamiento. Dentro de ambos tratamientos, en noviembre y diciembre, y en las plantas Control en enero y febrero, el genotipo nativo fue el que produjo mayor ( $p < 0,05$ ) cantidad de estructuras reproductivas entre todos los genotipos estudiados. Sin embargo, también fue el genotipo nativo el único que presentó una reducción ( $p < 0,05$ ) debido a la defoliación, durante noviembre 2008 a febrero 2009. A partir de enero sólo se registró mayor ( $p < 0,05$ ) producción de macollas reproductivas en el genotipo nativo dentro del tratamiento Control.



Tabla 4.7. Número de macollas reproductivas/cm<sup>2</sup> en plantas de cinco (2007/2008) o tres genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 y 2008/2009. Cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=7. Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas (p<0,05) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra). En las fechas que presentan interacción significativa genotipo\*tratamiento (p<0,05) se informan entre paréntesis diferencias (p<0,05) entre genotipos dentro de cada tratamiento (primer letra), y entre tratamientos dentro de cada genotipo (segunda letra).

		Período 2007/2008				
		25-Oct	24-Nov	27-Dic (*)	23-Ene (*)	29-Feb (*)
<i>P. vaginatum</i>	Control	0,11 $\pm$ 0,03 a,a	0,46 $\pm$ 0,11 b,a	0,65 $\pm$ 0,20 (b),(a)	0,58 $\pm$ 0,11 (b),(b)	0,46 $\pm$ 0,05 (a),(b)
	Defoliado	0,08 $\pm$ 0,02 a,a	0,23 $\pm$ 0,05 b,a	0,22 $\pm$ 0,04 (b),(a)	0,27 $\pm$ 0,05 (b),(a)	0,23 $\pm$ 0,05 (b),(a)
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Paloma'	Control	0,79 $\pm$ 0,17 c,a	0,97 $\pm$ 0,09 c,a	1,12 $\pm$ 0,20 (c),(b)	1,30 $\pm$ 0,33 (c),(b)	1,16 $\pm$ 0,34 (b),(b)
	Defoliado	0,66 $\pm$ 0,15 c,a	0,22 $\pm$ 0,08 c,a	0,11 $\pm$ 0,08 (a),(a)	0,10 $\pm$ 0,08 (a),(a)	0,09 $\pm$ 0,08 (a),(a)
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Rimrock'	Control	0,31 $\pm$ 0,05 b,a	0,49 $\pm$ 0,05 b,a	0,27 $\pm$ 0,05 (a),(b)	0,25 $\pm$ 0,03 (ab),(b)	0,23 $\pm$ 0,02 (a),(b)
	Defoliado	0,30 $\pm$ 0,05 b,a	0,10 $\pm$ 0,03 b,a	0,00 $\pm$ 0,00 (a),(a)	0,00 $\pm$ 0,00 (a),(a)	0,00 $\pm$ 0,00 (a),(a)
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Nezpar'	Control	0,35 $\pm$ 0,11 b,a	0,35 $\pm$ 0,11 b,a	0,24 $\pm$ 0,09 (a),(b)	0,36 $\pm$ 0,16 (ab),(a)	0,33 $\pm$ 0,16 (a),(a)
	Defoliado	0,16 $\pm$ 0,05 b,a	0,10 $\pm$ 0,03 b,a	0,03 $\pm$ 0,02 (a),(a)	0,03 $\pm$ 0,02 (a),(a)	0,03 $\pm$ 0,02 (a),(a)
<i>E. curvula</i> cv. 'Tanganyika'	Control	0,00 $\pm$ 0,00 a,a	0,03 $\pm$ 0,01 a,a	0,06 $\pm$ 0,02 (a),(a)	0,04 $\pm$ 0,02 (a),(a)	0,05 $\pm$ 0,02 (a),(a)
	Defoliado	0,00 $\pm$ 0,00 a,a	0,01 $\pm$ 0,01 a,a	0,01 $\pm$ 0,01 (a),(a)	0,01 $\pm$ 0,01 (a),(a)	0,01 $\pm$ 0,01 (a),(a)

(\*) En esta fecha se encontró interacción (p<0,05) entre genotipo y tratamiento.

Continuación Tabla 4.7.

		Período 2008/2009			
		18-Nov (*)	17-Dic (*)	22-Ene (*)	26-Feb (*)
<i>P. vaginatum</i>	Control	0,18 ± 0,04 (b),(b)	0,22 ± 0,05 (b),(b)	0,30 ± 0,09 (b),(b)	0,25 ± 0,07 (b),(b)
	Defoliado	0,07 ± 0,03 (b),(a)	0,05 ± 0,01 (b),(a)	0,03 ± 0,01 (a),(a)	0,02 ± 0,02 (a),(a)
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Paloma'	Control	0,06 ± 0,02 (a),(a)	0,02 ± 0,01 (a),(a)	0,01 ± 0,01 (a),(a)	0,01 ± 0,00 (a),(a)
	Defoliado	0,01 ± 0,00 (a),(a)	0,00 ± 0,00 (a),(a)	0,00 ± 0,00 (a),(a)	0,01 ± 0,01 (a),(a)
<i>E. curvula</i> cv. 'Tanganyika'	Control	0,01 ± 0,01 (a),(a)	0,01 ± 0,00 (a),(a)	0,01 ± 0,00 (a),(a)	0,01 ± 0,00 (a),(a)
	Defoliado	0,00 ± 0,00 (a),(a)	0,00 ± 0,00 (a),(a)	0,00 ± 0,00 (a),(a)	0,00 ± 0,00 (a),(a)

(\*) En esta fecha se encontró interacción ( $p < 0,05$ ) entre genotipo y tratamiento.

*Crecimiento y demografía de macollas*

Altura: el primer año, durante el mes de septiembre 2007, las plantas de pasto llorón tuvieron mayor ( $p < 0,05$ ) altura que aquellas del genotipo nativo, ‘Magnar’, ‘Trailhead’ y ‘Rimrock’ (Tabla 4.8). En octubre, fueron las plantas de ‘Nezpar’, pasto llorón y ‘Rimrock’ las que presentaron mayor ( $p < 0,05$ ) altura que los genotipos nativo, ‘Magnar’ y ‘Trailhead’. A partir de noviembre (luego de la primer defoliación), las plantas control mostraron una mayor ( $p < 0,05$ ) altura que las plantas defoliadas de todos los genotipos, resultado que se mantuvo hasta finalizar el primer año de estudio. Las diferencias entre los genotipos en noviembre fueron las mismas observadas para el mes anterior. En diciembre, la mayor ( $p < 0,05$ ) altura la alcanzó el pasto llorón, mientras que a partir de enero 2008, sus plantas redujeron su altura, igualándose ( $p > 0,05$ ) a aquellas de ‘Magnar’ y el genotipo nativo.

Al iniciarse el ciclo 2008/2009, se mantuvieron las diferencias ( $p < 0,05$ ) entre tratamientos (Tabla 4.8). El pasto llorón registró la mayor ( $p < 0,05$ ) altura en comparación al resto de los genotipos durante octubre 2008, mientras que en noviembre su altura se igualó ( $p > 0,05$ ) a la de las plantas de ‘Magnar’. En esta fecha (antes de la primer defoliación), las plantas de ambos tratamientos se igualaron ( $p > 0,05$ ) en altura. El pasto llorón y ‘Magnar’ fueron los dos genotipos que alcanzaron mayor ( $p < 0,05$ ) altura. A partir de diciembre (luego de la primer defoliación), nuevamente las plantas control presentaron mayor ( $p < 0,05$ ) altura, hecho que se mantuvo hasta completar el estudio. En esta fecha, el pasto llorón siguió sin diferenciarse ( $p > 0,05$ ) de ‘Magnar’, pero este último se igualó ( $p > 0,05$ ) en altura a las plantas de ‘Trailhead’ y del genotipo nativo. Durante enero y febrero 2009, nuevamente fue el pasto llorón quien superó ( $p < 0,05$ ) al resto de los genotipos, que no se diferenciaron ( $p > 0,05$ ) entre sí. Mientras que las plantas defoliadas alcanzaron su mayor altura en octubre (2007/2008) y noviembre (2008/2009), las plantas no defoliadas lo hicieron más tarde durante ambas estaciones de crecimiento.

Tabla 4.8. Altura (cm) en plantas de siete (2007/2008) o cinco genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 y 2008/2009. Cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=7. Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

		Período 2007/2008					
		30-Sep	25-Oct	24-Nov	27-Dic	23-Ene	29-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	18,14 $\pm$ 0,56 abc,a	29,36 $\pm$ 2,19 a,a	36,29 $\pm$ 2,73 a,b	40,29 $\pm$ 2,85 a,b	43,50 $\pm$ 2,67 ab, b	40,86 $\pm$ 2,71 ab,b
	Defoliado	20,57 $\pm$ 1,88 abc,a	32,43 $\pm$ 4,03 a,a	17,86 $\pm$ 4,01 a,a	24,00 $\pm$ 4,33 a,a	29,71 $\pm$ 4,35 ab,a	29,50 $\pm$ 4,59 ab,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	Control	19,43 $\pm$ 2,57 ab,a	35,14 $\pm$ 5,01 a,a	40,71 $\pm$ 6,01 a,b	44,36 $\pm$ 6,58 a,b	43,57 $\pm$ 6,71 ab,b	43,43 $\pm$ 6,72 ab,b
	Defoliado	14,77 $\pm$ 2,67 ab,a	28,86 $\pm$ 5,11 a,a	26,36 $\pm$ 6,19 a,a	24,93 $\pm$ 6,52 a,a	31,79 $\pm$ 6,78 ab,a	30,64 $\pm$ 6,71 ab,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	Control	14,71 $\pm$ 1,62 a,a	29,54 $\pm$ 3,85 a,a	34,86 $\pm$ 5,09 a,b	37,43 $\pm$ 5,86 a,b	35,29 $\pm$ 5,91 a,b	35,71 $\pm$ 5,56 a,b
	Defoliado	15,51 $\pm$ 1,97 a,a	30,99 $\pm$ 2,48 a,a	27,79 $\pm$ 3,05 a,a	25,07 $\pm$ 2,66 a,a	22,21 $\pm$ 3,32 a,a	23,07 $\pm$ 3,04 a,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Paloma'	Control	23,17 $\pm$ 1,66 bcd,a	37,29 $\pm$ 3,95 ab,a	35,79 $\pm$ 4,96 ab,b	37,86 $\pm$ 5,87 a,b	39,71 $\pm$ 5,91 a,b	39,00 $\pm$ 5,60 a,b
	Defoliado	19,07 $\pm$ 2,38 bcd,a	34,00 $\pm$ 3,69 ab,a	22,14 $\pm$ 3,76 ab,a	22,86 $\pm$ 5,12 a,a	22,07 $\pm$ 5,62 a,a	21,07 $\pm$ 5,65 a,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Rimrock'	Control	17,21 $\pm$ 2,22 ab,a	38,00 $\pm$ 2,75 bc,a	45,29 $\pm$ 3,21 bc,b	49,14 $\pm$ 3,01 a,b	49,71 $\pm$ 5,25 a,b	47,71 $\pm$ 5,17 a,b
	Defoliado	19,10 $\pm$ 1,55 ab,a	43,86 $\pm$ 2,58 bc,a	24,36 $\pm$ 3,54 bc,a	15,36 $\pm$ 4,08 a,a	13,29 $\pm$ 5,41 a,a	12,79 $\pm$ 5,48 a,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Nezpar'	Control	25,10 $\pm$ 2,52 cd,a	47,46 $\pm$ 4,83 c,a	48,14 $\pm$ 5,40 c,b	43,00 $\pm$ 6,02 a,b	39,71 $\pm$ 5,81 a,b	37,57 $\pm$ 5,67 a,b
	Defoliado	23,03 $\pm$ 2,01 cd,a	41,13 $\pm$ 3,94 c,a	26,14 $\pm$ 4,67 c,a	18,29 $\pm$ 5,50 a,a	17,36 $\pm$ 6,12 a,a	17,14 $\pm$ 6,24 a,a
<i>E. curvula</i> cv. 'Tanganyika'	Control	21,80 $\pm$ 2,52 d,a	43,86 $\pm$ 4,86 bc,a	51,00 $\pm$ 5,72 bc,b	61,14 $\pm$ 6,49 b,a	60,29 $\pm$ 6,65 b,b	58,57 $\pm$ 6,66 b,b
	Defoliado	28,86 $\pm$ 2,11 d,a	43,43 $\pm$ 3,92 bc,a	26,57 $\pm$ 3,22 bc,a	32,36 $\pm$ 3,30 b,a	33,71 $\pm$ 3,31 b,a	32,93 $\pm$ 3,54 b,a

Continuación Tabla 4.8.

		Período 2008/2009				
		17-Oct	18-Nov	17-Dic	22-Ene	26-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	17,71 ± 2,00 a,b	21,71 ± 2,67 a,a	29,43 ± 3,26 ab,b	33,43 ± 2,90 a,b	31,86 ± 2,87 a,b
	Defoliado	14,71 ± 1,21 a,a	21,71 ± 1,44 a,a	15,36 ± 2,58 ab,a	19,00 ± 3,07 a,a	22,00 ± 2,34 a,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	Control	23,79 ± 1,80 b,b	34,29 ± 3,26 b,a	34,76 ± 3,86 bc,b	35,14 ± 3,46 a,b	32,71 ± 3,99 a,b
	Defoliado	21,43 ± 1,59 b,a	31,93 ± 3,51 b,a	15,93 ± 2,56 bc,a	17,64 ± 2,22 a,a	19,36 ± 3,76 a,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	Control	27,00 ± 3,10 ab,b	38,20 ± 4,48 a,a	36,36 ± 4,09 ab,b	39,00 ± 4,79 a,b	36,40 ± 4,97 a,b
	Defoliado	15,50 ± 2,42 ab,a	22,79 ± 4,02 a,a	10,93 ± 1,81 ab,a	9,43 ± 1,36 a,a	10,14 ± 1,60 a,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Paloma'	Control	22,75 ± 3,08 ab,b	24,83 ± 2,92 a,a	23,28 ± 1,88 a,b	24,87 ± 2,66 a,b	26,83 ± 2,96 a,b
	Defoliado	16,00 ± 2,37 ab,a	17,29 ± 2,56 a,a	13,43 ± 2,44 a,a	18,71 ± 3,05 a,a	17,71 ± 2,83 a,a
<i>E. curvula</i> cv. 'Tanganyika'	Control	32,71 ± 2,73 c,b	33,14 ± 1,99 b,a	32,57 ± 1,96 c,b	53,71 ± 6,25 b,b	52,43 ± 7,33 b,b
	Defoliado	33,00 ± 3,44 c,a	33,86 ± 4,13 b,a	25,71 ± 2,66 c,a	28,00 ± 3,12 b,a	39,43 ± 2,81 b,a

Número de hojas totales (verdes + secas)/cm<sup>2</sup>: durante el primer año de estudio, no se observó efecto de la defoliación ( $p > 0,05$ ) en la producción de hojas totales/cm<sup>2</sup>, en ninguno de los genotipos estudiados (Tabla 4.9). A fines de septiembre, la mayor ( $p < 0,05$ ) producción total de hojas/cm<sup>2</sup> se observó en 'Nezpar'. En esta época, los demás cultivares introducidos, con excepción de 'Paloma', tuvieron una mayor ( $p < 0,05$ ) producción total de hojas/cm<sup>2</sup> que los genotipos nativo y naturalizado. En octubre, la variable fue mayor ( $p < 0,05$ ) en plantas de 'Nezpar'. En noviembre y diciembre, la producción de hojas en 'Nezpar', similar ( $p > 0,05$ ) a la de 'Magnar' y 'Trailhead', fue mayor ( $p < 0,05$ ) que en los restantes genotipos. La mayor ( $p < 0,05$ ) producción de hojas totales en enero y febrero 2008 continuó registrándose en 'Nezpar'; en estos meses 'Trailhead' tuvo una mayor ( $p < 0,05$ ) producción de hojas totales que los genotipos nativo y naturalizado.

Durante el ciclo de estudio 2008/2009, los genotipos se comportaron de manera similar ( $p > 0,05$ ) en todas las fechas muestreadas. La defoliación no redujo ( $p > 0,05$ ) la producción foliar en ningún caso (Tabla 4.9). Al no encontrarse 'Nezpar' en el estudio, 'Trailhead' mostró los mayores ( $p < 0,05$ ) valores. Además, 'Magnar' presentó mayor ( $p < 0,05$ ) número de hojas/cm<sup>2</sup> que los genotipos nativo y naturalizado, que no difirieron ( $p > 0,05$ ) entre sí.

Tabla 4.9. Número de hojas verdes + secas/cm<sup>2</sup> en plantas de siete (2007/2008) o cinco genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 y 2008/2009. Cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=7 (2007/2008) o n=35 (2008/2009). Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas (p<0,05) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

		Período 2007/2008						Período 2008/2009
		30-Sep	25-Oct	24-Nov	27-Dic	23-Ene	29-Feb	Promedio
<i>P. vaginatum</i>	Control	0,04 $\pm$ 0,00 a,a	0,06 $\pm$ 0,01 a,a	0,04 $\pm$ 0,01 ab,a	0,04 $\pm$ 0,01 ab,a	0,04 $\pm$ 0,01 a,a	0,04 $\pm$ 0,00 a,a	0,04 $\pm$ 0,01 ab,a
	Defoliado	0,04 $\pm$ 0,06 a,a	0,06 $\pm$ 0,03 a,a	0,02 $\pm$ 0,04 ab,a	0,03 $\pm$ 0,03 ab,a	0,04 $\pm$ 0,03 a,a	0,03 $\pm$ 0,03 a,a	0,03 $\pm$ 0,00 ab,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	Control	0,11 $\pm$ 0,02 b,a	0,16 $\pm$ 0,04 a,a	0,12 $\pm$ 0,02 bcd,a	0,10 $\pm$ 0,02 abc,a	0,09 $\pm$ 0,02 ab,a	0,09 $\pm$ 0,02 ab,a	0,07 $\pm$ 0,01 c,a
	Defoliado	0,15 $\pm$ 0,03 b,a	0,20 $\pm$ 0,04 a,a	0,11 $\pm$ 0,02 bcd,a	0,11 $\pm$ 0,02 abc,a	0,11 $\pm$ 0,02 ab,a	0,14 $\pm$ 0,02 ab,a	0,11 $\pm$ 0,02 c,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	Control	0,25 $\pm$ 0,01 b,a	0,18 $\pm$ 0,05 a,a	0,19 $\pm$ 0,02 cd,a	0,10 $\pm$ 0,03 bc,a	0,14 $\pm$ 0,02 b,a	0,14 $\pm$ 0,03 b,a	0,12 $\pm$ 0,03 d,a
	Defoliado	0,23 $\pm$ 0,03 b,a	0,24 $\pm$ 0,02 a,a	0,14 $\pm$ 0,04 cd,a	0,13 $\pm$ 0,02 bc,a	0,18 $\pm$ 0,02 b,a	0,15 $\pm$ 0,01 b,a	0,15 $\pm$ 0,02 d,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Paloma'	Control	0,14 $\pm$ 0,02 ab,a	0,11 $\pm$ 0,04 a,a	0,08 $\pm$ 0,03 abc,a	0,07 $\pm$ 0,03 ab,a	0,10 $\pm$ 0,02 ab,a	0,09 $\pm$ 0,02 ab,a	0,05 $\pm$ 0,00 bc,a
	Defoliado	0,18 $\pm$ 0,06 ab,a	0,11 $\pm$ 0,03 a,a	0,10 $\pm$ 0,04 abc,a	0,09 $\pm$ 0,03 ab,a	0,11 $\pm$ 0,04 ab,a	0,10 $\pm$ 0,04 ab,a	0,09 $\pm$ 0,04 bc,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Rimrock'	Control	0,24 $\pm$ 0,06 b,a	0,15 $\pm$ 0,03 a,a	0,12 $\pm$ 0,05 abc,a	0,06 $\pm$ 0,02 ab,a	0,10 $\pm$ 0,04 ab,a	0,09 $\pm$ 0,04 ab,a	s.d.
	Defoliado	0,13 $\pm$ 0,05 b,a	0,11 $\pm$ 0,03 a,a	0,07 $\pm$ 0,05 abc,a	0,06 $\pm$ 0,02 ab,a	0,07 $\pm$ 0,04 ab,a	0,06 $\pm$ 0,04 ab,a	s.d.
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Nezpar'	Control	0,43 $\pm$ 0,02 c,a	0,45 $\pm$ 0,04 b,a	0,23 $\pm$ 0,02 d,a	0,23 $\pm$ 0,02 c,a	0,39 $\pm$ 0,02 c,a	0,39 $\pm$ 0,02 c,a	s.d.
	Defoliado	0,37 $\pm$ 0,06 c,a	0,42 $\pm$ 0,03 b,a	0,17 $\pm$ 0,05 d,a	0,13 $\pm$ 0,03 c,a	0,26 $\pm$ 0,04 c,a	0,20 $\pm$ 0,04 c,a	s.d.
<i>E. curvula</i> cv. 'Tanganyika'	Control	0,04 $\pm$ 0,02 a,a	0,03 $\pm$ 0,04 a,a	0,03 $\pm$ 0,02 a,a	0,03 $\pm$ 0,02 a,a	0,02 $\pm$ 0,02 a,a	0,02 $\pm$ 0,02 a,a	0,03 $\pm$ 0,00 a,a
	Defoliado	0,03 $\pm$ 0,03 a,a	0,04 $\pm$ 0,01 a,a	0,02 $\pm$ 0,01 a,a	0,02 $\pm$ 0,01 a,a	0,02 $\pm$ 0,01 a,a	0,03 $\pm$ 0,01 a,a	0,02 $\pm$ 0,00 a,a

s.d.: sin datos

Longitud de láminas + vainas totales (verdes + secas)/cm<sup>2</sup>: durante los dos primeros meses del ciclo 2007/2008, 'Nezpar' presentó los mayores ( $p < 0,05$ ) valores para esta variable (Tabla 4.10), sin encontrarse diferencias ( $p > 0,05$ ) entre los demás genotipos. A fines de noviembre, y hasta finalizar el estudio, las plantas control mostraron valores superiores ( $p < 0,05$ ) a las defoliadas. En noviembre, 'Nezpar' continuó presentando una mayor ( $p < 0,05$ ) longitud total de hojas/cm<sup>2</sup> que los demás genotipos, pero además los cultivares 'Rimrock' y 'Trailhead' se diferenciaron ( $p < 0,05$ ) de los genotipos nativo y naturalizado, los que presentaron menores ( $p < 0,05$ ) valores. En diciembre, 'Nezpar' siguió mostrando los máximos ( $p < 0,05$ ) valores, asemejándose ( $p > 0,05$ ) ahora a 'Magnar'. En enero y febrero 2008, 'Nezpar' presentó los mayores ( $p < 0,05$ ) valores pero no llegó a diferenciarse ( $p > 0,05$ ) de 'Trailhead'. De todas formas, 'Magnar', aun cuando menor ( $p < 0,05$ ) que 'Nezpar', mostró una mayor ( $p < 0,05$ ) longitud total de hojas que *P. vaginatum* y *E. curvula*.

Durante el ciclo 2008/2009, no se detectaron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre tratamientos en ninguna de las fechas muestreadas (Tabla 4.10). En octubre y noviembre, 'Trailhead' presentó los mayores ( $p < 0,05$ ) valores, pero sin diferenciarse ( $p > 0,05$ ) de 'Magnar' en octubre, y de 'Magnar' y 'Paloma' en noviembre. Ambos cultivares de *L. cinereus* se diferenciaron de los genotipos nativo y naturalizado, que mostraron menores ( $p < 0,05$ ) valores. A partir de diciembre, y hasta finalizar el estudio, solo se detectaron diferencias entre 'Trailhead' y el resto de los genotipos, con mayores ( $p < 0,05$ ) valores en el cultivar introducido.



Tabla 4.10. Longitud de láminas + vainas totales (verdes + secas)/cm<sup>2</sup> (cm/cm<sup>2</sup>) en plantas de siete (2007/2008) o cinco genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 y 2008/2009. Cada valor es el promedio ± 1 error estándar de n=7. Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas (p<0,05) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

		Período 2007/2008					
		30-Sep	25-Oct	24-Nov	27-Dic	23-Ene	29-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	0,39 ± 0,05 a,a	1,04 ± 0,22 a,a	0,75 ± 0,15 a,b	0,51 ± 0,14 a,b	0,60 ± 0,16 a,b	0,44 ± 0,08 ab,b
	Defoliado	0,47 ± 0,07 a,a	1,02 ± 0,16 a,a	0,12 ± 0,02 a,a	0,28 ± 0,02 a,a	0,38 ± 0,04 a,a	0,37 ± 0,05 ab,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	Control	1,06 ± 0,15 a,a	2,38 ± 0,31 a,a	2,31 ± 0,45 ab,b	1,92 ± 0,37 ab,b	1,71 ± 0,38 bc,b	1,41 ± 0,15 c,b
	Defoliado	1,27 ± 0,24 a,a	3,58 ± 0,72 a,a	1,12 ± 0,23 ab,a	1,13 ± 0,33 ab,a	1,58 ± 0,47 bc,a	1,49 ± 0,65 c,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	Control	1,64 ± 0,38 a,a	2,40 ± 0,66 a,a	2,64 ± 0,49 b,b	1,34 ± 0,23 a,b	2,77 ± 0,56 cd,b	2,60 ± 0,62 cd,b
	Defoliado	1,66 ± 0,29 a,a	4,12 ± 0,96 a,a	1,20 ± 0,33 b,a	1,22 ± 0,18 a,a	1,54 ± 0,29 cd,a	1,42 ± 0,26 cd,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Paloma'	Control	1,92 ± 0,50 a,a	2,84 ± 0,49 a,a	1,92 ± 0,45 ab,b	1,84 ± 0,52 a,b	2,15 ± 0,55 bc,b	2,05 ± 0,58 bc,b
	Defoliado	1,75 ± 0,55 a,a	2,12 ± 0,47 a,a	0,90 ± 0,21 ab,a	0,94 ± 0,29 a,a	0,95 ± 0,27 bc,a	0,77 ± 0,28 bc,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Rimrock'	Control	2,36 ± 0,73 a,a	4,12 ± 1,11 a,a	3,40 ± 1,16 b,b	1,05 ± 0,26 a,b	1,74 ± 0,67 ab,b	1,70 ± 0,69 abc,b
	Defoliado	1,02 ± 0,17 a,a	2,40 ± 0,47 a,a	0,52 ± 0,11 b,a	0,35 ± 0,06 a,a	0,38 ± 0,08 ab,a	0,31 ± 0,06 abc,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Nezpar'	Control	5,47 ± 1,66 b,a	8,39 ± 3,51 b,a	4,54 ± 1,79 c,b	3,76 ± 1,84 b,b	4,25 ± 1,32 d,b	3,81 ± 1,32 d,b
	Defoliado	4,63 ± 1,74 b,a	8,57 ± 4,21 b,a	2,66 ± 1,06 c,a	1,34 ± 0,62 b,a	1,41 ± 0,56 d,a	1,27 ± 0,50 d,a
<i>E. curvula</i> cv. 'Tanganyika'	Control	0,46 ± 0,11 a,a	0,80 ± 0,08 a,a	0,72 ± 0,11 a,b	0,58 ± 0,07 a,b	0,37 ± 0,06 a,b	0,44 ± 0,07 a,b
	Defoliado	0,52 ± 0,04 a,a	1,17 ± 0,19 a,a	0,23 ± 0,06 a,a	0,26 ± 0,07 a,a	0,24 ± 0,08 a,a	0,27 ± 0,08 a,a

Continuación Tabla 4.10.

		Período 2008/2009				
		17-Oct	18-Nov	17-Dic	22-Ene	26-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	0,27 ± 0,03 a,a	0,45 ± 0,07 a,a	0,38 ± 0,07 a,a	0,29 ± 0,08 a,a	0,26 ± 0,09 a,a
	Defoliado	0,30 ± 0,05 a,a	0,36 ± 0,06 a,a	0,24 ± 0,05 a,a	0,19 ± 0,03 a,a	0,29 ± 0,05 a,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	Control	0,95 ± 0,13 cd,a	1,32 ± 0,20 bc,a	0,92 ± 0,23 a,a	0,71 ± 0,09 a,a	0,65 ± 0,11 a,a
	Defoliado	1,44 ± 0,32 cd,a	2,33 ± 0,58 bc,a	0,68 ± 0,18 a,a	0,46 ± 0,08 a,a	0,46 ± 0,07 a,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	Control	1,50 ± 0,34 d,a	2,30 ± 0,92 b,a	2,31 ± 0,68 b,a	2,10 ± 0,78 b,a	1,70 ± 0,62 b,a
	Defoliado	1,78 ± 0,50 d,a	2,36 ± 0,60 b,a	1,50 ± 0,29 b,a	0,92 ± 0,21 b,a	0,78 ± 0,23 b,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Paloma'	Control	0,85 ± 0,07 bc,a	0,93 ± 0,21 ab,a	0,57 ± 0,17 a,a	0,44 ± 0,15 a,a	0,49 ± 0,18 a,a
	Defoliado	0,85 ± 0,35 bc,a	1,05 ± 0,37 ab,a	0,62 ± 0,37 a,a	0,90 ± 0,49 a,a	0,27 ± 0,15 a,a
<i>E. curvula</i> cv. 'Tanganyika'	Control	0,65 ± 0,15 ab,a	0,46 ± 0,06 a,a	0,52 ± 0,10 a,a	0,48 ± 0,09 a,a	0,37 ± 0,09 a,a
	Defoliado	0,57 ± 0,09 ab,a	0,57 ± 0,09 a,a	0,30 ± 0,07 a,a	0,23 ± 0,04 a,a	0,22 ± 0,06 a,a

TRC para la longitud de láminas + vainas totales (verdes + secas)/cm<sup>2</sup>: durante el primer período analizado (septiembre-octubre), no se detectaron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre tratamientos (Tabla 4.11), pero sí entre genotipos; hubo mayores ( $p < 0,05$ ) valores en ‘Magnar’ y en el genotipo nativo [aunque similares ( $p > 0,05$ ) a ‘Rimrock’ y *E. curvula*] en relación a ‘Trailhead’, ‘Paloma’ y ‘Nezpar’. Es de destacar que las TRC de todos los genotipos fueron positivas en este período. En el siguiente período (luego de la primer defoliación), las TRC fueron mayores ( $p < 0,05$ ) en las plantas control que en las defoliadas. Entre los genotipos, ‘Trailhead’ presentó mayores ( $p < 0,05$ ) valores que los genotipos nativo y naturalizado y similares ( $p > 0,05$ ) al resto de los cultivares. En el período que incluyó la segunda defoliación (noviembre-diciembre), las plantas defoliadas incrementaron ( $p < 0,05$ ) sus TRC por encima de las de las plantas control. Los genotipos nativo y naturalizado mostraron los mayores ( $p < 0,05$ ) valores, en relación a ‘Nezpar’ y ‘Rimrock’, sin diferenciarse ( $p > 0,05$ ) del resto. A partir de este momento ya no se registraron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre tratamientos durante el resto de la estación de crecimiento, y solo se detectaron diferencias entre pasto llorón y el resto de los genotipos, que presentaron todos mayores ( $p < 0,05$ ) valores sin diferenciarse ( $p > 0,05$ ) entre sí. En el último período analizado, las TRC fueron similares ( $p > 0,05$ ) para todos los genotipos.

Durante el primer período analizado para el ciclo 2008/2009, no se detectaron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre tratamientos ni entre genotipos (Tabla 4.11). Sin embargo, es interesante destacar que las TRC fueron positivas, especialmente en el genotipo nativo y en los introducidos ‘Magnar’ y ‘Trailhead’. A partir del segundo período, que incluye la primer defoliación, se observaron mayores ( $p < 0,05$ ) TRC en las plantas control que en las defoliadas. ‘Trailhead’, aunque similar ( $p > 0,05$ ) a los genotipos nativo y naturalizado, tuvo mayores ( $p < 0,05$ ) TRC que ‘Magnar’ y ‘Paloma’. Desde mediados de diciembre 2008 hasta fines de febrero 2009, no se registraron diferencias ( $p > 0,05$ ) en las TRC entre genotipos ni entre tratamientos.

Tabla 4.11. Tasas relativas de crecimiento (TRC) para la longitud de láminas + vainas (verdes + secas)/cm<sup>2</sup> (cm cm<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> cm<sup>-2</sup>) en plantas de siete (2007/2008) o cinco genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 y 2008/2009. Cada valor es el promedio ± 1 error estándar de n=7. Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas (p<0,05) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

		Período 2007/2008				
		30-Sep / 25-Oct	25-Oct / 24-Nov	24-Nov / 27-Dic	27-Dic / 23-Ene	23-Ene / 29-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	0,0354 ± 0,01 c,a	-0,0099 ± 0,00 a,b	-0,0156 ± 0,01c,a	0,0062 ± 0,00 b,a	-0,0052 ± 0,01 a,a
	Defoliado	0,0308 ± 0,01c,a	-0,0721 ± 0,01 a,a	0,0273 ± 0,01 c,b	0,0105 ± 0,01 b,a	-0,0008 ± 0,00 a,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	Control	0,0331 ± 0,00 c,a	-0,0036 ± 0,01 bc,b	-0,0051 ± 0,00 bc,a	-0,0047 ± 0,00 b,a	-0,0028 ± 0,00 a,a
	Defoliado	0,0422 ± 0,01c,a	-0,0396 ± 0,01 bc,a	0,0053 ± 0,01 bc,b	0,0107 ± 0,01 b,a	-0,0923 ± 0,09 a,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	Control	0,0113 ± 0,01 ab,a	0,0078 ± 0,01 c,b	-0,0203 ± 0,01 bc,a	0,0261 ± 0,01 b,a	-0,0031 ± 0,01 a,a
	Defoliado	0,0283 ± 0,01ab,a	-0,0341 ± 0,01 c,a	0,0097 ± 0,01 bc,b	0,0094 ± 0,00 b,a	-0,0026 ± 0,00 a,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Paloma'	Control	0,0189 ± 0,00 a,a	-0,0155 ± 0,00 bc,b	-0,0029 ± 0,00 bc,a	0,0051 ± 0,01 b,a	-0,0023 ± 0,00 a,a
	Defoliado	0,0119 ± 0,01 a,a	-0,0289 ± 0,01 bc,a	0,0039 ± 0,01 bc,b	0,0114 ± 0,00 b,a	-0,0047 ± 0,00 a,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Rimrock'	Control	0,0239 ± 0,01 bc,a	-0,0100 ± 0,00 bc,b	-0,0325 ± 0,01 a,a	0,0139 ± 0,01 b,a	-0,0031 ± 0,00 a,a
	Defoliado	0,0336 ± 0,00 bc,a	-0,0526 ± 0,01bc,a	-0,0095 ± 0,01 a,b	0,0028 ± 0,01 b,a	-0,0031 ± 0,01 a,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Nezpar'	Control	0,0080 ± 0,01a,a	-0,0148 ± 0,01 bc,b	-0,0189 ± 0,01 ab,a	0,0087 ± 0,01 b,a	-0,0044 ± 0,00 a,a
	Defoliado	0,0174 ± 0,01 a,a	-0,0325 ± 0,01 bc,a	-0,0034 ± 0,01 ab,b	0,0074 ± 0,00 b,a	-0,0013 ± 0,00 a,a
<i>E. curvula</i> cv. 'Tanganyika'	Control	0,0267 ± 0,01bc,a	-0,0055 ± 0,00 ab,b	-0,0052 ± 0,00 c,a	-0,0177 ± 0,01 a,a	0,0049 ± 0,00 a,a
	Defoliado	0,0299 ± 0,00 bc,a	-0,0587 ± 0,01 ab,a	0,0126 ± 0,01 c,b	-0,0056 ± 0,01 a,a	0,0032 ± 0,00 a,a

Continuación Tabla 4.11.

		Período 2008/2009			
		17-Oct / 18-Nov	18-Nov / 17-Dic	17-Dic / 22-Ene	22-Ene / 26-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	0,0144 ± 0,00 a,a	-0,0068 ± 0,01 bc,b	-0,0146 ± 0,01 a,a	-0,1266 ± 0,08 a,a
	Defoliado	0,0052 ± 0,01 a,a	-0,0186 ± 0,01 bc,a	-0,0030 ± 0,01 a,a	0,0107 ± 0,00 a,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	Control	0,0100 ± 0,00 a,a	-0,0148 ± 0,01 a,b	-0,0046 ± 0,01 a,a	-0,0037 ± 0,00 a,a
	Defoliado	0,0140 ± 0,00 a,a	-0,0484 ± 0,01 a,a	-0,0048 ± 0,01 a,a	0,0009 ± 0,00 a,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	Control	0,0056 ± 0,01 a,a	0,0019 ± 0,00 c,b	-0,0039 ± 0,00 a,a	-0,0059 ± 0,00 a,a
	Defoliado	0,0082 ± 0,00 a,a	-0,0119 ± 0,00 c,a	-0,0152 ± 0,01 a,a	-0,0082 ± 0,01 a,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Paloma'	Control	-0,0685 ± 0,07 a,a	-0,0229 ± 0,01 ab,b	-0,0648 ± 0,06 a,a	0,0383 ± 0,07 a,a
	Defoliado	-0,0554 ± 0,07 a,a	-0,0259 ± 0,01 ab,a	0,0082 ± 0,01 a,a	-0,0554 ± 0,06 a,a
<i>E. curvula</i> cv. 'Tanganyika'	Control	-0,0069 ± 0,01 a,a	0,0030 ± 0,00 bc,b	-0,0028 ± 0,00 a,a	-0,0760 ± 0,07 a,a
	Defoliado	0,0002 ± 0,00 a,a	-0,0236 ± 0,00 bc,a	-0,0064 ± 0,00 a,a	-0,0030 ± 0,01 a,a

### Supervivencia de plantas

Al finalizar el ciclo 2007/2008, los mayores ( $p < 0,05$ ) valores de supervivencia se hallaron en plantas de los genotipos nativo y naturalizado (Fig. 4.12). Los cultivares de *L. cinereus* no se diferenciaron ( $p > 0,05$ ) de los de *A. hymenoides*, con excepción de ‘Nezpar’, que presentó el menor ( $p < 0,05$ ) porcentaje de supervivencia de los siete genotipos estudiados.

Al finalizar el ciclo 2008/2009, el genotipo nativo fue el que presentó mayores ( $p < 0,05$ ) valores de supervivencia de plantas (Fig. 4.12), seguido por el genotipo naturalizado ( $p < 0,05$ ). No se hallaron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre ambos cultivares de *L. cinereus* y ‘Paloma’, aunque este último tampoco se diferenció ( $p > 0,05$ ) de ‘Nezpar’ y ‘Rimrock’, cuyas plantas no lograron sobrevivir durante el segundo año de estudio.

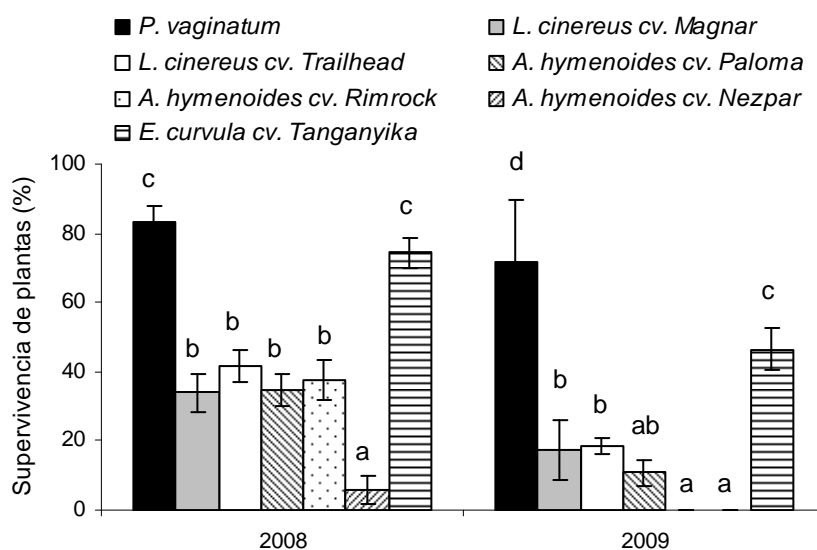


Figura 4.12. Porcentaje de supervivencia de plantas de tres genotipos al final de los ciclos de crecimiento 2007/2008 y 2008/2009. Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=14$ . Letras distintas sobre los histogramas dentro de cada año indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre los genotipos.

#### 4.1.3.3 Genotipos nativos:

##### *Fenología*

El primer año de estudio, las plantas de los cuatro genotipos se encontraron en estado vegetativo en septiembre 2007 (86,5 mm; Fig. 4.13). El mes siguiente, mientras todos los genotipos se encontraban aun en estado vegetativo, un 66,7% de las macollas muestreadas en *P. vaginatum* se hallaban ya en la fase reproductiva (7,5 mm). En noviembre (29 mm), el porcentaje de macollas en este último genotipo en la fase reproductiva superaba el 80% mientras que solo un 16,7% de las macollas de *A. spegazzinii* se hallaban en el estado de botón floral. Las macollas de los dos genotipos restantes continuaron en estado vegetativo. Durante el mes siguiente, *P. vaginatum* presentó un 16,7% de las macollas muestreadas en estado de dispersión de semillas, mientras que este estado lo alcanzó *A. spegazzinii* en el mes de enero 2008. El ciclo reproductivo de *A. subulata* se inició más tarde, en diciembre, y no se alcanzó a observar la dispersión de semillas en el transcurso del estudio; sin embargo, en este mismo mes (32,5 mm) el 16,7% de sus macollas muestreadas se hallaban muertas. Este estado lo alcanzó *A. spegazzinii* un mes después, en enero 2008 (15 mm), en un 50% de las macollas. Por su parte, *P. vaginatum* fue el último genotipo en alcanzar dicho estado, con un valor de 66,7% durante el mes de febrero 2008 (16,5 mm). En esta fecha, fue además el único genotipo cuyas macollas se hallaban aun dispersando semillas. Las macollas muestreadas en *S. cryptandrus* permanecieron en estado vegetativo durante la mayor parte del estudio, hasta enero 2008, cuando se comenzaron a observar macollas muertas.

El segundo año, el rebrote de las plantas se detectó un mes después, en octubre 2008 (23,5 mm durante septiembre-octubre; Fig. 4.13). Las pocas plantas encontradas de *S. cryptandrus* se hallaban aun en estado de dormancia o muerte, por lo que no se incluyeron en el estudio. En noviembre (6 mm), un 83,3% de macollas de *P. vaginatum* se hallaba en estado reproductivo. La dispersión comenzó en diciembre (32,5 mm) y continuó hasta febrero 2009 (enero: 26 mm, febrero: 33,5 mm). *Aristida spegazzinii* presentó un mayor porcentaje de macollas en estado reproductivo en noviembre (66,7%), en relación al mismo mes del año anterior (16,7%), alcanzando la fase de dispersión en enero 2009. Las macollas de *A. subulata* nuevamente iniciaron su ciclo reproductivo más tarde, en enero 2009, con un 66,7% de sus macollas en estado de botón floral y comienzo de inflorescencia expuesta. La mortandad de macollas en los tres genotipos se produjo en

febrero 2009, con un mayor porcentaje en *A. spegazzinii* (66,7% versus 33,3% en los otros dos genotipos).

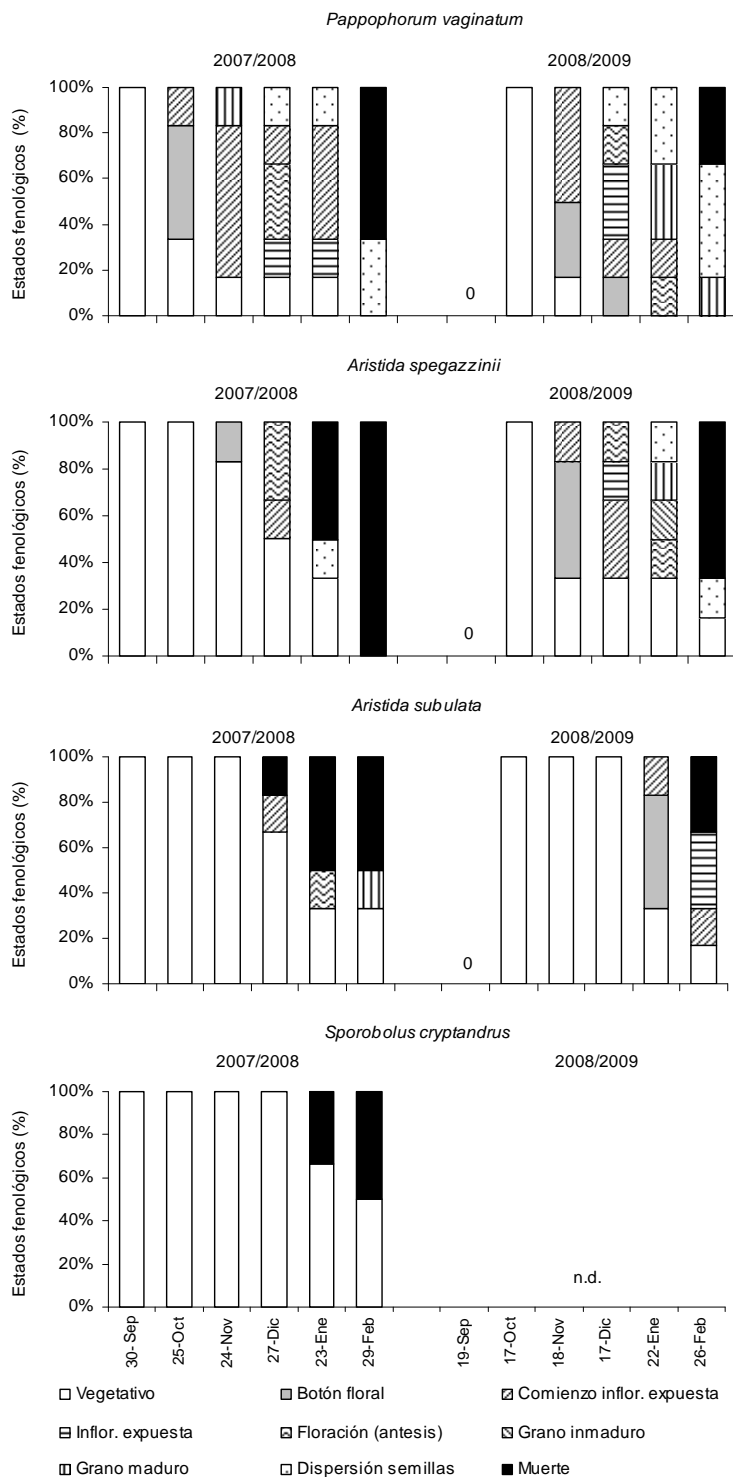


Figura 4.13. Porcentaje de los distintos estados fenológicos observados en macollas de plantas no defoliadas de cuatro genotipos, durante dos años de estudio (2007/2008 y 2008/2009). Cada histograma corresponde a una fecha de muestreo (n=6). 0: ausencia de rebrote; n.d.: no determinado.



## Componentes de la producción de área foliar

### Área basal

La variable se comportó de manera similar ( $p > 0,05$ ), en las distintas fechas muestreadas, en cada año de estudio. En 2007/2008, no se encontraron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre genotipos ni entre tratamientos (Fig. 4.14A). Durante 2008/2009, sin embargo, *A. spgazzinii* presentó mayor ( $p < 0,05$ ) área basal que los demás genotipos, en ambos tratamientos (Fig. 4.14B).

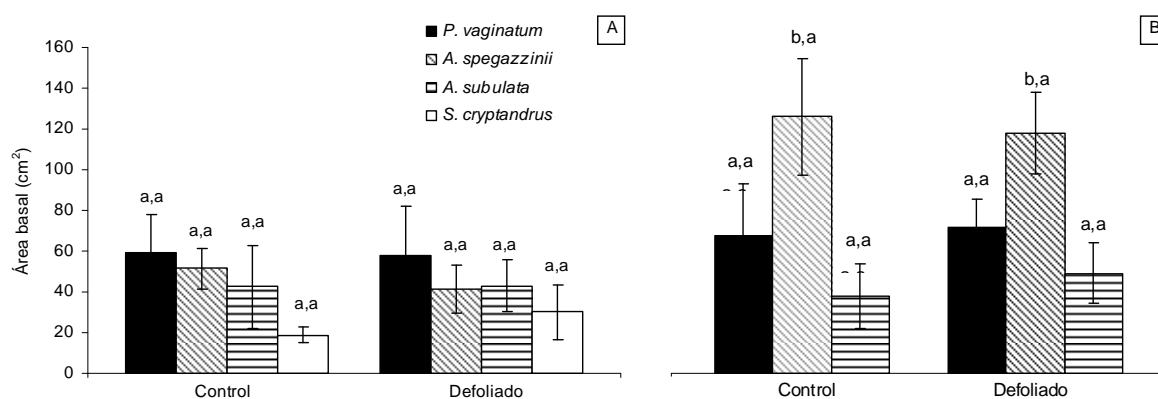


Figura 4.14. Área basal (cm<sup>2</sup>) en plantas de cuatro (2007/2008) o tres genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 (A) y 2008/2009 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=36$  (A) y  $n=30$  (B). Dentro de cada ciclo de estudio, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

### Número de macollas

Macollas/planta: esta variable presentó variación durante el período de estudio, por lo que se informan los resultados para cada fecha. No se hallaron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre tratamientos en ambos años de estudio (Tabla 4.12). Durante 2007/2008, *A. spgazzinii* presentó el mayor ( $p < 0,05$ ) número de macollas/planta. Los restantes genotipos no se diferenciaron ( $p > 0,05$ ) entre sí durante septiembre y octubre. A partir de noviembre, y hasta finalizar el estudio, *A. spgazzinii* produjo el mayor ( $p < 0,05$ ) número de macollas por

planta entre todos los genotipos; *A. subulata* produjo un número de macollas intermedio ( $p < 0,05$ ), y *P. vaginatum* y *S. cryptandrus* produjeron el menor ( $p < 0,05$ ) número de macollas.

Durante 2008/2009, el mayor ( $p < 0,05$ ) número de macollas fue producido por *A. spegazzinii* (Tabla 4.12), y *P. vaginatum* y *A. subulata* produjeron un número de macollas similar ( $p > 0,05$ ).

Macollas hijas/cm<sup>2</sup>: durante 2007/2008, las macollas progenitoras de *P. vaginatum* produjeron mayor ( $p < 0,05$ ) cantidad de macollas hijas que los demás genotipos (Fig. 4.15A), sin encontrarse diferencias ( $p > 0,05$ ) entre tratamientos.

Durante 2008/2009, no se encontraron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre genotipos ni entre tratamientos (Fig. 4.15B).

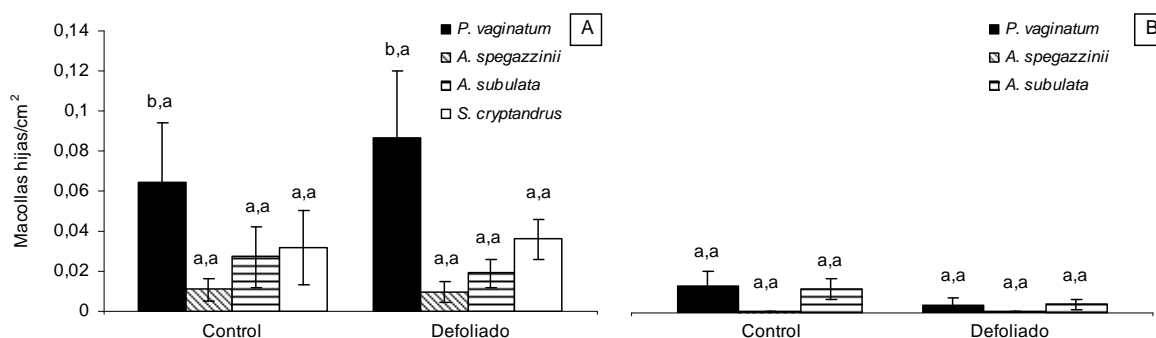


Figura 4.15. Número de macollas hijas/cm<sup>2</sup> en plantas de cuatro (2007/2008) o tres genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 (A) y 2008/2009 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=36$  (A) y  $n=30$  (B). Dentro de cada ciclo de estudio, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

Tabla 4.12. Número de macollas en plantas de cuatro (2007/2008) o tres genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 y 2008/2009. Cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=6. Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

		Período 2007/2008					
		30-Sep	25-Oct	24-Nov	27-Dic	23-Ene	29-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	44,33 $\pm$ 10,79 a,a	46,50 $\pm$ 11,94 a,a	41,17 $\pm$ 11,96 ab,a	66,33 $\pm$ 20,30 ab,a	51,83 $\pm$ 14,58 ba,a	46,83 $\pm$ 13,95 ab,a
	Defoliado	46,50 $\pm$ 11,21 a,a	54,00 $\pm$ 13,06 a,a	47,50 $\pm$ 13,98 ab,a	59,83 $\pm$ 17,33 ab,a	51,50 $\pm$ 13,09 ba,a	45,67 $\pm$ 11,23 ab,a
<i>A. spgazzinii</i>	Control	129,33 $\pm$ 25,02 b,a	137,33 $\pm$ 24,28 b,a	169,33 $\pm$ 26,51 c,a	191,33 $\pm$ 24,10 c,a	246,00 $\pm$ 37,60 c,a	246,00 $\pm$ 37,09 c,a
	Defoliado	138,00 $\pm$ 30,84 b,a	168,67 $\pm$ 38,16 b,a	138,00 $\pm$ 18,38 c,a	183,67 $\pm$ 33,78 c,a	187,67 $\pm$ 40,39 c,a	184,33 $\pm$ 43,47 c,a
<i>A. subulata</i>	Control	56,33 $\pm$ 18,34 a,a	63,00 $\pm$ 13,20 a,a	61,67 $\pm$ 14,93 b,a	83,33 $\pm$ 24,32 b,a	89,83 $\pm$ 26,25 b,a	79,67 $\pm$ 21,39 b,a
	Defoliado	58,67 $\pm$ 17,46 a,a	76,67 $\pm$ 18,82 a,a	71,17 $\pm$ 17,93 b,a	72,67 $\pm$ 12,36 b,a	84,00 $\pm$ 17,57 b,a	84,50 $\pm$ 17,27 b,a
<i>S. cryptandrus</i>	Control	29,33 $\pm$ 5,78 a,a	34,00 $\pm$ 7,54 a,a	20,00 $\pm$ 4,63 a,a	21,83 $\pm$ 3,46 a,a	20,67 $\pm$ 2,86 a,a	18,00 $\pm$ 3,49 a,a
	Defoliado	32,17 $\pm$ 9,03 a,a	29,67 $\pm$ 6,94 a,a	33,67 $\pm$ 8,35 a,a	33,50 $\pm$ 9,52 a,a	39,33 $\pm$ 17,93 a,a	36,17 $\pm$ 18,47 a,a

		Período 2008/2009				
		17-Oct	18-Nov	17-Dic	22-Ene	26-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	12,00 $\pm$ 3,36 a,a	17,67 $\pm$ 7,41 a,a	15,67 $\pm$ 5,65 a,a	15,83 $\pm$ 5,21 a,a	24,50 $\pm$ 4,46 a,a
	Defoliado	17,67 $\pm$ 1,02 a,a	22,50 $\pm$ 1,26 a,a	22,33 $\pm$ 1,93 a,a	21,83 $\pm$ 2,56 a,a	31,50 $\pm$ 4,75 a,a
<i>A. spgazzinii</i>	Control	43,17 $\pm$ 15,86 b,a	210,00 $\pm$ 59,29 b,a	189,33 $\pm$ 57,49 b,a	196,00 $\pm$ 44,91 b,a	181,33 $\pm$ 42,01 b,a
	Defoliado	42,33 $\pm$ 13,42 b,a	148,00 $\pm$ 23,82 b,a	147,33 $\pm$ 22,11 b,a	153,33 $\pm$ 23,95 b,a	136,00 $\pm$ 22,82 b,a
<i>A. subulata</i>	Control	32,17 $\pm$ 10,32 a,a	51,17 $\pm$ 19,41 a,a	50,50 $\pm$ 21,13 a,a	54,83 $\pm$ 20,56 a,a	62,00 $\pm$ 23,98 a,a
	Defoliado	28,00 $\pm$ 7,11 a,a	58,83 $\pm$ 15,28 a,a	49,67 $\pm$ 8,23 a,a	47,50 $\pm$ 15,44 a,a	66,00 $\pm$ 15,61 a,a

Macollas reproductivas/cm<sup>2</sup>: El número de macollas reproductivas fue mayor ( $p < 0,05$ ) en *P. vaginatum* que en los otros genotipos en octubre 2007 (Tabla 4.13). Esta fue la única fecha en la que se observaron estructuras reproductivas en *S. cryptandrus*, las que no alcanzaron a completar su ciclo, ya que a partir de noviembre y hasta finalizar el estudio, no volvieron a observarse. A partir de noviembre, y hasta finalizar el ciclo, no se detectaron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre los genotipos, pero sí mayores ( $p < 0,05$ ) valores en las plantas control en comparación a las defoliadas.

En el segundo año de estudio se encontraron macollas en estado reproductivo a partir de octubre 2008, pero únicamente en *A. spegazzinii*, aunque este genotipo no llegó a diferenciarse ( $p > 0,05$ ) de los restantes estudiados (Tabla 4.13). No se encontraron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre tratamientos en ninguna fecha. A partir de noviembre, y hasta enero 2009, *P. vaginatum* fue el genotipo que produjo la mayor ( $p < 0,05$ ) cantidad de estructuras reproductivas/cm<sup>2</sup> de área basal. En febrero, *A. subulata*, que inició su ciclo reproductivo un poco más tarde que los demás genotipos, produjo una cantidad similar ( $p > 0,05$ ) de estructuras reproductivas que *P. vaginatum*, cantidades que fueron mayores ( $p < 0,05$ ) a las observadas en *A. spegazzinii*.

Tabla 4.13. Número de macollas reproductivas/cm<sup>2</sup> en plantas de cuatro (2007/2008) o tres genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 y 2008/2009. Cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=6. Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas (p<0,05) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

		Período 2007/2008				
		25-Oct	24-Nov	27-Dic	23-Ene	29-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	0,25 $\pm$ 0,11 b,a	0,25 $\pm$ 0,09 a,b	0,19 $\pm$ 0,06 a,b	0,18 $\pm$ 0,06 a,b	0,18 $\pm$ 0,06 a,b
	Defoliado	0,07 $\pm$ 0,03 b,a	0,03 $\pm$ 0,01 a,a	0,02 $\pm$ 0,01 a,a	0,03 $\pm$ 0,01 a,a	0,07 $\pm$ 0,01 a,a
<i>A. spegazzinii</i>	Control	0,01 $\pm$ 0,01 a,a	0,17 $\pm$ 0,09 a,b	0,25 $\pm$ 0,15 a,b	0,27 $\pm$ 0,15 a,b	0,27 $\pm$ 0,15 a,b
	Defoliado	0,00 $\pm$ 0,00 a,a	0,11 $\pm$ 0,05 a,a	0,02 $\pm$ 0,02 a,a	0,01 $\pm$ 0,01 a,a	0,04 $\pm$ 0,01 a,a
<i>A. subulata</i>	Control	0,00 $\pm$ 0,00 a,a	0,14 $\pm$ 0,12 a,b	0,04 $\pm$ 0,02 a,b	0,08 $\pm$ 0,04 a,b	0,11 $\pm$ 0,05 a,b
	Defoliado	0,00 $\pm$ 0,00 a,a	0,00 $\pm$ 0,00 a,a	0,00 $\pm$ 0,00 a,a	0,00 $\pm$ 0,00 a,a	0,00 $\pm$ 0,00 a,a
<i>S. cryptandrus</i>	Control	0,01 $\pm$ 0,01 a,a	0,00 $\pm$ 0,00 a,b	0,00 $\pm$ 0,00 a,b	0,00 $\pm$ 0,00 a,b	0,00 $\pm$ 0,00 a,b
	Defoliado	0,02 $\pm$ 0,02 a,a	0,00 $\pm$ 0,00 a,a	0,00 $\pm$ 0,00 a,a	0,00 $\pm$ 0,00 a,a	0,00 $\pm$ 0,00 a,a

		Período 2008/2009				
		17-Oct	18-Nov	17-Dic	22-Ene	26-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	0,00 $\pm$ 0,00 a,a	0,07 $\pm$ 0,02 b,a	0,15 $\pm$ 0,06 b,a	0,19 $\pm$ 0,07 b,a	0,17 $\pm$ 0,05 b,a
	Defoliado	0,00 $\pm$ 0,00 a,a	0,03 $\pm$ 0,01 b,a	0,08 $\pm$ 0,03 b,a	0,10 $\pm$ 0,03 b,a	0,16 $\pm$ 0,05 b,a
<i>A. spegazzinii</i>	Control	0,00 $\pm$ 0,00 a,a	0,01 $\pm$ 0,01 a,a	0,01 $\pm$ 0,01 a,a	0,01 $\pm$ 0,01 a,a	0,01 $\pm$ 0,01 a,a
	Defoliado	0,02 $\pm$ 0,01 a,a	0,02 $\pm$ 0,02 a,a	0,02 $\pm$ 0,02 a,a	0,03 $\pm$ 0,01 a,a	0,05 $\pm$ 0,01 a,a
<i>A. subulata</i>	Control	0,00 $\pm$ 0,00 a,a	0,00 $\pm$ 0,00 a,a	0,00 $\pm$ 0,00 a,a	0,12 $\pm$ 0,05 a,a	0,26 $\pm$ 0,08 b,a
	Defoliado	0,00 $\pm$ 0,00 a,a	0,00 $\pm$ 0,00 a,a	0,00 $\pm$ 0,00 a,a	0,01 $\pm$ 0,01 a,a	0,14 $\pm$ 0,04 b,a

### *Crecimiento y demografía de macollas*

Altura: en septiembre de 2007, las plantas de *P. vaginatum* y ambos genotipos de *Aristida* tuvieron una mayor ( $p < 0,05$ ) altura que aquellas de *S. cryptandrus* (Tabla 4.14). Desde octubre hasta la finalización del ciclo 2007/2008, las plantas control de *P. vaginatum* fueron las que mostraron la mayor ( $p < 0,05$ ) altura entre todos los genotipos estudiados. En este mes, los demás genotipos no se diferenciaron ( $p > 0,05$ ) entre sí. A partir de noviembre (luego de la primer defoliación), y hasta finalizar el ciclo, los genotipos mostraron una respuesta distinta en cada uno de los tratamientos (interacción genotipo\*tratamiento:  $p < 0,05$ ). Dentro del tratamiento Control, los genotipos de *Aristida* superaron ( $p < 0,05$ ) a *S. cryptandrus* en noviembre y diciembre; en enero y febrero, solo *A. subulata*, entre los dos genotipos de *Aristida*, tuvo una mayor ( $p < 0,05$ ) altura que *S. cryptandrus*. Dentro del tratamiento Defoliado, nuevamente *P. vaginatum* presentó la mayor ( $p < 0,05$ ) altura, aunque *A. subulata* superó ( $p < 0,05$ ) a *A. spegazzinii* en noviembre y diciembre 2007 y febrero 2008. Excepto en *S. cryptandrus* en noviembre, y en los cuatro genotipos en septiembre y octubre ( $p > 0,05$ ), la defoliación redujo ( $p < 0,05$ ) la altura de las plantas en los cuatro genotipos entre diciembre 2007 y febrero 2008. Desde noviembre 2007 a febrero 2008, las plantas control de *A. subulata* mantuvieron una altura similar ( $p > 0,05$ ) a *A. spegazzinii*. En general, entre los cuatro genotipos estudiados, *S. cryptandrus* fue quien más a menudo tuvo una menor ( $p < 0,05$ ) altura durante el ciclo de crecimiento 2007/2008.

Al inicio del segundo año de estudio, los cuatro genotipos mostraron similar ( $p > 0,05$ ) altura (Tabla 4.14). Las plantas control tuvieron una mayor ( $p < 0,05$ ) altura que las plantas defoliadas a partir del momento de la primer defoliación, diferencia que se mantuvo hasta finalizar el estudio. A partir de noviembre, momento en que *P. vaginatum* inició su ciclo reproductivo, se observó mayor ( $p < 0,05$ ) altura en este genotipo en relación a los demás. Esta diferencia se mantuvo durante diciembre. En enero, *A. subulata*, que inició la producción de estructuras reproductivas, igualó ( $p > 0,05$ ) en altura a *P. vaginatum*, pero sin superar ( $p > 0,05$ ) a *A. spegazzinii*. La altura de *A. subulata* en febrero fue mayor ( $p < 0,05$ ) a la de los otros dos genotipos.

Tabla 4.14. Altura (cm) de plantas de cuatro (2007/2008) o tres genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 y 2008/2009. Cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=6. Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra). En las fechas que presentan interacción significativa ( $p < 0,05$ ) genotipo\*tratamiento se informan entre paréntesis diferencias entre genotipos dentro de cada tratamiento (primer letra), y entre tratamientos dentro de cada genotipo (segunda letra).

		Período 2007/2008					
		30-Sep	25-Oct	24-Nov (*)	27-Dic (*)	23-Ene (*)	29-Feb (*)
<i>P. vaginatum</i>	Control	15,33 $\pm$ 1,65 b,a	27,33 $\pm$ 3,24 b,a	31,17 $\pm$ 2,93 (c),(b)	32,83 $\pm$ 2,33 (c),(b)	32,50 $\pm$ 2,74 (c),(b)	33,50 $\pm$ 2,64 (c),(b)
	Defoliado	14,58 $\pm$ 1,76 b,a	24,42 $\pm$ 2,98 b,a	15,83 $\pm$ 1,31 (c),(a)	10,00 $\pm$ 1,06 (b),(a)	12,08 $\pm$ 0,69 (b),(a)	12,33 $\pm$ 0,91 (c),(a)
<i>A. spegazzinii</i>	Control	14,00 $\pm$ 1,67 b,a	15,00 $\pm$ 1,32 a,a	17,50 $\pm$ 1,88 (b),(b)	18,00 $\pm$ 1,57 (b),(b)	16,00 $\pm$ 1,26 (ab),(b)	15,83 $\pm$ 1,82 (ab),(b)
	Defoliado	10,98 $\pm$ 1,85 b,a	15,25 $\pm$ 1,34 a,a	7,75 $\pm$ 0,48 (a),(a)	6,83 $\pm$ 0,76 (a),(a)	7,33 $\pm$ 1,02 (a),(a)	6,17 $\pm$ 0,65 (a),(a)
<i>A. subulata</i>	Control	14,58 $\pm$ 3,31 b,a	16,58 $\pm$ 2,81 a,a	18,00 $\pm$ 2,08 (b),(b)	23,25 $\pm$ 2,40 (b),(b)	23,17 $\pm$ 4,38 (b),(b)	20,50 $\pm$ 1,26 (b),(b)
	Defoliado	13,33 $\pm$ 2,49 b,a	16,18 $\pm$ 2,42 a,a	10,50 $\pm$ 0,58 (b),(a)	9,67 $\pm$ 0,36 (b),(a)	8,78 $\pm$ 0,54 (a),(a)	9,83 $\pm$ 0,48 (b),(a)
<i>S. cryptandrus</i>	Control	7,95 $\pm$ 2,12 a,a	12,03 $\pm$ 2,28 a,a	8,42 $\pm$ 1,08 (a),(a)	10,83 $\pm$ 0,95 (a),(b)	11,45 $\pm$ 1,25 (a),(b)	11,75 $\pm$ 0,94 (a),(b)
	Defoliado	6,73 $\pm$ 2,15 a,a	11,83 $\pm$ 2,48 a,a	8,58 $\pm$ 0,51 (ab),(a)	6,88 $\pm$ 0,72 (a),(a)	7,25 $\pm$ 1,05 (a),(a)	7,17 $\pm$ 1,17 (a),(a)

(\*) En esta fecha se encontró interacción ( $p < 0,05$ ) entre genotipo y tratamiento.

Continuación Tabla 4.14.

		Período 2008/2009				
		17-Oct	18-Nov	17-Dic	22-Ene	26-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	11,50 ± 0,71 a,a	13,50 ± 0,68 b,a	15,00 ± 1,00 b,b	18,33 ± 1,44 b,b	19,33 ± 1,77 a,b
	Defoliado	10,42 ± 0,74 a,a	15,58 ± 0,90 b,a	10,25 ± 1,06 b,a	11,42 ± 0,68 b,a	10,50 ± 0,69 a,a
<i>A. spegazzinii</i>	Control	10,33 ± 0,84 a,a	10,50 ± 0,50 a,a	11,00 ± 1,26 a,b	13,58 ± 1,60 a,b	12,75 ± 1,41 a,b
	Defoliado	9,67 ± 0,80 a,a	10,17 ± 0,87 a,a	9,75 ± 0,84 a,a	8,75 ± 1,56 a,a	9,67 ± 0,79 a,a
<i>A. subulata</i>	Control	10,42 ± 1,00 a,a	11,00 ± 1,00 a,a	11,08 ± 0,92 a,b	16,25 ± 2,06 ab,b	25,17 ± 3,17 b,b
	Defoliado	9,33 ± 0,42 a,a	10,17 ± 0,70 a,a	8,58 ± 1,10 a,a	10,08 ± 1,56 ab,a	16,42 ± 1,93 b,a



Número de hojas totales (verdes + secas)/cm<sup>2</sup>: la defoliación no afectó ( $p>0,05$ ) la producción foliar en ninguna de las fechas estudiadas (Fig. 4.16A y B). Durante el primer año, *S. cryptandrus* tuvo un mayor ( $p<0,05$ ) número de hojas totales/cm<sup>2</sup> que *A. spegazzinii* (Fig. 4.16A). El segundo año de estudio, *A. subulata* produjo mayor ( $p<0,05$ ) cantidad de hojas/cm<sup>2</sup> que *A. spegazzinii* (Fig. 4.16B), sin diferenciarse ( $p>0,05$ ) de *P. vaginatum*.

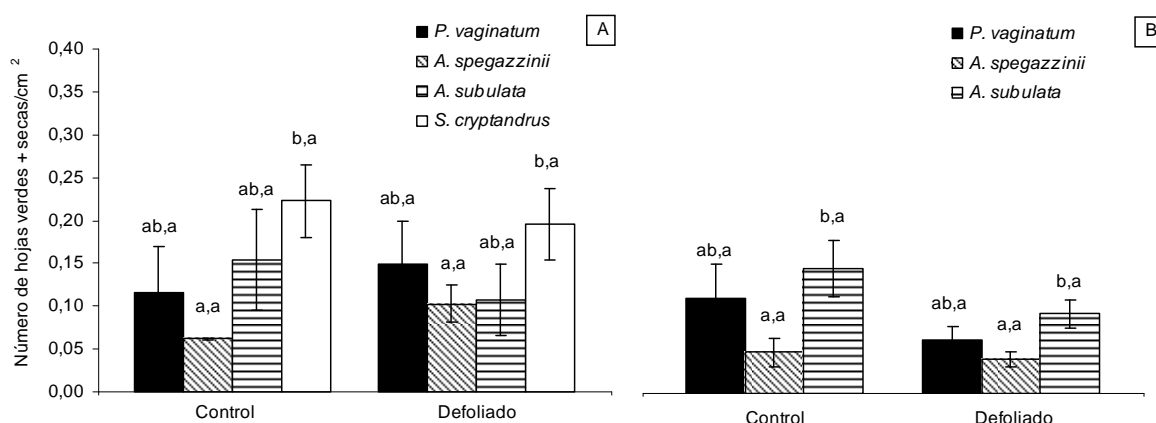


Figura 4.16. Número de hojas verdes + secas/cm<sup>2</sup> en plantas de cuatro (2007/2008) o tres genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 (A) y 2008/2009 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=36$  o  $n=30$ . Dentro de cada ciclo de estudio, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p<0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

Longitud de láminas + vainas totales (verdes + secas)/cm<sup>2</sup>: durante el primer año de estudio no hubo diferencias ( $p>0,05$ ) entre genotipos ni tratamientos (Fig. 4.17A). Al año siguiente se observaron mayores ( $p<0,05$ ) valores en plantas control en relación a plantas defoliadas (Fig. 4.17B) en todos los genotipos, y en *P. vaginatum* y *A. subulata* en relación a *A. spegazzinii*.

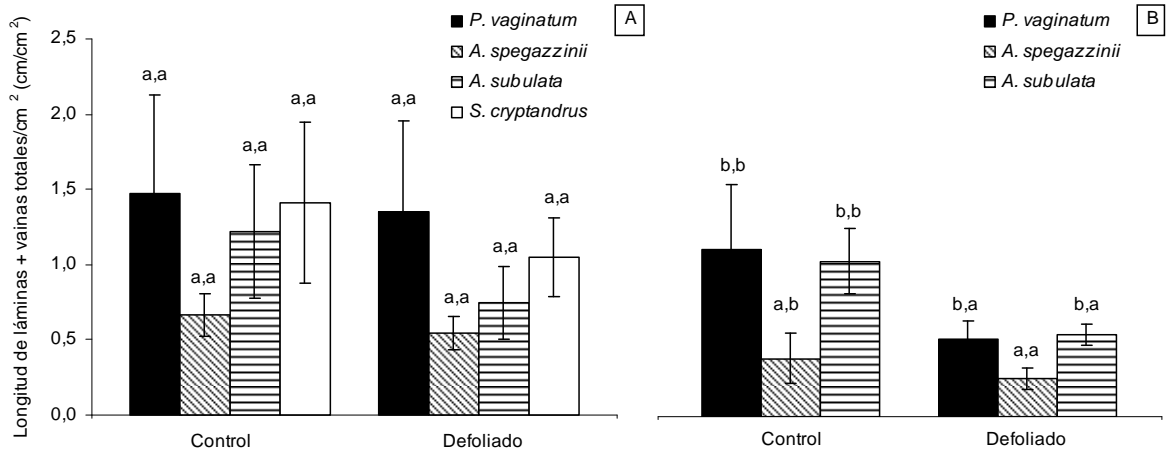


Figura 4.17. Longitud de láminas + vainas totales (verdes + secas)/cm<sup>2</sup> (cm/cm<sup>2</sup>) en plantas de cuatro (2007/2008) o tres genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 (A) y 2008/2009 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=36 (A) y n=30 (B). Dentro de cada ciclo de estudio, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

TRC para la longitud de láminas + vainas totales (verdes + secas)/cm<sup>2</sup>: no se encontraron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre genotipos ni entre tratamientos en ninguno de los dos años de estudio (Tabla 4.15).

Tabla 4.15. Tasas relativas de crecimiento (TRC) para la longitud de láminas + vainas totales (verdes + secas)/cm<sup>2</sup> (cm cm<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> cm<sup>-2</sup>) en plantas de cuatro (2007/2008) o tres genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 y 2008/2009. Cada valor es el promedio ± 1 error estándar de n=6. Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas (p<0,05) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

		Período 2007/2008				
		30-Sep / 25-Oct	25-Oct / 24-Nov	24-Nov / 27-Dic	27-Dic / 23-Ene	23-Ene / 29-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	0,0281 ± 0,02 a,a	-0,0107 ± 0,01 a,a	-0,0175 ± 0,00 a,a	-0,0125 ± 0,01 a,a	0,0023 ± 0,00 a,a
	Defoliado	-0,0022 ± 0,02 a,a	-0,0359 ± 0,02 a,a	0,0149 ± 0,02 a,a	-0,0229 ± 0,02 a,a	-0,0090 ± 0,00 a,a
<i>A. spgazzinii</i>	Control	0,0126 ± 0,01 a,a	-0,0124 ± 0,01 a,a	0,0057 ± 0,01 a,a	-0,0006 ± 0,01 a,a	-0,0088 ± 0,01 a,a
	Defoliado	0,0017 ± 0,01 a,a	-0,0175 ± 0,01 a,a	-0,0008 ± 0,01 a,a	-0,0206 ± 0,01 a,a	-0,0663 ± 0,06 a,a
<i>A. subulata</i>	Control	0,0205 ± 0,01 a,a	-0,0013 ± 0,01 a,a	0,0163 ± 0,00 a,a	-0,0059 ± 0,01 a,a	-0,0705 ± 0,07 a,a
	Defoliado	0,0300 ± 0,00 a,a	-0,0330 ± 0,01 a,a	0,0080 ± 0,01 a,a	-0,0024 ± 0,01 a,a	-0,0733 ± 0,07 a,a
<i>S. cryptandrus</i>	Control	0,0266 ± 0,01 a,a	0,0046 ± 0,01 a,a	0,0022 ± 0,01 a,a	0,0023 ± 0,00 a,a	-0,0721 ± 0,07 a,a
	Defoliado	0,0130 ± 0,00 a,a	0,0067 ± 0,01 a,a	-0,0082 ± 0,00 a,a	0,0029 ± 0,01 a,a	0,0020 ± 0,00 a,a

		Período 2008/2009			
		17-Oct / 18-Nov	18-Nov / 17-Dic	17-Dic / 22-Ene	22-Ene / 26-Feb
<i>P. vaginatum</i>	Control	-0,0017 ± 0,00 a,a	0,0044 ± 0,00 a,a	-0,0031 ± 0,00 a,a	-0,0067 ± 0,01 a,a
	Defoliado	0,0063 ± 0,00 a,a	-0,0272 ± 0,01 a,a	0,0051 ± 0,01 a,a	0,0063 ± 0,01 a,a
<i>A. spgazzinii</i>	Control	0,0038 ± 0,00 a,a	-0,0082 ± 0,00 a,a	-0,0018 ± 0,00 a,a	-0,0068 ± 0,01 a,a
	Defoliado	0,0065 ± 0,00 a,a	-0,0113 ± 0,00 a,a	-0,0033 ± 0,01 a,a	0,0027 ± 0,00 a,a
<i>A. subulata</i>	Control	0,0074 ± 0,00 a,a	0,0055 ± 0,01 a,a	0,0063 ± 0,01 a,a	-0,0065 ± 0,01 a,a
	Defoliado	0,0663 ± 0,07 a,a	0,0022 ± 0,00 a,a	-0,0138 ± 0,01 a,a	0,0015 ± 0,01 a,a

#### 4.1.4 Discusión:

En los ecosistemas áridos y semiáridos, cuya dinámica es mayormente impulsada por la disponibilidad hídrica, el crecimiento de las plantas y su desarrollo fenológico, son controlados por las precipitaciones y el grado de estrés hídrico al que se hallan sometidas (Beatley, 1974; Kemp, 1983; Sharifi *et al.*, 1988, Bertiller *et al.*, 1991, Yuan *et al.*, 2007). El estrés hídrico ha producido un adelanto de las fases fenológicas en muchas especies de herbáceas (Fresnillo Fedorenko *et al.*, 1996; Giorgetti *et al.*, 2000b). En este estudio, la disminución en las precipitaciones en el transcurso de los tres años de estudio, puede haber causado el adelanto en las fases reproductivas que se observó en la mayoría de los genotipos. A pesar que el rebrote de todos los genotipos se retrasó un mes en 2008, en comparación con el año anterior, la mayoría de ellos logró iniciar y completar su ciclo reproductivo en un lapso menor de tiempo, aun con escasez hídrica.

El único genotipo que no alcanzó la fase reproductiva fue *L. cinereus*. Otros estudios han informado una prolongación del período vegetativo en los cultivares de este genotipo, retrasando de esta manera los demás eventos fenológicos (Krall *et al.*, 1971; Busso *et al.*, 2004c). Este hecho se debería a que las plantas de *L. cinereus* requieren entre 2 y 5 años para establecerse por completo (Ogle *et al.*, 2002) y no producen inflorescencias hasta alcanzar una altura de al menos 90 cm (Stroh, 1971; Perry y Chapman, 1974). Este genotipo logra establecerse bien a partir de semillas, pero su crecimiento es lento (Cash *et al.*, 1998). A pesar que los tallos reproductivos pueden constituir hasta el 90% de las macollas en plantas maduras de *L. cinereus* (Krall *et al.*, 1971), su forma predominante de regeneración es la vegetativa (Young y Evans, 1981; Fisher *et al.*, 1987).

Estudios fenológicos realizados sobre *A. hymenoides* en Estados Unidos coinciden mayormente con los resultados observados en este trabajo. El crecimiento se inicia en primavera y la floración es temprana (antes de la sequía de verano), con una producción muy prolífica de semillas (Everett *et al.*, 1980; Jones, 1990). De los tres cultivares estudiados, 'Paloma' alcanzó la fase reproductiva más temprano durante el ciclo de crecimiento y mostró la mayor producción de semillas. Estos resultados son similares a los informados por Busso *et al.*, (2004c) en estos genotipos. En los tres cultivares se

encontraron panojas con distinto grado de madurez en una misma planta, en coincidencia con lo informado por Whalley *et al.* (1990).

La sincronización de las fases reproductivas con las precipitaciones de primavera (Ackerman *et al.*, 1980) y el adelanto de la floración bajo menor disponibilidad hídrica (Pearson, 1979) en *A. hymenoides*, fueron confirmados en este estudio. La senescencia de las plantas y su ingreso al estado de dormancia ocurre a mediados de verano en Estados Unidos (Blaisdell, 1958). Sin embargo, bajo las condiciones locales, 'Nezpar' y 'Rimrock' adelantaron su senescencia, presentando bases de tallos dormantes o macollas muertas a principios de verano en 2007. Constable y Hearn (1978) y Bittman *et al.* (1988) sugirieron que la senescencia prematura de los tejidos vegetales puede ser una respuesta adaptativa que tendería a conservar agua o nutrientes cuando la disponibilidad de estos recursos en el suelo es reducida. Sin embargo, en la mayoría de las plantas de estos dos cultivares no se volvió a registrar rebrote en el siguiente año de estudio, por lo que debieron eliminarse del mismo.

El desarrollo y floración del pasto llorón puede variar según las condiciones ambientales locales. En la región semiárida templada de Argentina, el crecimiento aéreo del pasto llorón se inicia a principios de septiembre y concluye a fines de abril o principios de mayo; el estado reproductivo comienza a fines de octubre, y la floración se produce en noviembre (Montani y Fernández, 1991). En Estados Unidos se ha observado un adelanto en el inicio del ciclo de crecimiento en comparación con la mayoría de las gramíneas nativas, y una floración prolongada hasta mediados de otoño (Dalrymple, 1976; Cox y Martin, 1984). En este estudio, el inicio del ciclo reproductivo, en ambos años, se registró a partir de noviembre (más tarde que en el resto de los genotipos investigados). Sin embargo, durante el período 2008/2009, que se caracterizó por una escasez hídrica extrema, se produjo un adelanto en el porcentaje de macollas que se hallaban en el estado reproductivo. Este genotipo produjo semillas a partir del primer año de implantación, observándose un ciclo reproductivo por año, similarmente a lo informado por otros autores (Shoop y McIlvain, 1970).

En los genotipos nativos es común encontrar estrategias reproductivas que les permitan sobrevivir en zonas áridas y semiáridas debido a la fuerte influencia de las precipitaciones sobre la fenología en estos ambientes (Beatley, 1974). Un ejemplo de esto

lo constituye *P. vaginatum* que mostró un adelanto de las fases reproductivas a medida que el estrés hídrico se fue acentuando, en los tres años de estudio. El conocimiento del avance de los estadios fenológicos durante períodos secos en los genotipos nativos es importante para ajustar el manejo del pastoreo de forma de favorecer la resiembra natural. Giorgetti *et al.* (2000b) observaron que un período más seco adelantó la elongación de los tallos y la fructificación en *P. vaginatum* y la dispersión de semillas en este genotipo y en *S. cryptandrus*. Resultados similares fueron informados por Busso y Richards (1995) en *Agropyron desertorum* y *Pseudoroegneria spicata*. Otros estudios, sin embargo, informaron que el déficit hídrico retrasó la floración en otros genotipos perennes (Jones, 1992).

Las macollas muestreadas de *S. cryptandrus* no alcanzaron la fase reproductiva durante 2007/2008, observándose una temprana mortalidad de las mismas o dormancia de las plantas. Más aun, no se observó rebrote en las plantas encontradas durante 2008/2009, por lo que hubo que descartar dicho genotipo del estudio. Cano (1988) y Giorgetti *et al.* (2000b) informaron que aunque los genotipos nativos se clasifican como primavero-estivales, éstos pueden permanecer en estado vegetativo durante estos períodos si las condiciones no son adecuadas para su crecimiento. La dormancia pareciera ser un mecanismo que le permite a las plantas enfrentar la sequía estacional y los extensos déficits hídricos de las regiones semiáridas. Como tal, reduce la exposición de las hojas a la pérdida de agua y a la ganancia de calor durante los períodos de estrés hídrico (Brown, 1995). Otros autores han informado una alta dependencia de una adecuada disponibilidad hídrica para el desarrollo de las plantas de *S. cryptandrus* (Canfield, 1948; Quinn y Ward, 1969; Kemp, 1983), así como la presencia de dormancia inducida por períodos de sequía (Canfield, 1948).

El inicio de las fases fenológicas registradas en los genotipos de *Aristida* coincidió en general con lo informado por Cano (1988). *Aristida spgazzinii* presentó un adelanto en su fase reproductiva en respuesta a una primavera más seca en 2008, mientras que *A. subulata* fue el único genotipo que retrasó su ciclo en dicho año. Giorgetti *et al.* (2000b) informaron un adelanto en la dispersión de semillas de *Aristida pallens* durante años más secos en el mismo sitio de estudio. Este hecho no fue observado en el presente estudio en los genotipos de *Aristida*.

Considerando todos los genotipos estudiados, *P. vaginatum* fue el que registró la fase de dispersión de semillas más prolongada, en los tres años de estudio. Dicha dispersión es favorecida por los disemínulos livianos y pilosos en este genotipo (Cano, 1988), y los fuertes vientos que a menudo se registran durante la primavera y verano en el sitio de estudio. Es posible que estas condiciones bióticas y abióticas contribuyan a una mayor oportunidad para la germinación y establecimiento de plántulas en este genotipo, en una época (diciembre-febrero) en que las lluvias representan más del 25,7% del total anual a largo plazo (1981/2009: 412,95 mm). Estas características le otorgarían muy probablemente a este genotipo una ventaja competitiva sobre los demás genotipos considerados en este estudio. Esto contribuiría a explicar, al menos en parte, la abundancia de *P. vaginatum* en los pastizales del sudoeste bonaerense durante la época primavero-estival (Giorgetti *et al.*, 1999, 2000a, c). Aun así, la plasticidad temporal observada en la fenología de los demás genotipos nativos sugiere que éstos se hayan bien adaptados a la variación intra e interanual de las precipitaciones que ocurren normalmente en el Monte, aunque presenten distintas estrategias de supervivencia.

Los componentes de producción de área foliar mostraron marcadas diferencias entre los genotipos. En primer lugar se hará referencia a los resultados obtenidos en los estudios realizados en las parcelas mono-específicas del Sitio 1, que involucran a los genotipos nativo, naturalizado y a los cinco cultivares introducidos. En este caso las plantas del genotipo nativo *P. vaginatum*, en general, tuvieron un mayor tamaño y producción de macollas que los cultivares introducidos, especialmente con respecto a *L. cinereus*. La mayor producción de macollas hijas en el genotipo nativo contribuye a explicar estos resultados. *P. vaginatum* sólo se vio afectado por la defoliación en uno de los años de estudio, lo que condujo a su vez a una reducción en el área basal de sus plantas. Solo 'Paloma' logró igualar o superar al genotipo nativo en producción de macollas, aunque no en área basal debido al escaso grosor de sus tallos. El pasto llorón exhibió plantas de un tamaño muy superior a los demás genotipos, además de presentar un número importante de macollas. Este genotipo tiene la capacidad de formar matas densas debido a que las macollas vegetativas se multiplican rápidamente durante la estación de crecimiento pudiendo originarse varios cientos de ellas en el primer año de implantación bajo condiciones ambientales favorables (Montani y Fernández, 1991). En este trabajo, el pasto llorón produjo un rápido incremento en la producción de macollas vegetativas desde el comienzo del estudio, y durante el primer año de observación, no se registraron efectos

negativos de la defoliación sobre su macollaje. Por el contrario, las plantas de este genotipo, al igual que las del cultivar 'Rimrock', se vieron beneficiadas por la defoliación durante el primer año. Es común que las plantas de pasto llorón experimenten la muerte de los tallos centrales debido a la acumulación de material muerto en el centro de la planta (Dahl y Cotter, 1984; Wan y Sosebee, 2000). Algunos autores (Briske y Anderson, 1990; Wan y Sosebee, 1998) han mencionado un mayor ingreso de radiación lumínica en la periferia de las plantas que en el centro, donde existe un mayor sombreado. Por lo tanto, la remoción de macollas por la defoliación pudo haber reducido el sombreado, incrementando la calidad y cantidad de radiación que alcanzó el centro de la corona de las plantas. Este efecto positivo de la defoliación sobre este genotipo sólo se observó durante el primer año de estudio. Cabe aclarar que las plantas defoliadas ubicadas en el Sitio 1, a diferencia de los genotipos nativos del Sitio 2, fueron expuestas a dos años sucesivos de cortes. El efecto acumulativo de dos años de defoliación resultó perjudicial sobre el macollaje en todos los genotipos durante el segundo año de estudio en las plantas ubicadas en el Sitio 1. Aunque la defoliación puede permitir una mayor penetración de luz al interior de la planta, una defoliación severa, como la aplicada durante los dos años consecutivos, muy posiblemente tuvo efectos adversos sobre el macollaje (Belsky, 1986; Busso *et al.*, 1989; Briske y Richards, 1995). La defoliación ha ocasionado efectos inhibitorios sobre la activación y viabilidad de las yemas axilares (Busso *et al.*, 1989; Painter *et al.*, 1993; Newton y Hay, 1996), una reducción en la disponibilidad de reservas de las plantas que permiten el rebrote inicial luego de ocasionado el disturbio (Busso *et al.*, 1990; Orodho y Trlica, 1990; Heady y Child, 1994), y una menor supervivencia de las macollas ya existentes (Olson y Richards, 1988b).

La defoliación produjo ausencia de efectos o una reducción en la producción de estructuras reproductivas en los genotipos, con una mayor producción de inflorescencias en el genotipo nativo y en el cultivar 'Paloma'. Este último, al igual que los dos cultivares restantes de *A. hymenoides* mostraron una producción temprana de estructuras reproductivas, en comparación con los demás genotipos, y en particular con el genotipo nativo durante el primer año. Similares observaciones se han hecho sobre el precoz desarrollo reproductivo de *A. hymenoides* en Estados Unidos, en comparación a otras especies nativas acompañantes (Blaisdell, 1958). *Pappophorum vaginatum*, a pesar de iniciar su ciclo reproductivo más tarde, logró alcanzar, y en algunos casos superar, a los cultivares introducidos en producción de macollas reproductivas por unidad de área basal.



La reducción registrada en el número de estructuras reproductivas por efecto de la defoliación también ha sido observada por otros autores en gramíneas perennes (Butler y Briske, 1988; N'Guessan, 2007). Este efecto podría deberse a una mayor demanda de asimilados hacia la parte vegetativa, que debe reponerse de la defoliación, con la consecuente disminución en la asignación de carbono y nutrientes hacia la parte reproductiva (Culvenor, 1993). El crecimiento vegetativo es la forma predominante de reproducción en los pastizales semiáridos (Belsky, 1992; Briske y Richards, 1995) y el establecimiento de nuevas plantas por reproducción sexual ocurre en forma esporádica (Wilson y Briske, 1979; Briske y Richards, 1995). Sin embargo, esta última es necesaria para el mantenimiento de la diversidad genética de las poblaciones. Esta diversidad le permite a las especies adaptarse a los ambientes particulares en donde se encuentran, y superar cambios a grandes escalas (Briske y Richards, 1995). Durante el ciclo de crecimiento 2008/2009, se observó una marcada reducción en las estructuras reproductivas producidas, aun en plantas no defoliadas. Este año, se caracterizó por una sequía inusual que causó una reducción general en los componentes de crecimiento aéreo en todos los genotipos. El efecto de la sequía en reducir la biomasa de los distintos órganos de la parte aérea de la planta es bien conocido (Brown, 1995).

La altura alcanzada por las plantas se vio reducida por la defoliación, en todos los genotipos. El pasto llorón fue el que mantuvo mayores alturas, aunque en algunas fechas fue igualado por 'Nezpar', 'Rimrock' y 'Magnar', en ambos tratamientos. El genotipo nativo superó en algunas fechas a los cultivares de *L. cinereus*, pero este hecho se debió a la incorporación de las inflorescencias en las mediciones de altura de la planta. La disminución en la altura de plantas en respuesta a la defoliación ha sido observada en otras especies de gramíneas perennes (Sims *et al.*, 1970; Busso y Richards, 1995; Fahnestock y Detling, 2000; N'Guessan, 2007). Además, la defoliación por pastoreo y por corte puede cambiar la disposición del follaje, tallos y estructuras reproductivas, de más altos y con un arreglo más abierto, a más bajos, compactos y con una posición más postrada (Painter *et al.*, 1993; Heady y Child, 1994). Tal fue el caso de las plantas de pasto llorón, que al finalizar el estudio, y luego de dos años de defoliación más sequía, presentaron mayor cantidad de macollas en la periferia que en el centro de la corona, y con una disposición más horizontal de las mismas.

El número de hojas solo se vio reducido por la defoliación durante el ciclo 2008/2009, luego que las plantas sufrieran dos años consecutivos de tratamiento en coincidencia con un año de extrema sequía. Esto sugiere que las plantas defoliadas, en general, pudieron recuperarse del disturbio en 2006/2007 y 2007/2008, y aunque no lograron superar a las plantas control, lograron igualarlas en producción foliar, aun luego de dos eventos de defoliación al año. Cuando los tejidos de la parte aérea son removidos, el reestablecimiento de la misma se produce en primera instancia a través de los meristemas intercalares, seguido por los apicales, y de manera más lenta, a partir de la activación de las yemas axilares (Hyder, 1972; Briske, 1986). La permanencia de una alta proporción de meristemas apicales foliares en las plantas luego de las defoliaciones tempranas y a mediados de la estación de crecimiento (ver altura de los meristemas apicales al momento de la defoliación en Capítulo 3), permitió a las plantas recuperar las láminas perdidas. Richards y Caldwell (1985) informaron que el número de meristemas en crecimiento activo y la cantidad de área fotosintética residual serían más importantes que la disponibilidad de reservas en limitar la tasa de rebrote o la producción en plantas defoliadas. Además cambios en las condiciones ambientales, especialmente a nivel de los meristemas apicales, pueden favorecer el crecimiento foliar en plantas defoliadas (Anslow, 1966). Una rápida reposición foliar luego de una defoliación es crítica para explicar la tolerancia al pastoreo en varias especies de gramíneas perennes (Caldwell *et al.*, 1981; Briske y Richards, 1995). Además, una mayor asignación de fotoasimilados a la producción de nuevas hojas, en lugar de destinarlos a generar estructuras de soporte también se ha asociado a la tolerancia de las plantas a la defoliación (Mooney, 1972; Detling *et al.*, 1980).

Comparando los genotipos, se vio una mayor producción de hojas por unidad de área basal en los cultivares introducidos 'Nezpar', 'Trailhead' y 'Magnar' que en los genotipos nativo y naturalizado, tanto en plantas control como defoliadas. Este resultado es una importante característica morfológica a considerar en la introducción de genotipos en el área de estudio. Aun cuando se ha informado que las plantas de *L. cinereus* rara vez producen hojas cerca de la superficie del suelo una vez que son cortadas, posiblemente debido a una inactivación del meristema foliar (Perry y Chapman 1974, 1975), esto no se observó en este estudio.

Durante el período 2006/2007, caracterizado por una disponibilidad hídrica ligeramente superior al promedio anual, las láminas y vainas de plantas defoliadas pudieron igualar en longitud a las plantas control. Esto indica que las plantas defoliadas tuvieron que crecer más rápido que las no defoliadas a fin de igualar su longitud foliar al cabo de la estación de crecimiento. La longitud foliar al término del ciclo 2008/2009 también fue similar en plantas defoliadas y no defoliadas, aunque en este ciclo también se observó una reducción general de la longitud foliar en las plantas control, posiblemente por el marcado estrés hídrico. Otros autores han informado reducciones en la longitud de láminas foliares y vainas luego de defoliaciones severas, en distintas especies de gramíneas perennes (Albertson *et al.*, 1953; Davidson y Milthorpe, 1966; Davies, 1988). Disminuciones en el tamaño de hojas y de macollas han sido identificadas como mecanismos de evitación que permiten reducir la probabilidad o la severidad de nuevos eventos de defoliación (Verkaar, 1988; Cullen *et al.*, 2006). Hazard *et al.* (2001) demostraron que cultivares de *Lolium perenne* con altas características de crecimiento foliar (aparición y tamaño) presentaban mayor mortalidad bajo defoliación severa. Los incrementos en crecimiento que permitieron igualar la longitud foliar total al término de cada ciclo de estudio en las plantas defoliadas y no defoliadas, y la ausencia de reducción en el número de hojas como resultado de dicho disturbio, podrían contribuir a conferir cierta tolerancia a la defoliación en los genotipos estudiados.

Una respuesta comúnmente observada en plantas defoliadas que afecta la tasa de recuperación de la capacidad fotosintética es el aumento en la tasa de crecimiento de hojas y tallos (Briske y Richards, 1995). En general se observó una mayor TRC en plantas control luego de la primer defoliación en 2006/2007, 2007/2008 y 2008/2009, y en plantas defoliadas luego de la segunda defoliación en 2006/2007 y 2007/2008, en los genotipos nativo, naturalizado e introducidos. Incrementos en las TRC luego de la defoliación en otras gramíneas han sido atribuidos al desarrollo de una fotosíntesis compensatoria en láminas, tallos y vainas (Nowak y Caldwell, 1984), aumentos en la longevidad de los tejidos (McNaughton, 1983; Weiss y Piper, 1992; Asghar y Ingram, 1993) o a un incremento en el estado hídrico de las plantas defoliadas (Hodgkinson, 1976; Wolf y Parrish, 1982; Toft *et al.*, 1987). Este incremento en las TRC, sin embargo no fue suficiente para que las plantas defoliadas superaran a los controles en longitud foliar. El único momento en que no se observó incrementos en las TRC en plantas defoliadas de los genotipos del Sitio 1 fue durante 2008/2009.

La defoliación produjo menos efectos negativos sobre los componentes de crecimiento aéreo en los genotipos nativos del Sitio 2 que en aquellos del Sitio 1. Solo se observó una reducción en la producción de estructuras reproductivas durante el primer año, en la altura de plantas en ambos años y en la longitud de láminas + vainas, el segundo año, como resultado de la defoliación, en los cuatro genotipos estudiados. *Aristida spgazzinii* se caracterizó por presentar un área basal similar o mayor que el resto de los genotipos, con una mayor producción de macollas por planta. *Pappophorum vaginatum* por su parte, superó o igualó a los demás genotipos en producción de macollas hijas, estructuras reproductivas, altura de plantas y longitud foliar. *Sporobolus cryptandrus* superó a los demás genotipos en producción de hojas por unidad de área basal, sin embargo sus plantas en general presentaron un reducido tamaño y vigor. Además, prácticamente no produjo estructuras reproductivas y no presentó actividad durante el año 2008/2009, posiblemente debido a las escasas precipitaciones que pueden no haber sido suficientes para estimular su rebrote. Sin embargo, sus plantas probablemente no se encontrarían muertas, sino en un estado de dormancia inducida. En los pastizales naturales, la mortalidad natural de las gramíneas perennes es poco frecuente (Wright y van Dyne, 1976; Loucks *et al.*, 1985). Durante este año, la escasez hídrica también redujo la producción de inflorescencias en *P. vaginatum* y en ambos genotipos de *Aristida*. Una reducción en el esfuerzo reproductivo ante eventos de defoliación y/o de estrés hídrico prolongados, podría eventualmente afectar la persistencia de estos genotipos en los pastizales naturales. Luego de las defoliaciones, no se observaron incrementos en las TRC en ninguno de los tratamientos, ni tampoco diferencias entre los genotipos. En algunas fechas, los valores para las TRC en plantas defoliadas fueron ligeramente superiores a los de las plantas control; sin embargo, estas diferencias no llegaron a ser estadísticamente significativas. Aun así, las plantas defoliadas lograron igualar a las plantas control en longitud foliar por unidad de área basal, durante el primer año, y en cantidad de macollas progenitoras por planta e hijas y número de hojas por unidad de área basal, en ambos años. Según Hilbert *et al.* (1981), las especies con crecimiento lento pueden requerir sólo un leve incremento en sus tasas de crecimiento para reemplazar el material aéreo perdido. Esto indicaría que estas especies estarían muy probablemente adaptadas a la presión de pastoreo a la cual se ven sometidas continuamente. Las especies con una larga historia de herbivoría parecen haber desarrollado cierta tolerancia a través del desarrollo evolutivo de adaptaciones fisiológicas y morfológicas (Heady y Child, 1994).

El adelanto de las fases reproductivas observado en *P. vaginatum*, junto con una alta producción de macollas reproductivas, aún bajo pastoreo, y un período más prolongado que los otros genotipos en la fase de dispersión de semillas, sugieren que la reproducción sexual en este genotipo podría tener una gran importancia en determinar su distribución y abundancia en los pastizales naturales. Es crítico que futuras investigaciones se enfoquen en dilucidar este interrogante.

El segundo año de investigación en cada uno de los tres estudios realizados siempre estuvo caracterizado por una menor disponibilidad hídrica que el año precedente. Esto condicionó en parte la respuesta de las plantas a la defoliación y dificultó la interpretación clara de los resultados. La formación de macollas y el crecimiento son muy sensibles a la sequía. El estrés hídrico, por ejemplo, puede prevenir el crecimiento de las yemas (Busso *et al.*, 1989) y reducir el área de superficie foliar (Bittman y Simpson, 1987). Esto puede estar asociado con una disminución de la iniciación foliar (Norris, 1982), aumento de la tasa de muerte foliar (Karamanos, 1978), reducción de la altura de la planta (Turner *et al.*, 1986), menor número y tamaño de las hojas individuales (McCree y Davis, 1974; Turner y Begg, 1978; Busso y Richards, 1995) y/o una reducción de la longevidad de las macollas (Caldwell *et al.*, 1981). Cuando la defoliación ocurre bajo condiciones de estrés hídrico, que es el caso usual en los pastizales semiáridos (Ludlow, 1986), la recuperación de la planta puede verse severamente limitada. En este caso los genotipos que mostraron mayor performance bajo condiciones de estrés hídrico y defoliación fueron *P. vaginatum*, pasto llorón y los cultivares de *L. cinereus*. Láminas de plantas de ‘Trailhead’ que crecieron en el sitio de estudio mostraron, por ejemplo, ajuste osmótico (Torres *et al.*, 2010). Este mecanismo fisiológico le permite a las plantas mantener su crecimiento aun bajo condiciones de estrés hídrico severo (Hsiao *et al.*, 1976; Turner, 1979). ‘Nezpar’ mostró una producción foliar importante, pero no sobrevivió más allá del primer año de estudio, al igual que ‘Rimrock’.

El genotipo nativo mostró mayor supervivencia que los genotipos introducidos. Similares resultados han sido informados para otras especies del género (Cavagnaro y Dalmaso, 1983; Privitello *et al.*, 1998) en condiciones de pastoreo. Los valores de supervivencia observados para los cultivares introducidos de *A. hymenoides* y *L. cinereus*, al cabo de dos años de su establecimiento, son menores a los informados por otros autores, en plantas que crecieron bajo condiciones de campo o de invernáculo (Fisher *et al.*, 1987;

Marty, 2001; Tilley, 2005). El pasto llorón presentó un buen establecimiento durante el primer año aunque el mismo se redujo al finalizar el segundo período de crecimiento. Como ya se mencionó, el régimen climático de áreas semiáridas tiene influencia sobre las poblaciones vegetales, no solo debido a que la precipitación es baja, sino también a que su distribución es frecuentemente impredecible (MacMahon, 1980). El establecimiento de las plantas a menudo se relaciona con períodos de precipitaciones usualmente altas durante ciertas temporadas, mientras que la mortalidad está correlacionada con períodos prolongados de bajas precipitaciones (Goldberg y Turner, 1986; Turner, 1990). Algunas plantas de los cultivares de *L. cinereus*, a pesar de haber sido consideradas muertas luego de un largo período de inactividad en este estudio, volvieron a rebrotar inmediatamente después de registrarse un evento de precipitación. Las gramíneas pueden permanecer en un estado cercano a la dormancia con unas pocas macollas activas, o en una dormancia profunda, en forma de rizomas o coronas, hasta que las condiciones locales se modifiquen (Painter *et al.*, 1993). Este mecanismo puede ser inducido por la defoliación, la sequía o ambos, y protege a las plantas maduras de las condiciones ambientales que podrían reducir su supervivencia (Caswell, 1983). Los órganos dormantes (estolones, rizomas) pueden sobrevivir por largos períodos (Van Andel y Ernst, 1985), aunque es discutida la longevidad de las yemas axilares en la corona de las gramíneas perennes (Briske y Richards, 1995).

Los resultados de este capítulo indican que los genotipos introducidos tuvieron características morfológicas asociadas a la producción de área foliar más favorables que el genotipo nativo. Sin embargo, el establecimiento de plántulas extremadamente bajo en los genotipos introducidos con respecto al nativo limitaría actualmente el fomentar la introducción de los genotipos estudiados. Futuras investigaciones deberían enfocarse en mejorar el establecimiento de plántulas en los genotipos introducidos.

## 4.2 Proliferación de raíces:

### 4.2.1 Introducción:

La competencia subterránea es la principal forma de competencia en los ambientes áridos y semiáridos (Fowler, 1986). La ocupación de espacio en el suelo, de importancia primaria en la competencia subterránea, depende de las características radicales, tales como la longitud y la biomasa (Casper y Jackson, 1997). Es bien conocida la existencia de una heterogeneidad natural en los suelos. En cortas distancias, un suelo puede variar considerablemente en la disponibilidad de agua y nutrientes, en la impedancia física, concentración de iones tóxicos y otros factores que afectan el crecimiento y supervivencia de las plantas (Fitter, 1976). La proliferación radical hacia pequeños volúmenes de suelo con características químicas y físicas favorables ha sido demostrada para varias especies (Fitter y Hay, 1981; Wang *et al.*, 1986; Eissenstat y Caldwell, 1988). Estas respuestas son consideradas generalmente mecanismos que les permiten a las plantas explorar más eficientemente el ambiente del suelo (St. John *et al.*, 1983).

La existencia de micrositios favorables en el suelo, libres de raíces, constituyen importantes áreas de competencia subterránea. La rápida proliferación radical hacia esas zonas del suelo puede ser un aspecto importante en determinar la capacidad competitiva o la tolerancia a la defoliación de un genotipo dado (Crick y Grime, 1987; Runkle y Yetter, 1987; Eissenstat y Caldwell, 1989; Caldwell *et al.*, 1991a, b).

Se ha informado que algunas gramíneas perennes tolerantes a la defoliación asignan preferentemente el carbono asimilado hacia las partes aéreas a fin de reestablecer el área fotosintética, a expensas del crecimiento radical (Richards, 1984; Briske y Richards, 1995). Sin embargo, el mantenimiento del crecimiento radical luego de la defoliación también ha sido reportado para especies tolerantes (Hodgkinson *et al.*, 1989). La continua exploración de los recursos del suelo en las regiones semiáridas es un importante determinante del rebrote luego de la remoción del material fotosintético (Caldwell y Richards, 1986). Las diferencias en la partición de carbono hacia los órganos aéreos o subterráneos luego de una defoliación podrían ayudar a explicar las diferentes respuestas de las especies (Chapin y Slack, 1979; Caldwell *et al.*, 1981; Richards, 1984). Además, el momento y las condiciones bajo las cuales ocurre la defoliación pueden regular la magnitud de la partición

de carbono entre los destinos aéreos y subterráneos en cualquier especie (Dunn y Frommelt, 1998).

Saint Pierre *et al.* (2002), trabajando con gramíneas perennes, observaron una mayor proliferación radical en plantas defoliadas y no defoliadas de *Nasella clarazii*, (especie más competitiva) que en *Amelichloa ambigua* (menos competitiva). También Eissenstat y Caldwell (1989), demostraron que la tasa de invasión radical en suelos disturbados, libres de raíces, era mayor para la especie más competitiva *Agropyron desertorum* que para la menos competitiva *Pseudoroegneria spicata*. Las especies más competitivas tendrían una alta plasticidad para modificar rápidamente su crecimiento radical (Crick y Grime, 1987). Una mayor área de absorción (por ejemplo a través de un aumento en la densidad de longitud de raíces), ha contribuido a una mayor exploración del volumen de suelo y la subsiguiente adquisición de recursos en varias especies (Caldwell y Richards, 1986).

La abundancia de *P. vaginatum*, determinada por su porcentaje de cobertura, densidad y frecuencia, es mayor a aquella evaluada en los otros genotipos nativos estudiados (Giorgetti *et al.*, 1998; 1999; 2000c). Estos resultados sugieren que *P. vaginatum* podría estar tomando muy probablemente, en comparación a los otros genotipos nativos, una mayor proporción de los recursos del suelo. Un mayor crecimiento (proliferación) radical hacia zonas del suelo inexploradas podría ser un mecanismo que le permitiría mantener a *P. vaginatum* una mayor abundancia en la comunidad vegetal.

En este capítulo se evalúa el efecto de la defoliación aplicada temprano y a mediados de la estación de crecimiento, sobre distintos parámetros de la proliferación radical, en los genotipos nativos *P. vaginatum*, *A. spegazzinii*, *A. subulata* y *S. cryptandrus*, y en el genotipo naturalizado *E. curvula* cv. 'Tanganyika'. Las hipótesis de trabajo fueron que (1) la defoliación no reduce la proliferación radical en los genotipos nativo y naturalizado, y (2) la proliferación radical es mayor en *P. vaginatum* que en los demás genotipos nativos estudiados.



## 4.2.2 Materiales y métodos:

### 4.2.2.1 Mediciones:

Las determinaciones se realizaron en plantas del genotipo naturalizado *E. curvula* cv. 'Tanganyika', que creció en el Sitio 1, y de los genotipos nativos *P. vaginatum*, *A. spgazzinii*, *A. subulata* y *S. cryptandrus*, en el Sitio 2. Todas las plantas fueron defoliadas durante el período de reposo invernal, y la mitad de ellas recibió el mismo tratamiento de defoliación, y en las mismas fechas, que las plantas empleadas en las mediciones de demografía y crecimiento (ver Capítulo 3).

En la primavera de 2007, se prepararon 60 estructuras cilíndricas de hierro (2 tratamientos/genotipo x 5 genotipos x 6 réplicas/tratamiento; en adelante 'cilindros') de 8 cm de diámetro y 40 cm de longitud, envueltas con malla de nylon de 1x1 cm de apertura. Los cilindros se enterraron en forma diagonal, en la periferia y hacia el centro de cada planta marcada (Fig. 4.18). Posteriormente, cada bolsa se rellenó con suelo proveniente del área de estudio, previamente tamizado (malla de 0,355 mm) y, en consecuencia, limpio de raíces y otros residuos. Dado que las plantas utilizadas se encontraban separadas al menos 30 cm de plantas vecinas, se estimó que la mayoría de las raíces que crecieran dentro de los cilindros pertenecerían a la planta seleccionada (Saint Pierre *et al.*, 2002). Seis cilindros (repeticiones) se colocaron por genotipo en los controles sin defoliar y en las plantas a defoliar. Durante el primer año de estudio, las estructuras se colocaron en noviembre de 2007 y se retiraron al final de la estación de crecimiento en 2008 (abril 2008). Durante el siguiente ciclo de crecimiento, no se encontró suficiente cantidad de plantas de *S. cryptandrus* para realizar el estudio por lo que este genotipo se eliminó del mismo. Este año se emplearon nuevas plantas y se colocaron 48 nuevos cilindros, en noviembre de 2008. Éstos fueron retirados y repuestos por estructuras nuevas en diciembre del mismo año (coincidiendo con la fecha del segundo tratamiento de defoliación). Los nuevos cilindros permanecieron bajo las plantas hasta finalizar el período de estudio, en abril de 2009. En cada caso, los cilindros fueron extraídos destructivamente, realizando una perforación alrededor de los mismos y cortando con tijera las raíces que sobresalieran por fuera de la malla de nylon. Los cilindros conteniendo suelo + raíces se llevaron al laboratorio. Mediante lavado manual y utilizando tamices de 35 mesh, se separaron las raíces. La longitud radical se determinó sobre imágenes obtenidas por escaneado de las

raíces colocadas entre 2 placas de vidrio y empleando el software ROOTEDGE 2.3b (Kaspar y Ewing, 1997). Con estos datos, y conociendo el volumen del cilindro, se obtuvo la densidad de longitud de raíces (cm de raíz/cm<sup>3</sup> de suelo). A fin de obtener el peso seco de las muestras, las raíces se secaron a 105°C durante 72 horas. Posteriormente, las muestras se colocaron en una mufla a 550°C durante 8 horas. Por diferencia entre el peso seco a 105°C y a 550°C se determinó el peso seco de la materia orgánica libre de cenizas de cada muestra (Official Methods of Analysis of the Association of Official Agricultural Chemists, 1965). Esta variable se indicó como peso seco radical (gramos de raíz). Con los datos de longitud y peso radicales obtenidos para cada repetición se calculó la longitud de raíz por unidad de peso seco (metros de raíz/gramo).



Figura 4.18. Vista de la estructura cilíndrica empleada para la determinación de parámetros de proliferación radical.

#### 4.2.2.2 Análisis estadísticos:

Los datos se analizaron con el software estadístico INFOSTAT (Di Rienzo *et al.*, 2009). A fin de cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, se

transformaron los datos con  $\ln(x+1)$  (peso y longitud radical por unidad de peso seco) y  $\sqrt{x}$  (densidad de longitud de raíces) (Sokal y Rohlf, 1984). En las tablas se presentan los valores sin transformar. Debido a que los genotipos nativos y el genotipo naturalizado se hallaban creciendo en distintos sitios, se procedió a analizarlos separadamente. Las variables se analizaron mediante ANOVA doble durante el primer año (una única fecha de muestreo) y mediante un diseño de medidas repetidas en el tiempo durante el segundo año, tomándose como factores los genotipos (para el caso de los nativos), los tratamientos de defoliación (en los genotipos nativos y el genotipo naturalizado) y las dos fechas de muestreo. Se utilizó la aproximación Multivariada mediante el estadístico de Wilks (Wilks, 1932). En los casos en que resultó no significativa ( $p>0,05$ ) la interacción entre alguno de los factores y el tiempo, se promediaron los datos de todas las fechas involucradas. Cuando la interacción resultó significativa ( $p<0,05$ ), se procedió a realizar el análisis para cada fecha de muestreo por separado. La separación de medias se realizó mediante el test de Fisher (LSD) protegido, con un nivel de significación del 0,05.

### 4.2.3 Resultados:

#### 4.2.3.1 *Eragrostis curvula*:

Durante el segundo año, en ninguna de las tres variables se halló interacción ( $p>0,05$ ) entre los factores y las fechas de muestreo. Por lo tanto, para este período se informa un promedio de los resultados obtenidos en ambas fechas muestreadas.

##### *Densidad de longitud radical*

No se observaron diferencias ( $p>0,05$ ) entre plantas defoliadas y control, en ninguno de los dos años estudiados (Tabla 4.16A).

##### *Peso radical*

No se encontraron diferencias ( $p>0,05$ ) entre los tratamientos, en ambos años de estudio (Tabla 4.16B).

##### *Longitud radical por unidad de peso seco*

Tampoco se hallaron diferencias ( $p>0,05$ ) entre tratamientos para esta variable, en los dos años de estudio (Tabla 4.16C).

Tabla 4.16. Densidad de longitud radical (cm de raíz/cm<sup>3</sup> de suelo), peso radical (g) y longitud por unidad de peso seco radical (m/g) en plantas de *E. curvula* cv. 'Tanganyika' expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 y 2008/2009. Cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=6 (2007/2008) o n=12 (2008/2009). Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas (p<0,05) entre tratamientos.

		Período 2007/2008	Período 2008/2009
A. Densidad de longitud de raíces	Control	0,21 $\pm$ 0,03 a	0,21 $\pm$ 0,02 a
	Defoliado	0,29 $\pm$ 0,08 a	0,25 $\pm$ 0,03 a
B. Peso radical	Control	0,07 $\pm$ 0,01 a	0,11 $\pm$ 0,01 a
	Defoliado	0,11 $\pm$ 0,03 a	0,13 $\pm$ 0,02 a
C. Longitud radical por unidad de peso seco	Control	62,57 $\pm$ 2,93 a	39,43 $\pm$ 2,80 a
	Defoliado	58,20 $\pm$ 10,26 a	41,08 $\pm$ 2,96 a

#### 4.2.3.2 Genotipos nativos:

Debido a que durante el segundo año se observó interacción ( $p < 0,05$ ) entre los factores y las fechas de muestreo, se informan para este período los resultados obtenidos en ambas fechas muestreadas.

##### *Densidad de longitud radical*

Durante el primer año no se encontraron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre tratamientos (Tabla 4.17), pero sí entre genotipos ( $p < 0,05$ ), con mayores valores en *P. vaginatum* en relación a *A. spgazzinii* y *S. cryptandrus*. El segundo año no se encontraron diferencias ( $p > 0,05$ ) ni entre genotipos ni entre tratamientos en el muestreo de diciembre 2008 (Tabla 4.17). Sin embargo, en abril 2009 no hubo diferencias ( $p > 0,05$ ) entre genotipos pero las plantas control tuvieron una mayor ( $p < 0,05$ ) densidad de longitud de raíces que las plantas defoliadas. En general hubo menores valores para la variable en comparación a la fecha anterior.

##### *Peso radical*

El primer año (2007/2008) no se encontraron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre genotipos ni tratamientos (Tabla 4.18). Una situación similar al ciclo anterior de crecimiento y desarrollo se determinó en diciembre 2008 (Tabla 4.18). Sin embargo, en abril 2009 se observaron mayores valores ( $p < 0,05$ ) en *P. vaginatum* que en los demás genotipos, y en plantas control en relación a las defoliadas. Se registró una disminución en la variable entre ambas fechas de muestreo en 2008/2009.

##### *Longitud radical por unidad de peso seco*

Durante el primer (2007/2008) y segundo (2008/2009) años no hubo diferencias ( $p > 0,05$ ) entre tratamientos (Tabla 4.19). Tampoco hubo diferencias ( $p > 0,05$ ) entre genotipos el primer año (Tabla 4.19). Sin embargo, a finales del ciclo durante el segundo año *A. subulata* tuvo mayores ( $p < 0,05$ ) valores de longitud por unidad de peso radical que los demás genotipos nativos (Tabla 4.19).

Tabla 4.17. Densidad de longitud de raíces (cm de raíz/cm<sup>3</sup> de suelo) en plantas de cuatro genotipos expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 y 2008/2009. Cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=6. Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas (p<0,05) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

		Período 2007/2008	Período 2008/2009	
		25-Abr-2008	20-Dic-2008	4-Abr-2009
<i>P. vaginatum</i>	Control	0,20 $\pm$ 0,02 b,a	0,23 $\pm$ 0,03 a,a	0,18 $\pm$ 0,05 a,b
	Defoliado	0,34 $\pm$ 0,16 b,a	0,23 $\pm$ 0,02 a,a	0,10 $\pm$ 0,03 a,a
<i>A. spgazzinii</i>	Control	0,17 $\pm$ 0,03 a,a	0,22 $\pm$ 0,05 a,a	0,08 $\pm$ 0,02 a,b
	Defoliado	0,14 $\pm$ 0,02 a,a	0,24 $\pm$ 0,04 a,a	0,04 $\pm$ 0,01 a,a
<i>A. subulata</i>	Control	0,20 $\pm$ 0,02 ab,a	0,19 $\pm$ 0,03 a,a	0,07 $\pm$ 0,01 a,b
	Defoliado	0,14 $\pm$ 0,03 ab,a	0,20 $\pm$ 0,02 a,a	0,04 $\pm$ 0,01 a,a
<i>S. cryptandrus</i>	Control	0,12 $\pm$ 0,02 a,a	s.d.	s.d.
	Defoliado	0,12 $\pm$ 0,01 a,a	s.d.	s.d.

s.d.: sin datos

Tabla 4.18. Peso radical (g) en plantas de cuatro genotipos expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 y 2008/2009. Cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=6. Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

		Período 2007/2008	Período 2008/2009	
		25-Abr-2008	20-Dic-2008	4-Abr-2009
<i>P. vaginatum</i>	Control	0,07 $\pm$ 0,01 a,a	0,13 $\pm$ 0,03 a,a	0,10 $\pm$ 0,03 b,b
	Defoliado	0,11 $\pm$ 0,05 a,a	0,12 $\pm$ 0,01 a,a	0,06 $\pm$ 0,02 b,a
<i>A. spgazzinii</i>	Control	0,05 $\pm$ 0,01 a,a	0,11 $\pm$ 0,02 a,a	0,05 $\pm$ 0,02 a,b
	Defoliado	0,05 $\pm$ 0,01 a,a	0,13 $\pm$ 0,02 a,a	0,02 $\pm$ 0,00 a,a
<i>A. subulata</i>	Control	0,08 $\pm$ 0,02 a,a	0,10 $\pm$ 0,01 a,a	0,03 $\pm$ 0,01 a,b
	Defoliado	0,04 $\pm$ 0,01 a,a	0,09 $\pm$ 0,01 a,a	0,02 $\pm$ 0,00 a,a
<i>S. cryptandrus</i>	Control	0,05 $\pm$ 0,01 a,a	s.d.	s.d.
	Defoliado	0,08 $\pm$ 0,01 a,a	s.d.	s.d.

s.d.: sin datos



Tabla 4.19. Longitud radical por unidad de peso seco (m/g) en plantas de cuatro genotipos expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 y 2008/2009. Cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=6. Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

		Período 2007/2008	Período 2008/2009	
		25-Abr-2008	20-Dic-2008	4-Abr-2009
<i>P. vaginatum</i>	Control	54,57 $\pm$ 2,33 a,a	36,93 $\pm$ 2,71 a,a	36,80 $\pm$ 2,88 a,a
	Defoliado	57,54 $\pm$ 2,82 a,a	38,52 $\pm$ 1,79 a,a	38,51 $\pm$ 3,70 a,a
<i>A. spegazzinii</i>	Control	64,72 $\pm$ 11,16 a,a	41,54 $\pm$ 4,60 a,a	39,93 $\pm$ 4,26 a,a
	Defoliado	61,21 $\pm$ 5,61 a,a	40,85 $\pm$ 3,41 a,a	43,34 $\pm$ 6,54 a,a
<i>A. subulata</i>	Control	58,65 $\pm$ 8,92 a,a	40,75 $\pm$ 2,30 a,a	59,16 $\pm$ 15,94 b,a
	Defoliado	70,25 $\pm$ 7,87 a,a	50,47 $\pm$ 5,85 a,a	53,89 $\pm$ 7,24 b,a
<i>S. cryptandrus</i>	Control	54,15 $\pm$ 8,51 a,a	s.d.	s.d.
	Defoliado	58,66 $\pm$ 6,70 a,a	s.d.	s.d.

s.d.: sin datos

#### 4.2.4 Discusión:

Los resultados obtenidos en plantas de pasto llorón sugieren que el genotipo es capaz de asignar parte del carbono asimilado hacia el reestablecimiento del área fotosintética, sin modificar su crecimiento radical luego de una defoliación. Este genotipo se caracteriza por poseer un extenso y fibroso sistema radical con dos tipos de raíces muy distintas (Montani *et al.*, 1987): raíces que penetran profundamente en el suelo (superando a veces los 100 cm) y raíces que crecen horizontalmente a una profundidad de 1 a 5 cm por debajo de la superficie del suelo, extendiéndose desde la periferia de la corona. Estas raíces son más conspicuas en plantas que crecen aisladas y pueden extenderse hasta más de 90 cm de la corona, ocupando todo el suelo entre plantas. A ellas se les atribuye la capacidad del pasto llorón de captar agua de lluvias leves y prevenir el establecimiento de plántulas de otras especies (Shoop y McIlvain, 1970). Este tipo particular de crecimiento radical, además, le otorgaría una ventaja competitiva importante ya que le permite explorar nuevos espacios de suelo, especialmente luego de producido algún disturbio que genere zonas libres de otras raíces, como ocurrió en este caso.

La invasión radical hacia los nuevos espacios creados por remoción de las raíces de plantas vecinas difirió marcadamente entre los genotipos nativos. *Pappophorum vaginatum* logró superar a los demás genotipos en densidad de longitud radical durante el primer año (con excepción de *A. subulata*) y en peso radical durante el segundo. Como ya se ha mencionado, un rápido crecimiento radical permite la ocupación de un mayor volumen de suelo y la exploración de parches ricos en nutrientes (Caldwell, 1979; Silberbush y Barber, 1983). Sin embargo, un mayor crecimiento radical no necesariamente implica una inmediata adquisición de recursos del suelo (Eissenstat y Caldwell, 1989). Para evaluar esta teoría sería necesario determinar además las tasas de absorción de nutrientes. Sin embargo, los resultados obtenidos sugieren que una mayor proliferación de raíces hacia suelo disturbado en plantas de *P. vaginatum* podría ser uno de los mecanismos para conferirle a este genotipo una mayor capacidad competitiva frente a los demás genotipos nativos de la comunidad.

Al finalizar el estudio, y luego de dos eventos de defoliación, las plantas defoliadas de los genotipos nativos, presentaron menor densidad de longitud y peso radical que las plantas control. El ciclo de crecimiento 2008/2009 se caracterizó por una escasez hídrica

pronunciada que debe considerarse al momento de analizar los resultados. Se ha señalado que plantas adaptadas a hábitats infértiles asignarían preferentemente el carbono hacia los órganos subterráneos y serían relativamente inflexibles en sus patrones de asignación en comparación con plantas de ambientes más fértiles (Chapin, 1980). El mantenimiento de la proliferación radical, sin reducir el crecimiento de la parte aérea de la planta (Capítulo 4, ítem 4.1), luego de la defoliación durante el primer año probablemente contribuya a la tolerancia a la herbivoría en los genotipos estudiados. Sin embargo, tanto en plantas defoliadas como control, se observó una disminución en la densidad de longitud y peso radicales durante el segundo año, posiblemente como consecuencia del mayor estrés hídrico al que estuvieron sometidas las plantas. El crecimiento radical es afectado por la disponibilidad de agua en el perfil del suelo (Asseng *et al.*, 1998). En varias especies de gramíneas, se ha observado una reducción en la longitud total y la tasa de elongación radical bajo condiciones de estrés hídrico (Mohammad *et al.*, 1982; Asseng *et al.*, 1998). El grado de pérdida de peso radical también puede verse afectado por factores ambientales (Verkaar, 1988). Las reducciones observadas fueron además más acentuadas en las plantas defoliadas. Algunos autores han sugerido que la defoliación puede favorecer el estado hídrico de las plantas al eliminar estructuras asociadas a la transpiración (McNaughton, 1979; Mohammad *et al.*, 1982; Simoes y Baruch, 1991; Williams *et al.*, 1998), obteniéndose de esta forma un incremento inmediato en la relación raíz/tallo que equilibra el suministro de agua con las demandas evaporativas del tallo. Es probable que ante el evento de sequía ocurrido durante el segundo año, las plantas defoliadas hayan modificado en gran medida el patrón de asignación del carbono asimilado, afectando el crecimiento radical. Modificaciones en el crecimiento radical en respuesta a la defoliación constituyen un mecanismo importante para la tolerancia a la herbivoría y el mantenimiento de la capacidad competitiva para cualquier especie dentro de la comunidad (Richards, 1984).

La mayor longitud radical por unidad de peso observada en *A. subulata* le otorgaría una mayor superficie de absorción y una ventaja ante eventos de precipitaciones escasas (menos de 5 mm) que ocurren normalmente en las regiones semiáridas del Centro de Argentina (Fresnillo Fedorenko *et al.*, 1992; Busso, 1997). Por ejemplo, más del 60% de los eventos de precipitación fueron de menos de 5 mm en la Chacra Experimental de Patagones, durante el período 1983-2000 (Páez *et al.*, 2005). Las precipitaciones de esta magnitud son capaces de estimular varios procesos fisiológicos en especies de gramíneas (Sala y Lauenroth, 1982). A pesar de observarse valores superiores de longitud radical por

unidad de peso en plantas de *A. spigazzinii* en relación a *P. vaginatum*, estas diferencias no fueron significativas. Se ha observado, también en otras especies del género *Aristida*, un rápido crecimiento radical a inicios del ciclo de crecimiento y un mayor desarrollo superficial, en relación a otras especies nativas (Blydenstein, 1966; Evans y Tisdale, 1972). Estas características le permitirían adaptarse a sitios donde la humedad del suelo en los horizontes superficiales normalmente desaparece temprano en la estación de crecimiento.

Los resultados sugieren que la proliferación radical, en términos de longitud y peso radicales, puede alcanzar mayores valores en el genotipo nativo *P. vaginatum* y que estas variables pueden verse modificadas ante eventos de defoliación y estrés hídrico. Las plantas del pasto llorón, sin embargo, no requirieron realizar ajustes en su crecimiento radical luego de la defoliación y pudieron mantener una proliferación radical continua aun bajo las condiciones de estrés impuestas. Un mayor entendimiento del ecosistema del pastizal natural, incluyendo factores físicos y biológicos, contribuye a determinar las variables que condicionan la respuesta positiva, nula o negativa en la biomasa radical y aérea luego de una defoliación (McNaughton *et al.*, 1998).

### **4.3 Densidad de longitud de raíces:**

#### **4.3.1 Introducción:**

El sistema radical de una planta de gramínea perenne puede representar varias veces el peso seco de la parte aérea en zonas áridas y semiáridas (Caldwell y Richards, 1986). Esto destaca la importancia de investigar dicho sistema en estudios acerca de los efectos de la defoliación y los factores ambientales sobre el crecimiento y desarrollo de las especies. Dada una situación competitiva, una especie aumenta sus probabilidades de captar nutrientes del suelo, tanto móviles como inmóviles, aumentando su longitud radical (Ryser y Lambers, 1995). Si existen condiciones de escasez hídrica, que determinan que el agua sea absorbida solo por una fracción del sistema radical, la cantidad de agua que ingresa a la planta puede estar estrechamente relacionada con la cantidad de raíz presente por unidad de volumen del suelo en donde el agua se encuentra disponible (Sánchez y Brevedan, 1991). Por lo tanto, una mayor densidad de longitud de raíces en las plantas puede favorecer la absorción de agua y nutrientes, procesos fundamentales para la supervivencia de las especies, especialmente en ambientes semiáridos.

El crecimiento y respiración radical y la absorción de nutrientes en las plantas dependen del continuo suministro de carbohidratos solubles producidos por las áreas fotosintéticas (White, 1973). La actividad radical puede llegar a consumir más de la mitad de los fotoasimilados disponibles en plantas maduras (Fogel, 1985). Algunos autores han informado que la disponibilidad de carbono dentro de las raíces es reducida inmediatamente luego de la defoliación en respuesta a una reducción en la fotosíntesis y a una asignación preferencial del carbono fotosintético hacia los meristemas y los nuevos tejidos en desarrollo (Anderson, 1983; McNaughton, 1983). Sin embargo, otros autores reportan un incremento en la asignación de carbono hacia las raíces, horas después de producirse la defoliación, en especies adaptadas al pastoreo (Dyer *et al.*, 1991; Holland *et al.*, 1996). Es de esperar entonces que especies con diferente capacidad competitiva y tolerancia a la defoliación difieran en su patrón de asignación de los recursos entre los sistemas aéreo y subterráneo.

En un ensayo realizado en los pastizales del centro de Argentina, Ansín *et al.* (1998) demostraron que las especies forrajeras nativas, ya adaptadas a las condiciones

ambientales locales, presentaban una mayor capacidad de crecimiento radical en el suelo nativo que las forrajeras exóticas, aumentando de esta forma su supervivencia, hasta ocasionar la desaparición de las introducidas.

*Pappophorum vaginatum* es la gramínea perenne estival más abundante de los pastizales naturales del sudoeste bonaerense. Esta especie ha resistido el pastoreo continuo durante décadas, y su abundancia en dichos pastizales es aun mayor a la de otras gramíneas perennes menos palatables (por ejemplo, especies de *Aristida*; Giorgetti *et al.*, 1998, 1999, 2000c). Esto sugiere una importante tolerancia a la defoliación y/o capacidad competitiva en este genotipo.

En este capítulo se evalúa el efecto de la defoliación aplicada temprano y a mediados de la estación de crecimiento, sobre la densidad de longitud de raíces, en los genotipos *P. vaginatum*, *A. spegazzinii*, *A. subulata* y *S. cryptandrus*, *E. curvula*, y en los cultivares introducidos de *L. cinereus* y *A. hymenoides*. Las hipótesis de este trabajo fueron que (1) las plantas control de los genotipos nativo y naturalizado tienen una densidad de longitud de raíces similar a la de las plantas defoliadas, y (2) la densidad de longitud de raíces es mayor en los genotipos nativo y naturalizado que en los introducidos, y en *P. vaginatum* que en los demás genotipos nativos.

### 4.3.2 Materiales y métodos:

#### 4.3.2.1 Mediciones:

Las determinaciones se realizaron en cada año de estudio empleando las mismas plantas marcadas para mediciones de demografía y crecimiento, en los Sitios 1 y 2. Estas plantas, por lo tanto, recibieron los tratamientos de defoliación detallados en el Capítulo 3.

Los muestreos se realizaron durante los ciclos de crecimiento 2006/2007, 2007/2008 y 2008/2009, al momento de la primer defoliación y tres semanas después de la segunda defoliación. Durante el ciclo 2008/2009, en las plantas creciendo en las parcelas monoespecíficas del Sitio 1, se realizó un único muestreo, en abril 2009, para evitar un disturbio excesivo de las plantas que pudiera comprometer su supervivencia en un año particularmente seco. En cada una de las fechas mencionadas, se extrajo con un cilindro hoyador (volumen=181,5 cm<sup>3</sup>) una muestra de suelo + raíces de cada planta (Fig. 4.19). Cada muestra fue utilizada para determinar la densidad de longitud de raíces (longitud total de raíces/volumen del cilindro hoyador; cm de raíz/cm<sup>3</sup> de suelo). Las raíces se separaron luego del suelo por lavado manual, utilizándose tamices de 35 mesh, y se colocaron entre 2 placas de vidrio que posteriormente fueron escaneadas. Las imágenes obtenidas se procesaron empleando el software ROOTEDGE 2.3b (Kaspar y Ewing, 1997) a fin de obtener la longitud de raíces, que permitió el cálculo de la densidad de longitud de raíces. Durante el ciclo de crecimiento 2008/2009, se debieron eliminar del estudio los genotipos *A. hymenoides* cvs. 'Rimrock' y 'Nezpar' y *S. cryptandrus*, debido a que no se contaba con suficiente cantidad de plantas para realizar los muestreos.



Figura 4.19. Vista del cilindro hoyador empleado para tomar muestras de suelo + raíces.

#### 4.3.2.2 Análisis estadísticos:

Los datos se analizaron con el software estadístico INFOSTAT (Di Rienzo *et al.*, 2009). A fin de cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, se transformaron los datos con  $\sqrt{x}$  (Sokal y Rohlf, 1984). En las tablas se presentan los valores sin transformar. La variable se analizó mediante un diseño de medidas repetidas en el tiempo, tomándose como factores los genotipos, los tratamientos de defoliación y las dos fechas de muestreo. Se utilizó la aproximación Multivariada mediante el estadístico de Wilks (Wilks, 1932). En los casos en los que no resultó significativa ( $p > 0,05$ ) la interacción entre alguno de los factores y el tiempo, se promediaron los datos de todas las fechas involucradas. Cuando la interacción resultó significativa ( $p < 0,05$ ), se procedió a realizar el análisis para cada fecha de muestreo por separado. Las muestras tomadas en 2008/2009 en las especies del Sitio 1, se analizaron mediante ANOVA doble (una única fecha de muestreo). La separación de medias se realizó mediante el test de Fisher (LSD) protegido, con un nivel de significación del 0,05.



### 4.3.3 Resultados:

#### 4.3.3.1 *Leymus cinereus* versus *Pappophorum vaginatum*:

Debido a que en ambos años se observó interacción ( $p < 0,05$ ) entre los factores y las fechas de muestreo, se informan los resultados obtenidos para cada fecha por separado. Solo se encontraron diferencias ( $p < 0,05$ ) al inicio del estudio, con mayores valores en plantas del cultivar 'Magnar' (Tabla 4.20). Durante el resto del estudio no se observaron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre genotipos ni entre tratamientos.

Tabla 4.20. Densidad de longitud de raíces (cm de raíz/cm<sup>3</sup> de suelo) en plantas de tres genotipos expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2006/2007 y 2007/2008. Cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=8$ . Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

		Período 2006/2007		Período 2007/2008	
		22-Nov	9-Ene	5-Nov	21-Dic
<i>P. vaginatum</i>	Control	2,47 $\pm$ 0,18 a,a	0,83 $\pm$ 0,26 a,a	0,82 $\pm$ 0,21 a,a	0,56 $\pm$ 0,10 a,a
	Defoliado	2,37 $\pm$ 0,44 a,a	0,77 $\pm$ 0,28 a,a	0,75 $\pm$ 0,10 a,a	0,70 $\pm$ 0,16 a,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	Control	4,35 $\pm$ 0,66 b,a	1,37 $\pm$ 0,41 a,a	0,53 $\pm$ 0,16 a,a	0,72 $\pm$ 0,12 a,a
	Defoliado	3,85 $\pm$ 1,08 b,a	0,57 $\pm$ 0,09 a,a	0,76 $\pm$ 0,14 a,a	0,80 $\pm$ 0,09 a,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	Control	2,16 $\pm$ 0,68 a,a	0,74 $\pm$ 0,09 a,a	0,52 $\pm$ 0,14 a,a	0,54 $\pm$ 0,12 a,a
	Defoliado	1,16 $\pm$ 0,16 a,a	0,79 $\pm$ 0,22 a,a	0,82 $\pm$ 0,26 a,a	0,52 $\pm$ 0,12 a,a

#### **4.1.3.2 *Leymus cinereus*, *Achnatherum hymenoides* y *Eragrostis curvula* versus *Pappophorum vaginatum*:**

No se observó interacción ( $p > 0,05$ ) entre los factores y el tiempo, por lo que se informa un promedio de los valores registrados en cada fecha de muestreo.

Durante el primer año, no se observaron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre tratamientos (Tabla 4.21) pero sí entre genotipos ( $p < 0,05$ ) con los mayores ( $p < 0,05$ ) valores en *P. vaginatum*. Además se encontraron mayores valores ( $p < 0,05$ ) en el genotipo naturalizado y en el cultivar introducido 'Trailhead' en relación a 'Nezpar'.

El segundo año de estudio, las plantas control mostraron mayores valores ( $p < 0,05$ ) que las defoliadas (Tabla 4.21). Además se volvió a registrar la mayor ( $p < 0,05$ ) densidad de longitud de raíces en *P. vaginatum*. El genotipo naturalizado se diferenció ( $p < 0,05$ ) sólo del cultivar 'Paloma' que mostró los menores valores para la variable estudiada.

Tabla 4.21. Densidad de longitud de raíces (cm de raíz/cm<sup>3</sup> de suelo) en plantas de siete genotipos expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 y 2008/2009. Cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=14 (2007/2008) o n=7 (2008/2009). Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

		Período 2007/2008	Período 2008/2009
<i>P. vaginatum</i>	Control	0,81 $\pm$ 0,11 c,a	1,15 $\pm$ 0,23 c,b
	Defoliado	0,67 $\pm$ 0,11 c,a	0,42 $\pm$ 0,06 c,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Magnar'	Control	0,38 $\pm$ 0,06 ab,a	0,73 $\pm$ 0,25 ab,b
	Defoliado	0,43 $\pm$ 0,08 ab,a	0,42 $\pm$ 0,06 ab,a
<i>L. cinereus</i> cv. 'Trailhead'	Control	0,54 $\pm$ 0,11 b,a	0,48 $\pm$ 0,08 ab,b
	Defoliado	0,43 $\pm$ 0,08 b,a	0,27 $\pm$ 0,04 ab,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Paloma'	Control	0,44 $\pm$ 0,07 ab,a	0,37 $\pm$ 0,11 a,b
	Defoliado	0,29 $\pm$ 0,06 ab,a	0,34 $\pm$ 0,06 a,a
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Rimrock'	Control	0,37 $\pm$ 0,06 ab,a	s.d.
	Defoliado	0,39 $\pm$ 0,10 ab,a	s.d.
<i>A. hymenoides</i> cv. 'Nezpar'	Control	0,30 $\pm$ 0,03 a,a	s.d.
	Defoliado	0,27 $\pm$ 0,04 a,a	s.d.
<i>E. curvula</i> cv. 'Tanganyika'	Control	0,40 $\pm$ 0,05 b,a	0,65 $\pm$ 0,15 b,b
	Defoliado	0,46 $\pm$ 0,07 b,a	0,53 $\pm$ 0,12 b,a

s.d.: sin datos

#### 4.1.3.3 Genotipos nativos:

El primer año de estudio, se encontró interacción ( $p < 0,05$ ) entre el tiempo y los demás factores, por lo que se informan los resultados para cada fecha de muestreo por separado. No se observaron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre tratamientos durante este período (Tabla 4.22), pero sí mayores valores ( $p < 0,05$ ) para *P. vaginatum* al momento de la primer defoliación.

Durante el segundo año, al no encontrarse diferencias ( $p > 0,05$ ) entre el tiempo y los demás factores, se procedió a promediar los valores obtenidos en las dos fechas muestreadas. En este período no se observaron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre genotipos ni entre tratamientos (Tabla 4.22).

Tabla 4.22. Densidad de longitud de raíces (cm de raíz/cm<sup>3</sup> de suelo) en plantas de cuatro genotipos expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 y 2008/2009. Cada valor es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=6 (2007/2008) o n=12 (2008/2009). Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

		Período 2007/2008		Período 2008/2009
		5-Nov	21-Dic	Promedio
<i>P. vaginatum</i>	Control	0,67 $\pm$ 0,19 b,a	0,57 $\pm$ 0,12 a,a	0,59 $\pm$ 0,10 a,a
	Defoliado	0,46 $\pm$ 0,07 b,a	0,46 $\pm$ 0,09 a,a	0,68 $\pm$ 0,12 a,a
<i>A. spegazzinii</i>	Control	0,12 $\pm$ 0,03 a,a	0,40 $\pm$ 0,08 a,a	0,68 $\pm$ 0,09 a,a
	Defoliado	0,22 $\pm$ 0,03 a,a	0,42 $\pm$ 0,06 a,a	0,68 $\pm$ 0,10 a,a
<i>A. subulata</i>	Control	0,20 $\pm$ 0,03 a,a	0,54 $\pm$ 0,06 a,a	0,58 $\pm$ 0,09 a,a
	Defoliado	0,33 $\pm$ 0,03 a,a	0,56 $\pm$ 0,10 a,a	0,61 $\pm$ 0,08 a,a
<i>S. cryptandrus</i>	Control	0,21 $\pm$ 0,01 a,a	0,41 $\pm$ 0,06 a,a	s.d.
	Defoliado	0,28 $\pm$ 0,03 a,a	0,64 $\pm$ 0,13 a,a	s.d.

s.d.: sin datos

#### 4.3.4 Discusión:

La disminución en la densidad de longitud de raíces por efecto de la defoliación sólo se observó en los genotipos del Sitio 1 y al cabo de dos años sucesivos de defoliaciones, sumado a un período de escasez hídrica como fue el ciclo 2008/2009. Esta reducción en la densidad de raíces no se observó en las plantas de los genotipos nativos del Sitio 2, aunque éstas no estuvieron sometidas a dos años consecutivos de defoliación. Richards (1984), informó que la reducción en el crecimiento radical luego de una defoliación es un mecanismo efectivo que facilita el reestablecimiento del área fotosintética, y el balance entre raíces y tallos. Como tal, contribuye tanto a la tolerancia a la herbivoría como al mantenimiento de la capacidad competitiva, por lo que no debería ser considerado como un efecto negativo (Dahl, 1995).

Se han observado disminuciones en el crecimiento radical en otras especies de gramíneas luego de sucesivas defoliaciones (Davidson y Milthorpe, 1966; Ryle y Powell, 1975; Dahl, 1995). Por ejemplo, en *Bouteloua gracilis* (Bekele *et al.*, 1974), *Danthonia linkii* (Harradine y Whalley, 1981) y *Themeda triandra* (Danckwerts y Nel, 1989). Flemmer *et al.* (2002b) también demostraron en tres especies de gramíneas perennes que el número total de raíces disminuía al incrementar la frecuencia de defoliación. En el presente estudio, sólo la combinación de dos años sucesivos de defoliaciones severas junto a un período de sequía, condujo a una reducción en la densidad de longitud de raíces. Cambios en el contenido y el potencial hídrico del suelo pueden modificar los patrones de crecimiento radical y el crecimiento apical de los tallos, y tener un impacto significativo en el desarrollo vegetal (Brown, 1995; Asseng *et al.*, 1998). Varios estudios han demostrado la importancia de la continua disponibilidad de fotoasimilados para el mantenimiento del crecimiento radical (Richards, 1993). Las raíces finas pueden morir y empezar a descomponerse como resultado de la defoliación (Jarvis y Macduff, 1989). Una reducción en el área fotosintética, y por lo tanto una menor disponibilidad de carbono asimilado para mantener el crecimiento aéreo y subterráneo, sumado a condiciones de crecimiento cálidas y secas pueden acentuar la reducción en el desarrollo radical (Allen *et al.*, 1989), comprometiendo la supervivencia de las plantas.

*Pappophorum vaginatum* logró igualar y en algunos casos superar a los cultivares introducidos y al genotipo naturalizado en densidad de longitud radical, tanto en plantas

control como defoliadas. Varias especies herbáceas nativas de pastizales templados de otras regiones del mundo pueden producir una mayor biomasa subterránea que las especies implantadas en los primeros 10 cm de profundidad del suelo (Kotanska, 1967; Smoliak *et al.*, 1967; Dormaar *et al.*, 1995). Además, la mayor inercia que la biomasa subterránea presenta respecto a la aérea, permite que las especies nativas se manifiesten en un mayor equilibrio con el medio ambiente en el cual se desarrollan (Gómez Gutiérrez *et al.*, 1989; Rodríguez *et al.*, 1987), ofreciendo una producción sostenida en el tiempo. Estas características destacan el valor de *P. vaginatum* como componente forrajero de los pastizales naturales del Monte.

Los genotipos nativos también demostraron su capacidad de mantener un desarrollo radical sostenido, aun luego de un año de defoliación severa y condiciones de estrés hídrico. Esto sugiere una ausencia de asignación preferencial del carbono hacia el reestablecimiento del área fotosintética, a través de reducciones en el crecimiento radical. Por lo tanto, el cambio en la partición del carbono que favorece el crecimiento aéreo sobre el subterráneo, no pareciera ser un mecanismo que contribuya a la tolerancia a la defoliación en estos genotipos. A pesar de esperarse un mayor desarrollo radical en *P. vaginatum*, esto sólo se observó al inicio del estudio.

Otros trabajos en gramíneas perennes nativas del Monte demostraron que el crecimiento radical no era modificado por la defoliación en diferentes estadios fenológicos (Becker *et al.*, 1997c; Saint Pierre, 2002), ni por condiciones de estrés hídrico (Busso y Bolleta, 2007). Esta respuesta puede interpretarse como una estrategia que permite a las especies una exploración continua de los recursos en un suelo normalmente sometido a déficits hídricos (Ludlow, 1986). En *Nassella clarazii* y *Jarava ichu*, gramíneas perennes del Monte, Flemmer *et al.* (2002b) encontraron que el crecimiento radical no era reducido por el estrés hídrico en los horizontes superficiales (0-20 cm). Del mismo modo otras especies también mantuvieron sistemas radicales superficiales en respuesta al estrés hídrico (Brar y Palazzo, 1995). Un crecimiento continuo del sistema radical durante el año, aun bajo condiciones de estrés hídrico y defoliación, contribuirían a una mayor supervivencia de las especies nativas en los pastizales del Monte.

En el caso particular de *S. cryptandrus*, se ha informado que el hecho de poseer un sistema radical superficial (Canfield, 1948) limitaría su capacidad de explorar las capas

más profundas del suelo (Wan *et al.*, 1993). En un estudio que evaluó la respuesta de plantas de *S. cryptandrus* ante condiciones de déficit hídrico, se observó que la capacidad fotosintética se reducía progresivamente a medida que los horizontes superficiales del suelo se iban secando (Wan *et al.*, 1993). A pesar de considerarse una especie adaptada a condiciones de estrés hídrico, su supervivencia en los pastizales semiáridos estaría más relacionada con su capacidad de evitar los eventos de sequía prolongada (a través del ingreso en un estado de dormancia inducida; Canfield, 1948), que con su capacidad de tolerancia.

#### **4.4 Micorrizas arbusculares:**

##### **4.4.1 Introducción:**

Las micorrizas arbusculares (MA) son asociaciones simbióticas mutualistas entre las raíces de las plantas y hongos endomicorrízicos, ampliamente difundidas en las plantas vasculares, encontrándose en más del 80% de las especies (Smith y Read, 2008). En los pastizales semiáridos, son importantes en raíces de gramíneas forrajeras valiosas para el pastoreo por ganado vacuno (Trappe, 1981). Su importancia radica en la capacidad que presentan de influir sobre el estado nutricional y la economía de carbono de las plantas, pudiendo afectar la estructura de las comunidades vegetales y la partición de agua entre las especies (Allen y Allen, 1986).

Los beneficios de las micorrizas para las plantas son variados. Las hifas de los hongos aumentan la capacidad de absorción de nutrientes y agua, solubilizan los fosfatos del suelo, haciéndolos disponibles para la planta (Ruiz-Lozano *et al.*, 1995) e incrementan la absorción de nitrógeno (Leigh *et al.*, 2009). Confieren, además, cierta resistencia frente al estrés hídrico al promover una mayor exploración del suelo por parte de las raíces (Friese y Allen, 1991; Jakobsen *et al.*, 1992). También se ha observado que ofrecen protección contra organismos patógenos (Hussey y Roncadori, 1982; Borowicz, 2001) por alteración directa de la comunidad microbiana de la rizósfera (Ames *et al.*, 1984). La bibliografía reporta además otros efectos menos estudiados, como la absorción de cobre (Gildon y Tinker, 1983), zinc (Lambert *et al.*, 1979), níquel (Killham y Firestone, 1983), cloro y sulfato (Buwalda *et al.*, 1983). También se ha informado que la colonización con hongos micorrízicos puede tener efectos sobre la estructura del suelo, aumentando su agregación y reduciendo el grado de erosión (Koske *et al.*, 1975; Sutton y Sheppard, 1976).

Esta asociación, sin embargo, tiene su costo. Los hongos colonizan el tejido de la raíz y dependen del carbono fijado por las plantas para su supervivencia, pudiendo emplear una cantidad sustancial de los fotoasimilados del hospedante (Harris y Paul, 1987). Esto representa un costo en carbohidratos para la planta, ya que los compuestos de carbono suministrados al hongo no estarán disponibles para la producción de biomasa por parte de la planta. Por lo tanto, la asociación simbiótica con hongos micorrízicos del suelo sólo



resulta eficiente si los beneficios de la ganancia de nutrientes y agua exceden el costo en carbono destinado a las estructuras fúngicas.

La herbivoría puede ejercer un impacto importante sobre el crecimiento de las plantas y el mantenimiento de las relaciones simbióticas con los organismos de la rizósfera (Manske, 1996). La remoción del material fotosintético puede reducir el flujo de carbono hacia las raíces y sus simbiontes (Bethlenfalvay y Dakesian, 1984; Gehring y Whitham, 2004). Las respuestas de las micorrizas al pastoreo de las plantas, sin embargo, son pobremente entendidas (Allen *et al.*, 1989). Bethlenfalvay *et al.* (1985) reportaron que la frecuencia de colonización por MA en raíces de *Agropyron desertorum* (especie introducida en Estados Unidos) fue menor en plantas severamente pastoreadas que en aquellas pastoreadas levemente. En contraste, Davidson y Christensen (1977), Reece y Bonham (1978) y Wallace (1987) encontraron que el pastoreo no tenía influencia sobre la frecuencia de colonización. Las diferentes respuestas pueden deberse a diferencias en las especies vegetales, factores climatológicos, o a diferentes tasas de crecimiento entre las raíces y las hifas de los hongos. Resulta entonces importante evaluar cómo la defoliación puede afectar la asignación de recursos hacia el sistema subterráneo de la planta, lo que eventualmente podría comprometer la formación de micorrizas.

Varios autores informan una menor colonización por hongos micorrízicos en raíces de especies introducidas en relación a aquellas de especies nativas o naturalizadas (Vogelsang *et al.*, 2004; Pringle *et al.*, 2009; Vogelsang y Bever, 2009). Una misma especie, al ser introducida en un nuevo ambiente, dependería menos de la formación de MA para su establecimiento que en su hábitat nativo (Seifert *et al.*, 2009).

Se tiene conocimiento sobre la presencia de MA en raíces de *E. curvula* (Esqueda Coronado *et al.*, 2002), *L. cinereus* (Knudson *et al.*, 2003), *A. hymenoides* (Reeves *et al.*, 1979; Trent *et al.*, 1993; Al-Agely y Reeves, 1995) y *S. cryptandrus* (Beauchamp *et al.*, 2009). A pesar de no encontrarse antecedentes de colonización por hongos micorrízicos en *A. subulata* y *A. spagazzinni*, se tiene conocimiento sobre su existencia en raíces de otras especies del género (Busso *et al.*, 2001; Walling y Zabinski, 2006). Hasta el momento no se ha estudiado la ocurrencia de este tipo de asociaciones simbióticas en plantas del genotipo nativo *P. vaginatum*. Debido a que la simbiosis micorrízica generalmente incrementa la absorción de nutrientes por la planta hospedante, y la tolerancia a la sequía y

al pastoreo (Allen, 1991) estos estudios podrían contribuir a explicar la mayor abundancia de *P. vaginatum* en relación a otros genotipos nativos en los pastizales naturales del Monte (Giorgetti *et al.*, 1998, 1999, 2000c).

En este capítulo se estudia la ocurrencia de hongos micorrízicos en raíces de los genotipos *P. vaginatum*, *A. spegazzinii*, *A. subulata*, *S. cryptandrus*, *E. curvula*, y en los cultivares introducidos de *L. cinereus* y *A. hymenoides*, y se evalúa el efecto de la defoliación aplicada temprano y a mediados de la estación de crecimiento, sobre dicha asociación simbiótica. Las hipótesis de este trabajo fueron que (1) las plantas defoliadas y no defoliadas de los genotipos nativo y naturalizado tienen un grado de colonización similar por micorrizas arbusculares, (2) el grado de colonización por hongos micorrízicos es mayor en raíces de los genotipos nativo y naturalizado que en aquellas de los introducidos, y (3) el porcentaje de colonización radical por micorrizas arbusculares es mayor en *P. vaginatum* que en los restantes genotipos nativos.

#### 4.4.2 Materiales y métodos:

##### 4.4.2.1 Mediciones:

Las determinaciones se realizaron en cada año de estudio, en los genotipos del Sitio 1 y 2. Se emplearon las mismas raíces obtenidas a partir de las muestras de suelo tomadas a campo para densidad de longitud de raíces (Capítulo 4, ítem 4.3). Las plantas muestreadas, por lo tanto, recibieron los tratamientos de defoliación detallados en el Capítulo 3. Luego de escanear las raíces a fin de determinar su longitud, se colocaron en frascos herméticos y fueron mantenidas en FAA (formaldehído, ácido acético glacial, etanol) hasta el momento de su procesamiento. El porcentaje de formación de MA se determinó por el método de Giovannetti y Mosse (1980). Las raíces se cortaron en porciones de 1,5 cm de longitud y se colocaron en frascos de vidrio con KOH al 10% para clarear el citoplasma de las células radicales. Luego se calentaron a 90°C por 15 minutos. Las raíces se lavaron con agua destilada y se tiñeron las hifas, vesículas y/o arbusculas de las micorrizas con Azul de Tripiano. Este tratamiento se realizó durante 20 minutos a 90°C. Por último, se retiró el colorante y se lavaron nuevamente las raíces con agua destilada, conservándose en heladera con lactoglicerol. Las raíces teñidas se montaron en portaobjetos (10 segmentos radicales por portaobjeto), y se contó el número de intersecciones conteniendo hifas, vesículas y/o arbusculas al realizar 3 recorridos a lo largo de cada uno de 3 portaobjetos por muestra bajo microscopio (100-400X; Fig. 4.20). El porcentaje de colonización por hongos micorrízicos se obtuvo a partir del número de puntos colonizados (PC) con respecto al número total de puntos observados (PO) de la siguiente manera:

$$\text{Porcentaje de colonización} = \frac{PC}{PO} \times 100$$

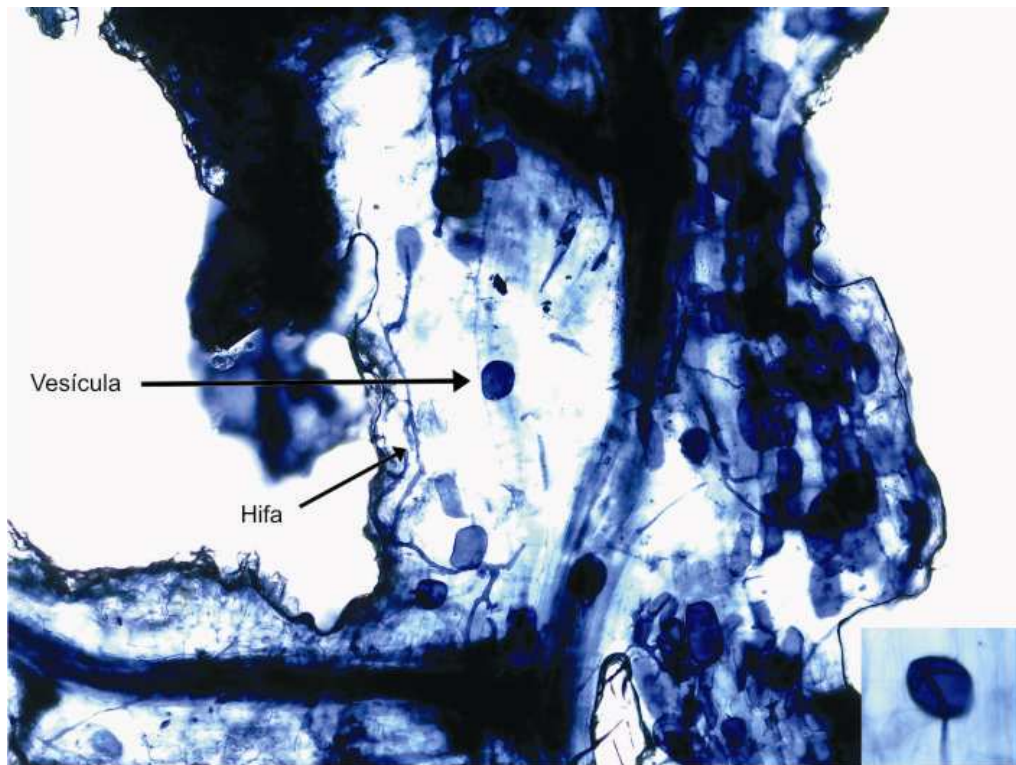


Figura 4.20. Fotografía de vesículas e hifas de hongos micorrízicos en raíces de *P. vaginatum* vistas al microscopio (100X). En el borde inferior derecho se observa en detalle una vesícula.

#### 4.4.2.2 Análisis estadísticos:

Los datos obtenidos se analizaron con el software estadístico INFOSTAT (Di Rienzo *et al.*, 2009). Previo al análisis, y a fin de cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, los datos fueron transformados con  $\arcsen\sqrt{x}$  (Sokal y Rohlf, 1984). En los gráficos se presentan los valores sin transformar. La variable se analizó mediante un diseño de medidas repetidas en el tiempo, tomándose como factores los genotipos, los tratamientos de defoliación y las dos fechas de muestreo. Se utilizó la aproximación Multivariada mediante el estadístico de Wilks (Wilks, 1932). Debido a que no se observó interacción significativa ( $p > 0,05$ ) entre los factores y el tiempo, se promediaron los datos de todas las fechas involucradas y se informa dicho promedio para cada año. La separación de medias se realizó mediante el test de Fisher (LSD) protegido, con un nivel de significación del 0,05.

#### 4.4.3 Resultados:

##### 4.4.3.1 *Leymus cinereus* versus *Pappophorum vaginatum*:

No se observó efecto del tratamiento ( $p > 0,05$ ) en ninguno de los años de estudio (Fig. 4.21). En ambos años, los cultivares introducidos mostraron mayor ( $p < 0,05$ ) porcentaje de MA que *P. vaginatum*. Se observó además una disminución de la variable entre un año y el siguiente.

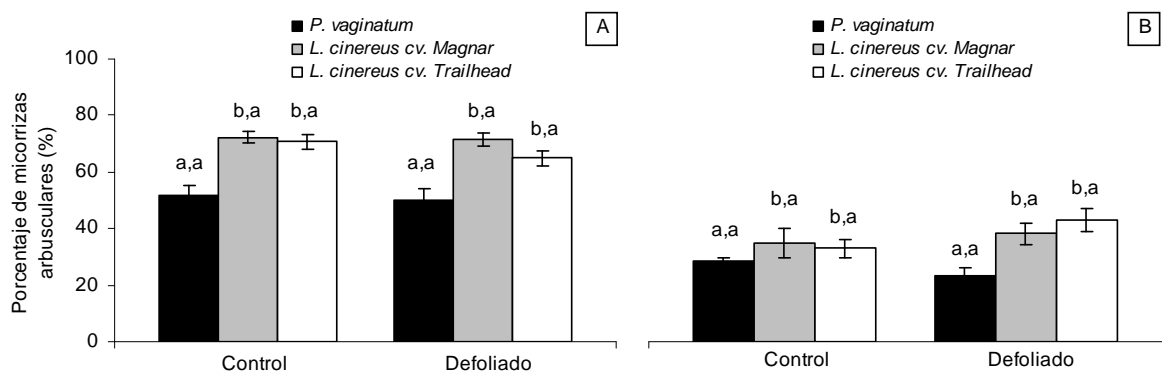


Figura 4.21. Porcentaje de micorrizas arbusculares en raíces de plantas de tres genotipos expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2006/2007 (A) y 2007/2008 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=16$ . Dentro de cada ciclo de estudio, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

##### 4.4.3.2 *Leymus cinereus*, *Achnatherum hymenoides* y *Eragrostis curvula* versus *Pappophorum vaginatum*:

En ambos años de estudio, no se detectaron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre los tratamientos (Fig. 4.22). El primer año, los cultivares de *L. cinereus* mostraron mayor ( $p < 0,05$ ) porcentaje de MA en sus raíces (Fig. 4.22A). A su vez, *P. vaginatum* superó ( $p < 0,05$ ) a los cultivares de *A. hymenoides* y al pasto llorón, que presentaron los menores valores.

El segundo año, *P. vaginatum* igualó ( $p>0,05$ ) a los cultivares de *L. cinereus* (Fig. 4.22B), y ambos superaron ( $p<0,05$ ) al cultivar ‘Paloma’. ‘Magnar’ y *P. vaginatum*, a su vez, presentaron mayores ( $p<0,05$ ) porcentajes de MA que el pasto llorón. Se observó además una marcada disminución de la variable entre un año y el siguiente en los genotipos *P. vaginatum* y *L. cinereus* cultivares ‘Magnar’ y ‘Trailhead’.

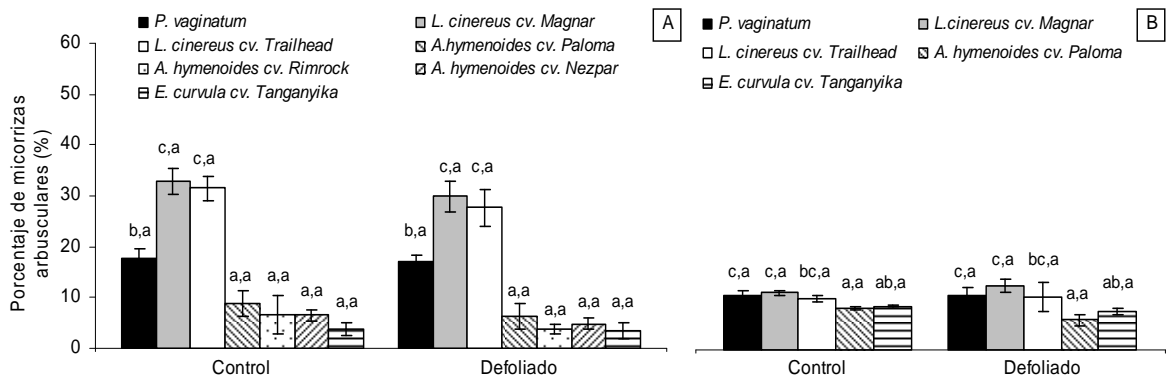


Figura 4.22. Porcentaje de micorrizas arbusculares en raíces de plantas de siete (2007/2008) o cinco genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 (A) y 2008/2009 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=14$  (2007/2008) o  $n=7$  (2008/2009). Dentro de cada ciclo de estudio, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p<0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

#### 4.4.3.3 Genotipos nativos:

No se encontraron diferencias ( $p>0,05$ ) entre los genotipos ni entre los tratamientos durante el primer año de estudio (Fig. 4.23A). El segundo año, sólo se encontraron diferencias entre los genotipos, con mayores valores ( $p<0,05$ ) en *P. vaginatum* (Fig. 4.23B).

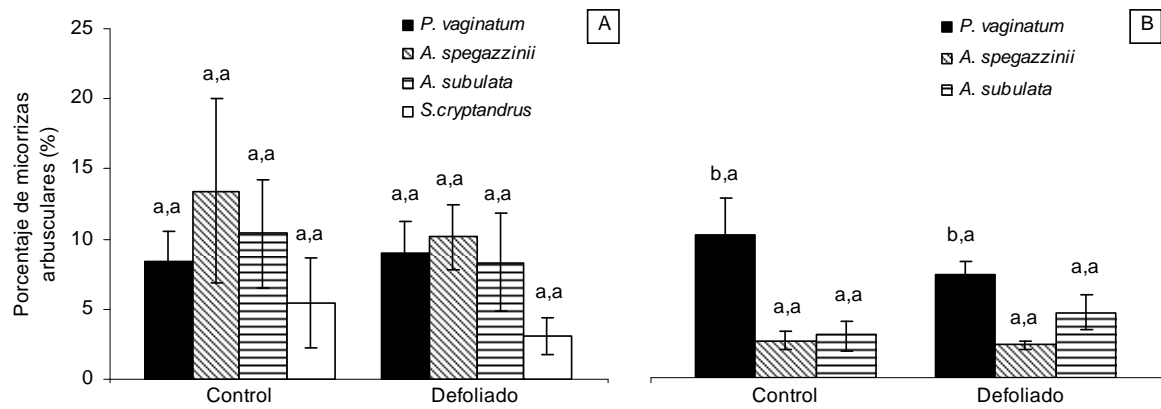


Figura 4.23. Porcentaje de micorrizas arbusculares en raíces de plantas de cuatro (2007/2008) o tres genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) durante los períodos 2007/2008 (A) y 2008/2009 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=12$ . Dentro de cada ciclo de estudio, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primer letra) o entre tratamientos (segunda letra).

#### 4.4.4 Discusión:

A pesar que la remoción de material fotosintético puede tener un efecto sobre la asignación de carbono hacia las raíces y, en consecuencia, hacia los microorganismos que albergan, no se observaron efectos de la defoliación sobre la colonización por hongos micorrízicos, en ninguno de los genotipos estudiados. En un meta-análisis realizado por Barto y Rilling (2010) sobre 99 experimentos de 33 publicaciones distintas, encontraron que la herbivoría (real o simulada) solo reducía la colonización en un 3% de las especies estudiadas. Entre las gramíneas perennes, esta reducción fue del 4%. Muchas especies que sufren el impacto del pastoreo presentan micorrizas. La respuesta de las micorrizas a la pérdida de tejido aéreo puede ser de corto plazo, y los niveles de colonización retornarían a la normalidad a medida que la nueva biomasa es producida (Barto y Rilling, 2010). Además, el incremento en la adquisición de nutrientes del suelo, inherente al mutualismo planta-hongo, contribuiría a la compensación de las pérdidas ocasionadas por los herbívoros, especialmente en ambientes poco fértiles (Walling y Zabinski, 2006).

Los cultivares de *L. cinereus* presentaron los mayores valores de colonización por hongos micorrízicos, superando o igualando además al genotipo nativo. Esto indica que, a pesar de tratarse de un genotipo introducido, y debido a la ausencia de especificidad en las relaciones hospedador-hongo (Allen *et al.*, 1989), ambos cultivares de *L. cinereus* son capaces de establecer relaciones simbióticas con las especies de hongos nativas. Esta capacidad podría contribuir a su establecimiento y supervivencia en los pastizales locales donde eventualmente ocurriría su introducción. Trabajos recientes informan que un mayor porcentaje de hongos micorrízicos en raíces de especies introducidas en relación a las especies nativas, favorecería la supervivencia y colonización de nuevos ambientes por parte de las primeras (Fumanal *et al.*, 2006; Walling y Zabinski, 2006; Shah y Reshi, 2007; Shah *et al.*, 2008).

Varios autores han informado que las gramíneas C<sub>3</sub> serían poco dependientes de la relación simbiótica con micorrizas, aun en ambientes con baja disponibilidad de nutrientes (Hetrick *et al.*, 1990), mientras que las gramíneas C<sub>4</sub> funcionarían como micótrofas obligadas (Hetrick *et al.* 1990; Hartnett *et al.*, 1994; Wilson y Hartnett, 1997). En este estudio, sin embargo, los cultivares introducidos de *L. cinereus*, gramínea con metabolismo



C<sub>3</sub>, tuvieron mayores porcentajes de colonización que los genotipos nativo y naturalizado (C<sub>4</sub>) lo que sugiere una mayor dependencia de las micorrizas en el genotipo introducido.

Entre los genotipos nativos, *P. vaginatum* presentó mayores o similares valores de colonización que los genotipos de *Aristida* y *S. cryptandrus*. Por lo tanto, la presencia de micorrizas en *P. vaginatum* podría representar una ventaja competitiva sobre los demás genotipos, contribuyendo a su supervivencia en los pastizales naturales del Monte.

A pesar de no observarse efectos de la defoliación sobre las MA, sí se observó una disminución en su ocurrencia, entre años sucesivos de estudio, posiblemente debido a las menores precipitaciones registradas. La humedad del suelo determina en gran medida el suministro de nutrientes disponibles, y afecta el flujo de agua a través de la planta y la ganancia de carbono fotosintético (Allen *et al.*, 1989). Se ha documentado que bajo condiciones de déficit de agua en el suelo, los hongos micorrízicos pueden mejorar las relaciones hídricas de las plantas, en comparación a aquellas cuyos sistemas radicales carecen de micorrizas (Allen y Allen, 1986; Nelsen, 1987; Friese y Allen, 1991; Jakobsen *et al.*, 1992). Sin embargo, la influencia del estado hídrico del suelo con o sin defoliación sobre las MA no está clara. El estrés hídrico puede reducir la formación de micorrizas arbusculares en varias especies de gramíneas, lo que está asociado en parte a la intensidad del estrés (Mohammad *et al.*, 1982; Allen *et al.*, 1989; Auge *et al.*, 1995). Cerligione *et al.* (1988) observaron una disminución en el porcentaje de colonización por hongos micorrízicos en plantas de *Schizachyrium scoparium* a medida que disminuía el contenido de agua en el suelo. Cambios drásticos en la estructura del suelo pueden reducir la colonización por MA (Stahl, 1988; Smith y Read, 2008). Una disminución en la humedad del suelo puede ocasionar la compactación y la reducción en el tamaño de los poros, afectando la esporulación y germinación de los hongos micorrízicos (Allen y Allen, 1980). Las esporas contribuyen a la supervivencia del hongo durante períodos de sequía prolongados y su germinación constituye una fuente importante de infección en ambientes semiáridos (Veenendaal *et al.*, 1992). En este caso, sería la disponibilidad hídrica del suelo, más que la herbivoría, la responsable de regular las interacciones entre las plantas y los hongos micorrízicos.

## **4.5 Producción y partición de biomasa aérea:**

### **4.5.1 Introducción:**

El rendimiento en materia seca es el parámetro de mayor interés práctico en las especies forrajeras. Su producción depende principalmente del área foliar, que está determinada por el número y tamaño de las hojas, y el tiempo de supervivencia de éstas (Busso y Richards, 1995). El número de hojas es gobernado principalmente por aspectos genéticos de la planta mientras que la tasa de expansión de las hojas depende en gran medida de factores externos, entre los cuales la defoliación y la disponibilidad hídrica se encuentran entre los más importantes (Farah, 1981).

La controversial hipótesis de la optimización por herbivoría, de mediados de los '70, establece que la producción primaria neta anual aumenta en plantas pastoreadas por encima de la de aquellas no pastoreadas a medida que se incrementa la intensidad del pastoreo hasta un nivel óptimo, por encima del cual se observa una disminución debido a una intensidad demasiado severa (McNaughton, 1979, 1983; Hilbert *et al.*, 1981). De esta forma, las plantas pastoreadas deben exhibir mecanismos que les permitan incrementar sus tasas de crecimiento por encima de las de las plantas no pastoreadas ya que deben reemplazar la biomasa removida por los herbívoros (Briske y Richards, 1995). Los resultados de trabajos teóricos y experimentales, a campo y de laboratorio, indican que la producción primaria neta aérea puede ser estimulada por el pastoreo bajo algunas circunstancias (Hilbert *et al.*, 1981; Yamauchi y Yamamura, 2004; Van Staalduinen y Anten, 2005; Hayashi *et al.*, 2007). Sin embargo, también se ha observado que una defoliación leve, cuando las condiciones lumínicas y de humedad son las adecuadas para el rebrote, puede ejercer poca influencia en la producción primaria neta anual (Williamson *et al.*, 1989).

Una variedad de mecanismos propuestos y observados pueden dar cuenta del incremento en la producción primaria neta luego de una defoliación. Algunos de estos mecanismos incluyen: (1) aumento de la tasa fotosintética del tejido residual, (2) aumento de la asignación de fotoasimilados y de sustratos de reserva hacia la producción de nueva área foliar, (3) remoción del tejido activo más viejo y con menor capacidad fotosintética, (4) aumento de la longevidad del tejido remanente, (5) aumento del macollaje o

crecimiento de las yemas laterales por remoción de la dominancia apical, (6) o por apertura de la cubierta vegetal y aumento de la penetración lumínica, y (7) aumento en la eficiencia en el uso del agua por medio de la reducción de la superficie transpirante (Hilbert *et al.*, 1981; Belsky, 1986; Hayashi *et al.*, 2007).

A pesar de la discusión planteada, no cabe duda que la herbivoría modifica la fisiología y estructura de las plantas defoliadas en forma compleja, afectando al mismo tiempo las interacciones entre la planta y su ambiente biótico y abiótico (Hilbert *et al.*, 1981). Por lo tanto, el conocimiento de los efectos de la herbivoría y de los mecanismos de respuesta de las especies vegetales es crítico a la hora de predecir su comportamiento cuando se hallen sometidas a niveles similares de disturbio.

En zonas semiáridas, las gramíneas primavera-estivales  $C_4$  son siempre más exitosas que las  $C_3$  (Stritzler *et al.*, 2007). Esto se debe al sistema fotosintético que poseen las especies con metabolismo  $C_4$ , que resulta más eficiente en la captación de  $CO_2$  con altas temperaturas e intensidad de luz (Sage, 2004). La fotosíntesis en plantas  $C_4$  puede ocurrir bajo condiciones de estrés térmico e hídrico, cuando la fotosíntesis en especies  $C_3$  estaría limitada (Stritzler *et al.*, 2007). Además, las especies de gramíneas  $C_4$  se caracterizan por una mayor tolerancia a la defoliación que las especies  $C_3$  (Heckathorn *et al.*, 1999). Por estas razones, las gramíneas primavera-estivales  $C_4$  prosperan y producen más materia seca en ambientes cálidos y en suelos pobres, con sequías frecuentes y severas (Black, 1971; Stritzler *et al.*, 2007).

La distribución del carbono asimilado entre las distintas estructuras aéreas de la planta también contribuye a determinar su productividad forrajera. Esta distribución puede verse afectada, entre otras cosas, por factores ambientales, el hábitat y la historia de vida de las especies y por factores bióticos como la herbivoría (Abrahamson, 1975; Snell y Burch, 1975). La partición de los recursos es importante en la historia ecológica y evolutiva de cualquier individuo, ya que la manera en que una planta asigna recursos para el crecimiento, el mantenimiento y la reproducción afectará eventualmente su supervivencia y contribución a las generaciones futuras (Abul-Fatih y Bazzaz, 1979). El conocimiento de la existencia de cambios en la asignación de biomasa a las partes vegetativas y reproductivas de la planta es útil para evaluar los efectos de las limitaciones impuestas por el ambiente físico o por la herbivoría.

Varios autores han informado la existencia de diferencias en el patrón de asignación de biomasa hacia los distintos órganos de la planta entre gramíneas nativas e introducidas (Williams y Black, 1994; Bakker y Wilson, 2001). En general se informa una mayor asignación hacia la producción de láminas en especies introducidas en relación a las nativas (Pavlik, 1983; Baruch *et al.*, 1985; Schierenbeck *et al.*, 1994; Williams y Black, 1994).

En este capítulo se evalúa el efecto de la defoliación aplicada temprano y a mediados de la estación de crecimiento, sobre la producción forrajera en los genotipos nativos, introducidos y naturalizado, y sobre la partición de la biomasa aérea en los genotipos nativos y los cultivares introducidos de *L. cinereus*. Las hipótesis de este estudio fueron que (1) las plantas defoliadas y sin defoliar de los genotipos nativo y naturalizado no difieren en su performance productiva y además tienen una mayor producción forrajera que los genotipos introducidos y (2) la partición de materia seca entre órganos aéreos difiere en los genotipos nativos e introducidos.

## **4.5.2 Materiales y métodos:**

### **4.5.2.1 Mediciones:**

La producción de biomasa aérea se determinó en todas las plantas del Sitio 1 y 2 empleadas para las mediciones de demografía y crecimiento. El material aéreo se cosechó al momento de las defoliaciones (primaveras de 2006, 2007 y 2008) en las plantas defoliadas, y al final del ciclo de crecimiento (otoños de 2007, 2008 y 2009), en todas las plantas. Este material cosechado se secó a 70°C durante 72 hs y luego se pesó, a fin de obtener la producción de materia seca total anual, para cada genotipo y cada tratamiento.

En cada planta cosechada de *P. vaginatum* y de los dos cultivares introducidos de *L. cinereus*, en el Sitio 1, y de los genotipos nativos del Sitio 2, se separó la biomasa aérea en láminas, vainas, tallos y estructuras reproductivas, y se volvió a pesar. Esto permitió estudiar la partición diferencial de la materia seca en dichos genotipos, expresada como porcentaje del peso seco total producido por la planta (Marcelis, 1996). Se calculó además la relación peso seco de hojas/peso seco de tallos (relación hoja/tallo), considerando a la hoja como la lámina más su vaina.

### **4.5.2.2 Análisis estadísticos:**

Los datos fueron analizados empleando el software estadístico INFOSTAT (Di Rienzo *et al.*, 2009). La producción de biomasa aérea se expresó como peso seco/cm<sup>2</sup> de área basal de la planta, con propósitos comparativos. El peso seco/cm<sup>2</sup> y porcentaje del peso seco total asignado a las distintas estructuras de la planta, fueron transformados con  $\ln(x+1)$  y  $\arcsen \sqrt{x}$ , respectivamente, a fin de cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad (Sokal y Rohlf, 1984). En las figuras se presentan los valores sin transformar. Los datos se evaluaron con ANOVA Doble, tomándose como factores los genotipos y los tratamientos. Sólo en el caso del análisis del porcentaje del peso seco asignado a las estructuras reproductivas, en plantas del Sitio 1, se empleó ANOVA Simple, debido a que sólo *P. vaginatum* presentó estructuras reproductivas durante el período de estudio. La separación de medias se realizó mediante el test de Fisher (LSD) protegido, con un nivel de significación del 0,05.

### 4.5.3 Resultados:

#### 4.5.3.1 *Leymus cinereus* versus *Pappophorum vaginatum*:

##### *Producción de biomasa aérea:*

No se observaron diferencias ( $p < 0,05$ ) entre genotipos en ambos años de estudio (Fig. 4.24A y B). Durante el primer año las plantas defoliadas superaron ( $p < 0,05$ ) a las control en producción de materia seca/cm<sup>2</sup> (Fig. 4.24A), mientras que en el segundo año, las igualaron ( $p > 0,05$ ; Fig. 4.24B).

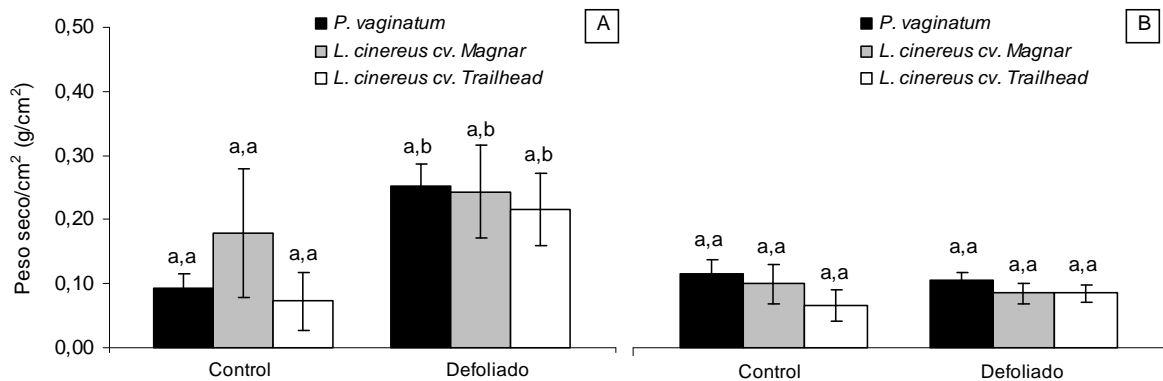


Figura 4.24. Peso seco/cm<sup>2</sup> en plantas de tres genotipos expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) al final de los períodos 2006/2007 (A) y 2007/2008 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=8$ . Dentro de cada ciclo de estudio, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primera letra) o tratamientos (segunda letra).

##### *Partición de la biomasa aérea:*

Láminas: en ambos años de estudio las plantas de los cultivares introducidos asignaron una mayor ( $p < 0,05$ ) proporción de su materia seca a la producción de láminas, en comparación con el genotipo nativo (Fig. 4.25A y B). Estos valores además fueron mayores ( $p < 0,05$ ) en plantas defoliadas que en no defoliadas en los tres genotipos estudiados.

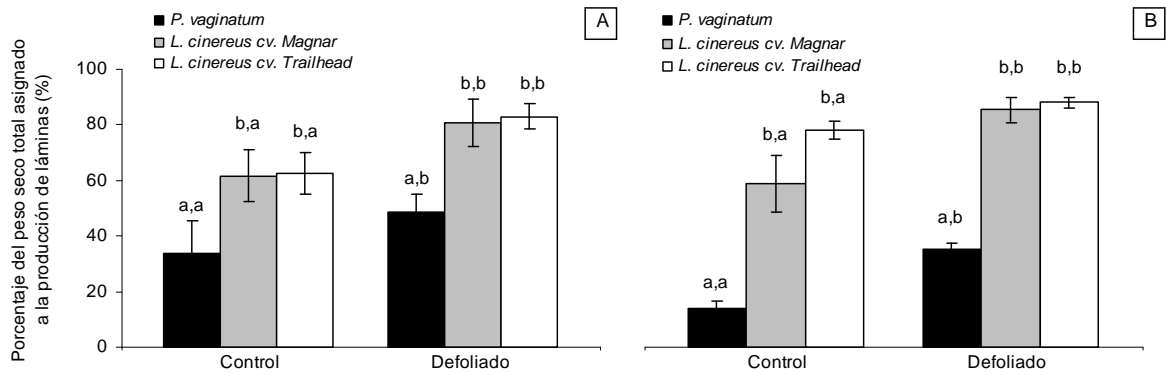


Figura 4.25. Porcentaje del peso seco total asignado a la producción de láminas en plantas de tres genotipos expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) al final de los períodos 2006/2007 (A) y 2007/2008 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=8$ . Dentro de cada ciclo de estudio, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primera letra) o tratamientos (segunda letra).

Vainas: en ambos años de estudio, las plantas control asignaron mayor ( $p < 0,05$ ) proporción de su materia seca a la producción de vainas que las plantas defoliadas (Fig. 4.26A y B). Durante el primer año no se observaron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre genotipos (Fig. 4.26A), pero sí durante el segundo año, con mayores ( $p < 0,05$ ) valores en *P. vaginatum* que en los genotipos introducidos (Fig. 4.26B).

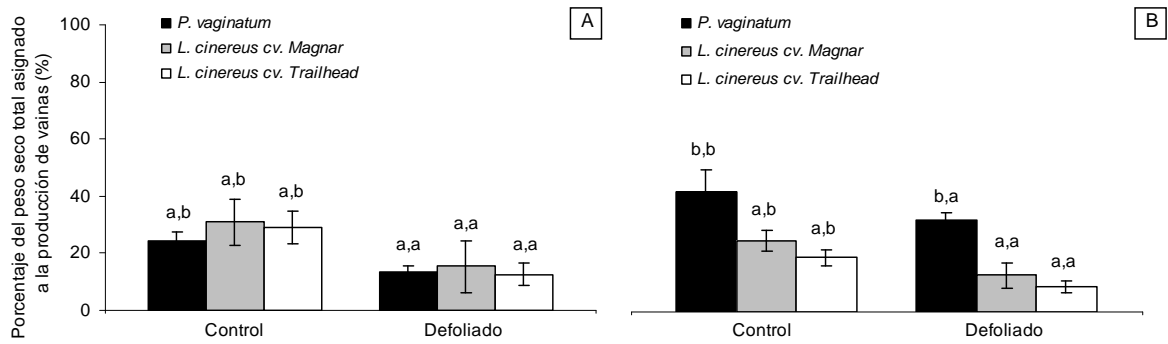


Figura 4.26. Porcentaje del peso seco total asignado a la producción de vainas en plantas de tres genotipos expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) al final de los períodos 2006/2007 (A) y 2007/2008 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=8$ . Dentro de cada ciclo de estudio, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p<0,05$ ) entre genotipos (primera letra) o tratamientos (segunda letra).

Tallos: Durante el primer año, ambos cultivares introducidos superaron ( $p<0,05$ ) al genotipo nativo (Fig. 4.27A), sin observarse efecto del tratamiento ( $p>0,05$ ). El segundo año, *P. vaginatum* incrementó la proporción de materia seca asignada a la producción de tallos, igualándose ( $p>0,05$ ) a ‘Magnar’ y superando ( $p<0,05$ ) a ‘Trailhead’ (Fig. 4.27B). Además, los valores fueron superiores ( $p<0,05$ ) en plantas control que en plantas defoliadas en los tres genotipos (Fig. 4.27B).

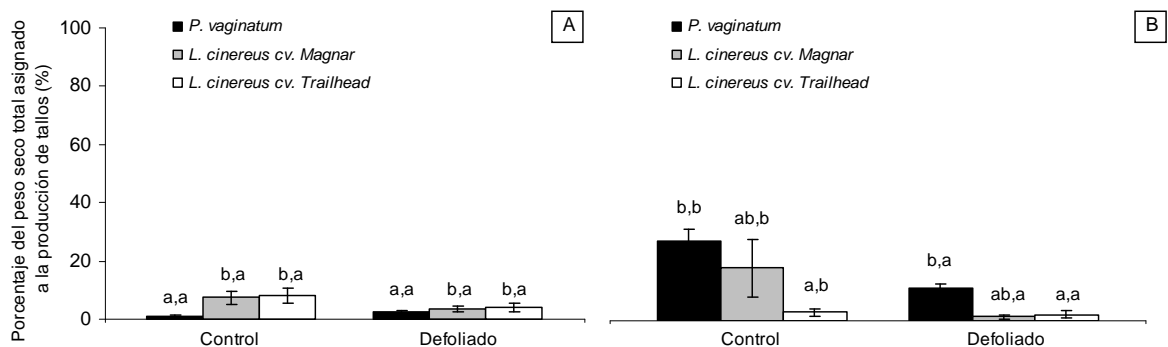


Figura 4.27. Porcentaje del peso seco total asignado a la producción de tallos en plantas de tres genotipos expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) al final de los períodos 2006/2007 (A) y 2007/2008 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=8$ . Dentro de cada ciclo de estudio, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p<0,05$ ) entre genotipos (primera letra) o tratamientos (segunda letra).



Estructuras reproductivas: sólo *P. vaginatum* produjo estructuras reproductivas durante el período de estudio. No se observó efecto del tratamiento ( $p > 0,05$ ) en ambos años de estudio (Fig. 4.28A y B).

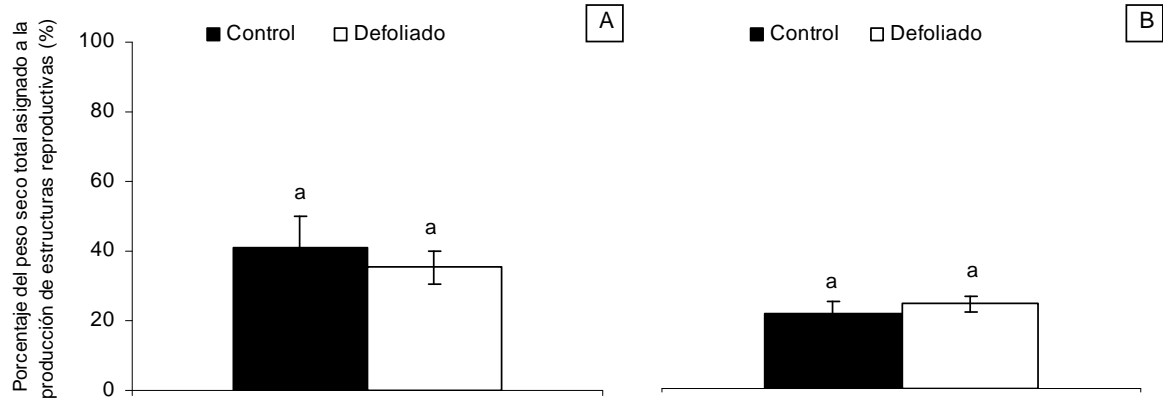


Figura 4.28. Porcentaje del peso seco total asignado a la producción de estructuras reproductivas en plantas de *P. vaginatum* expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) al final de los períodos 2006/2007 (A) y 2007/2008 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=8$ . Dentro de cada ciclo de estudio, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre tratamientos.

Relación hoja/tallo: en ambos años de estudio, la defoliación produjo un incremento ( $p < 0,05$ ) de la relación hoja/tallo en los tres genotipos (Fig. 4.29A y B). Durante el primer año no hubo diferencias ( $p > 0,05$ ) entre genotipos (Fig. 4.29A), pero sí durante el segundo año, en el cual los genotipos introducidos tuvieron una mayor ( $p < 0,05$ ) relación hoja/tallo que el genotipo nativo (Fig. 4.29B).

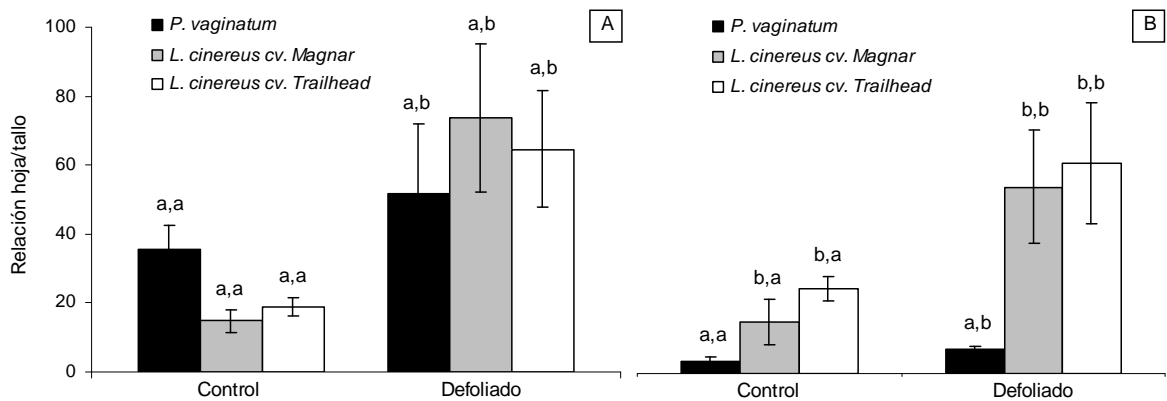


Figura 4.29. Relación peso seco de hojas/peso seco de tallos en plantas de tres genotipos expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) al final de los períodos 2006/2007 (A) y 2007/2008 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=8$ . Dentro de cada ciclo de estudio, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primera letra) o tratamientos (segunda letra).

#### 4.5.3.2 *Leymus cinereus*, *Achnatherum hymenoides* y *Eragrostis curvula* versus *Pappophorum vaginatum*:

##### *Producción de biomasa aérea:*

Durante el primer año, hubo mayor ( $p < 0,05$ ) producción de materia seca/cm<sup>2</sup> en plantas defoliadas que en las no defoliadas (Fig. 4.30A), sin encontrarse diferencias ( $p > 0,05$ ) entre genotipos. Durante el segundo año, no se encontró efecto del tratamiento ( $p > 0,05$ ; Fig. 4.30B). El mayor ( $p < 0,05$ ) peso seco/cm<sup>2</sup> se observó en plantas de ‘Magnar’ en relación al genotipo nativo y a ‘Paloma’, y no se encontraron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre ambos cultivares introducidos de *L. cinereus* y el genotipo naturalizado (Fig. 4.30B).

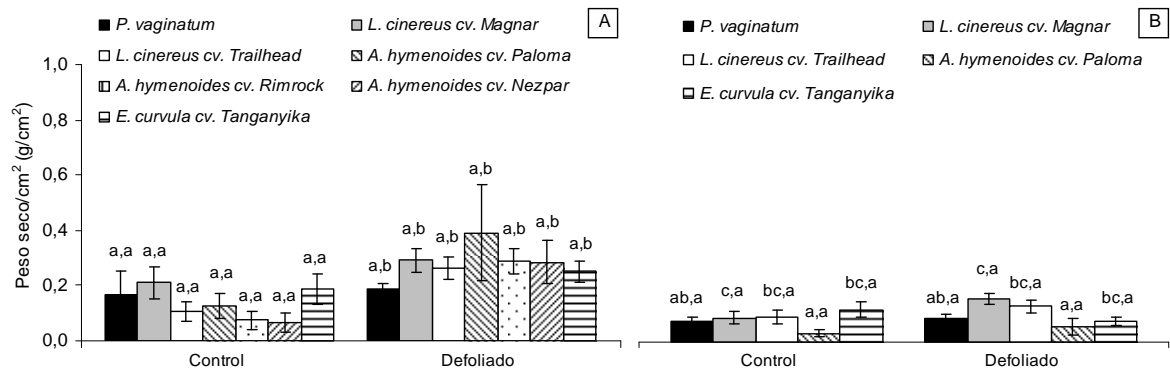


Figura 4.30. Peso seco/cm<sup>2</sup> en plantas de siete (2007/2008) o cinco genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) al final de los períodos 2007/2008 (A) y 2008/2009 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=7$ . Dentro de cada ciclo de estudio, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p<0,05$ ) entre genotipos (primera letra) o tratamientos (segunda letra).

#### 4.5.3.3 Genotipos nativos:

##### *Producción de biomasa aérea:*

Al finalizar el primer año de estudio, se observó mayor ( $p<0,05$ ) peso seco/cm<sup>2</sup> en plantas defoliadas que en plantas control (Fig. 4.31A). *A. subulata* presentó mayor ( $p<0,05$ ) producción de materia seca por unidad de área basal que los demás genotipos, sin encontrarse diferencias ( $p>0,05$ ) entre *P. vaginatum* y *A. spegazzinii*. *S. cryptandrus* fue el genotipo menos productivo ( $p<0,05$ ).

El segundo año, nuevamente *A. subulata* resultó ser el genotipo más productivo ( $p<0,05$ ), sin encontrarse diferencias ( $p>0,05$ ) entre los tratamientos (Fig. 4.31B).

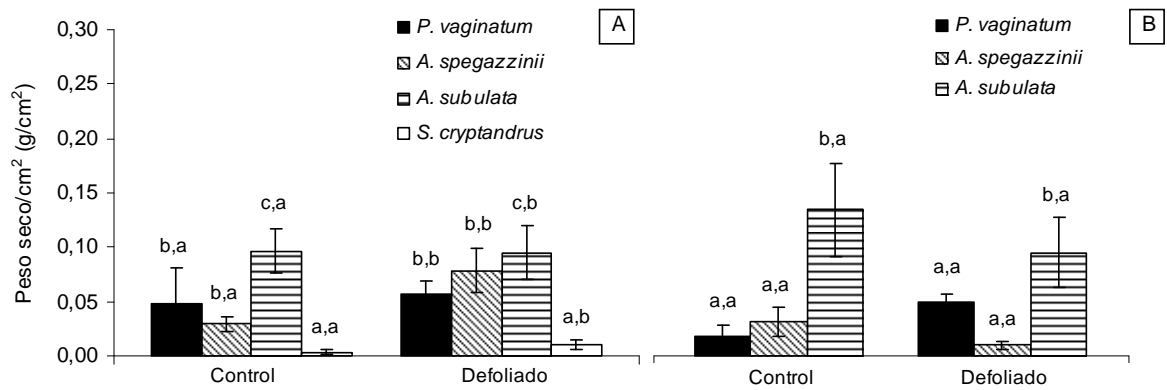


Figura 4.31. Peso seco/cm<sup>2</sup> en plantas de cuatro (2007/2008) o tres genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) al final de los períodos 2007/2008 (A) y 2008/2009 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de n=6. Dentro de cada ciclo de estudio, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primera letra) o tratamientos (segunda letra).

#### Partición de la biomasa aérea:

Láminas: no se observó efecto del tratamiento ( $p > 0,05$ ) en ambos años de estudio (Fig. 4.32A y B). El primer año, *S. cryptandrus* presentó los mayores ( $p < 0,05$ ) valores, sin encontrarse diferencias ( $p > 0,05$ ) entre *A. spegazzinii* y *P. vaginatum*, ni entre éste último y *A. subulata* (Fig. 4.32A).

El segundo año, *P. vaginatum* y *A. spegazzinii* tuvieron un mayor ( $p < 0,05$ ) porcentaje del peso seco asociado a la producción de láminas que *A. subulata* (Fig. 4.32B).

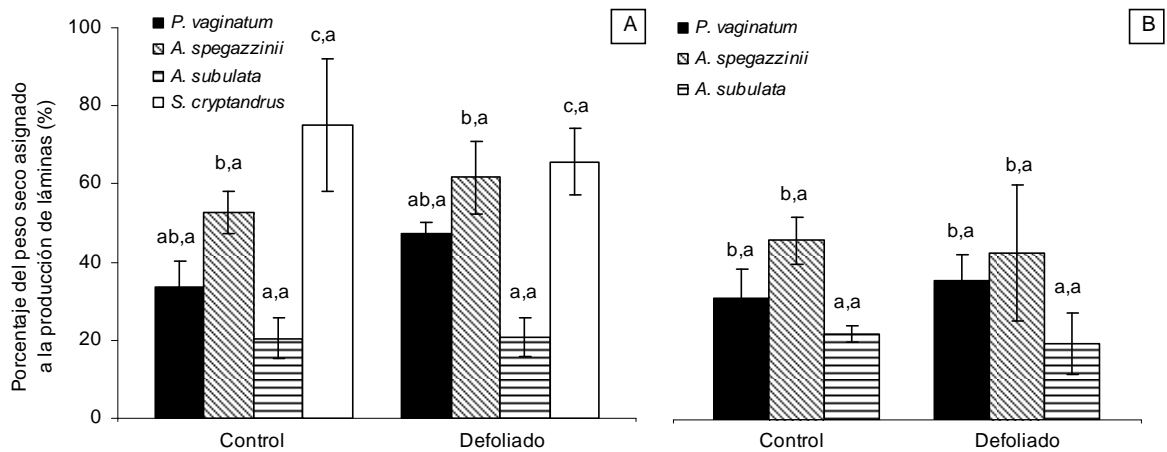


Figura 4.32. Porcentaje del peso seco total asignado a la producción de láminas en plantas de cuatro (2007/2008) o tres (2008/2009) genotipos expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) al final de los períodos 2007/2008 (A) y 2008/2009 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=6$ . Dentro de cada ciclo de estudio, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p<0,05$ ) entre genotipos (primera letra) o tratamientos (segunda letra).

Vainas: no se observaron diferencias ( $p>0,05$ ) entre genotipos ni tratamientos durante el primer año de estudio (Fig. 4.33A). El segundo año, las plantas defoliadas mostraron mayores valores ( $p<0,05$ ; Fig. 4.33B) que los controles sin defoliar, sin encontrarse nuevamente diferencias ( $p>0,05$ ) entre genotipos.

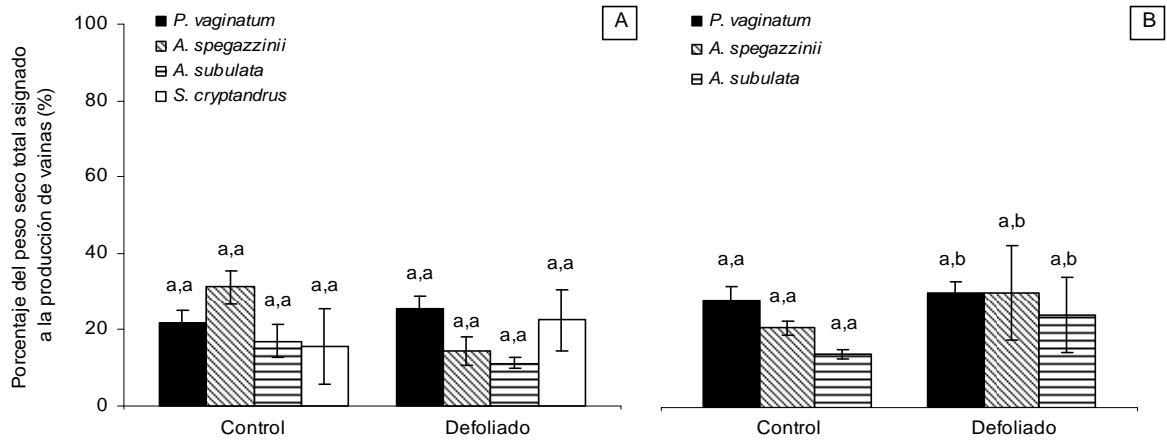


Figura 4.33. Porcentaje del peso seco total asignado a la producción de vainas en plantas de cuatro (2007/2008) o tres (2008/2009) genotipos expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) al final de los períodos 2007/2008 (A) y 2008/2009 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=6$ . Letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p<0,05$ ) entre genotipos (primera letra) o tratamientos (segunda letra).

Tallos: en ambos años de estudio se observó mayor ( $p<0,05$ ) proporción de biomasa asignada a la producción de tallos en *A. subulata* en comparación a los demás genotipos, sin encontrarse diferencias entre tratamientos (Fig. 4.34A y B).

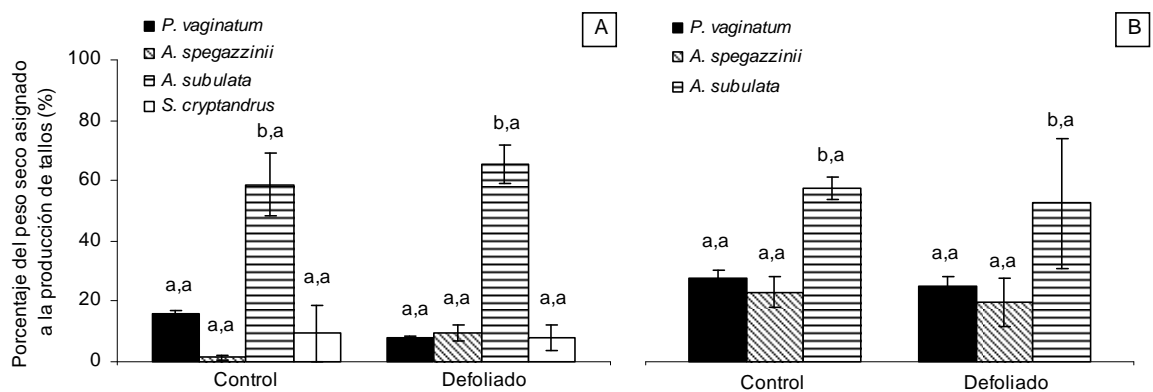


Figura 4.34. Porcentaje del peso seco total asignado a la producción de tallos en plantas de cuatro (2007/2008) o tres genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) al final de los períodos 2007/2008 (A) y 2008/2009 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=6$ . Dentro de cada ciclo de estudio, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p<0,05$ ) entre genotipos (primera letra) o tratamientos (segunda letra).

Estructuras reproductivas: no se observó efecto del tratamiento ( $p > 0,05$ ) en ambos años de estudio (Fig. 4.35A y B). Durante el primer año, *P. vaginatum* y *A. spegazzinii* designaron una mayor ( $p < 0,05$ ) proporción de su biomasa a la producción de estructuras reproductivas que los demás genotipos (Fig. 4.35A). El segundo año no se encontraron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre genotipos en la asignación de materia seca hacia la producción de estructuras reproductivas (Fig. 4.35B).

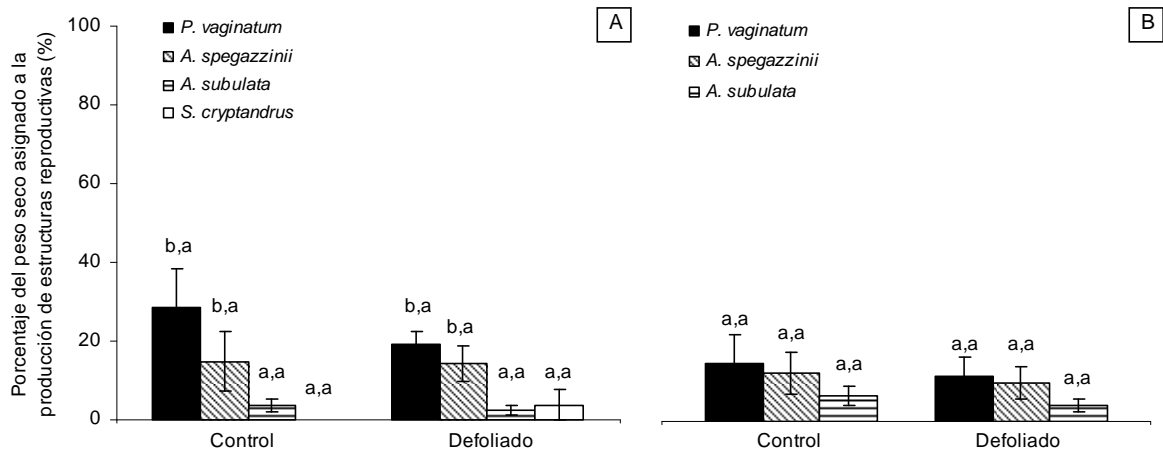


Figura 4.35. Porcentaje del peso seco total asignado a la producción de estructuras reproductivas en plantas de cuatro (2007/2008) o tres genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) al final de los períodos 2007/2008 (A) y 2008/2009 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm$  1 error estándar de  $n=6$ . Dentro de cada ciclo de estudio, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primera letra) o tratamientos (segunda letra).

Relación hoja/tallo: no se encontraron diferencias ( $p > 0,05$ ) entre tratamientos en ambos años de estudio (Fig. 4.36A y B). El primer año, los mayores ( $p < 0,05$ ) valores de relación hoja/tallo fueron para *A. spegazzinii* y *S. cryptandrus* en relación a *P. vaginatum* (Fig. 4.36A). El segundo año, *A. spegazzinii* superó ( $p < 0,05$ ) a los demás genotipos, seguido por *P. vaginatum* ( $p < 0,05$ ; Fig. 4.36B).

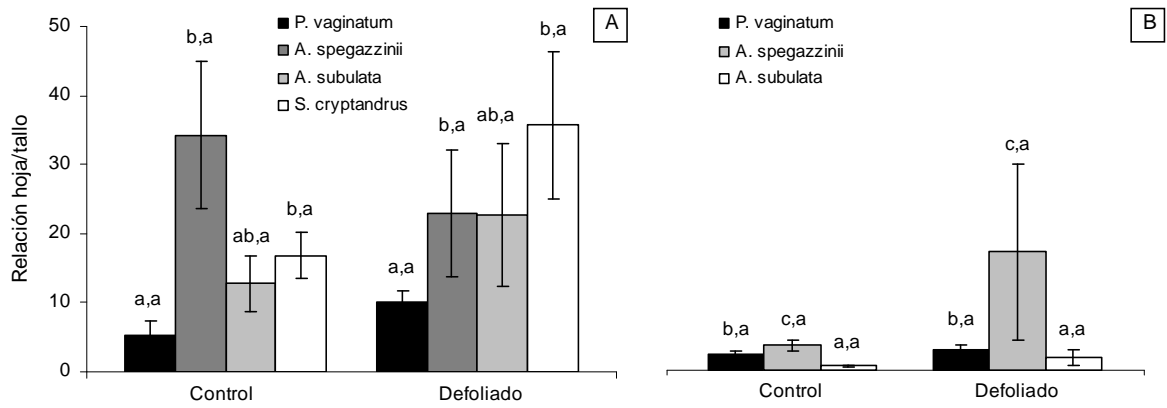


Figura 4.36. Relación peso seco de hojas/peso seco de tallos en plantas de cuatro (2007/2008) o tres genotipos (2008/2009) expuestas a dos tratamientos de defoliación (Control, Defoliado) al final de los períodos 2007/2008 (A) y 2008/2009 (B). Cada histograma es el promedio  $\pm 1$  error estándar de  $n=6$ . Dentro de cada ciclo de estudio, letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre genotipos (primera letra) o tratamientos (segunda letra).



#### 4.5.4 Discusión:

Belsky (1986), señaló que la producción de forraje en plantas defoliadas puede ser menor (subcompensación), similar (compensación exacta), o mayor (sobrecompensación) que en plantas no defoliadas. En este estudio, se observó sobrecompensación en las plantas defoliadas de todos los genotipos, durante los ciclos de crecimiento 2006/2007 y 2007/2008, y compensación exacta durante 2008/2009. Estos resultados indican que las plantas defoliadas crecieron más rápido durante los primeros dos ciclos de estudio que en el tercero, lo que les permitió a dichas plantas sobrecompensar la producción de forraje. El mayor crecimiento de las plantas durante 2008/2009 que en los dos años previos solo les permitió a las mismas compensar exactamente la cantidad de forraje producido. Estas respuestas en plantas defoliadas han sido ampliamente documentadas para una gran variedad de gramíneas perennes (Olson y Richards, 1988a; Gold y Caldwell, 1989; Noy-Meir, 1993) y otras herbáceas (Maschinski y Whitman, 1989; Paige, 1992). Las plantas defoliadas temprano o a mediados de la estación de crecimiento tuvieron más tiempo disponible para recuperarse y la mayoría de los meristemas activos permanecieron en las plantas luego de la defoliación (Becker *et al.*, 1997a; ver Tablas 3.1, 3.2 y 3.3 en Capítulo 3). Además, los valores de producción foliar resultaron similares en todas las plantas durante los dos primeros años de estudio, aun luego de dos eventos de defoliación durante cada ciclo de crecimiento (Capítulo 4, ítem 4.1).

Las plantas defoliadas no lograron superar a los controles sin defoliar en producción forrajera durante el período 2008/2009, luego de dos años sucesivos de defoliación. Durante este período, las plantas estuvieron expuestas a un mayor estrés hídrico respecto a los dos ciclos de estudio previos (ver Fig. 2.2, Capítulo 2). La disponibilidad de agua en el suelo es un determinante importante del crecimiento de las plantas y por lo tanto de la producción forrajera (Schultze, 1986). Más aun, el efecto de la intensidad de pastoreo sobre las gramíneas perennes es dependiente de la cantidad de lluvia recibida durante su ciclo de crecimiento (Biddescombe *et al.*, 1955). Un menor rendimiento del rebrote bajo condiciones de déficit hídrico también fue observado en otras especies de gramíneas perennes (Busso y Richards, 1995), incluyendo a *S. cryptandrus* (Chambers y Norton, 1993) y *E. curvula* (Sánchez y Bredan, 1991). Además, la reducción en la producción de biomasa en años subsiguientes a tratamientos de defoliación previos también ha sido informada en diferentes gramíneas perennes en pastizales naturales (Vogel

y Bjugstad, 1968; Zhang y Romo, 1994). Esta reducción en la producción de biomasa aérea ha sido atribuida en parte al progresivo agotamiento de las reservas orgánicas de la planta (Richards y Caldwell, 1985). La recuperación del tejido removido por la defoliación requiere de una gran inversión de energía (Belsky, 1986). Si el pastoreo se reitera con una frecuencia mayor a la que la planta puede soportar, la velocidad de producción del rebrote se reduce entre sucesivas defoliaciones, las plantas pierden vigor y finalmente mueren, ya que no pueden recuperar las reservas invertidas en los sucesivos rebrotes (Briske, 1991). Defoliaciones durante años consecutivos también han reducido la producción de nuevas macollas y el tamaño de las mismas (Stout *et al.*, 1980; Busso *et al.*, 1989; Willms y Fraser, 1992), componentes del crecimiento importantes para la producción forrajera. En este caso, la menor producción forrajera observada en las especies del Sitio 1 durante 2008/2009, también puede atribuirse a una disminución por efecto de la defoliación en el número de macollas/planta observado (Capítulo 4, ítem 4.1). Sin embargo, a pesar de observarse dicha reducción durante el último año de estudio, ésta logró igualar a la producción de las plantas sin defoliar. De modo que, aun luego de dos eventos de defoliación al año, todos los genotipos lograron mantener una producción de biomasa aérea similar a los controles, aun bajo condiciones de estrés hídrico severo. Este resultado indica que las plantas defoliadas tuvieron que crecer más rápidamente que las plantas control para igualar su producción forrajera, lo que sugiere la existencia de tolerancia a la defoliación.

Los cultivares introducidos, lograron igualar y en algunos casos superar a los genotipos nativo y naturalizado en producción forrajera por unidad de área basal. Estos resultados, que alentarían en un principio la introducción de los genotipos estudiados, concuerdan con los informados por otros autores para *A. hymenoides*. En este genotipo el pastoreo fuerte y prolongado en el tiempo produce pocos efectos sobre su producción forrajera y de semillas (Orodho y Trlica, 1990; Chambers y Norton, 1993; Orodho *et al.*, 1990, 1998). En el caso de *L. cinereus*, las defoliaciones por debajo de los 10 cm de altura afectan el rebrote de las plantas, y comprometen su supervivencia, debido a la escasa cantidad de tejido remanente y a una gran reducción de los carbohidratos de reserva (White, 1973; Perry y Chapman, 1974, 1975). Este hecho se ha asociado en parte a las demandas energéticas relacionadas con la elevación de los meristemas apicales, y a su eventual remoción durante la defoliación. Sin embargo, durante el transcurso de este estudio (2006/2009) no se observó elevación de los meristemas apicales en ninguno de los

cultivares de *L. cinereus*, evento que seguramente hubiera afectado la respuesta de las plantas a la defoliación.

Las plantas de pasto llorón mostraron una producción de biomasa similar por unidad de área basal que el genotipo nativo. La defoliación a baja altura desde el nivel del suelo, o la ausencia de la misma, por períodos prolongados, puede resultar perjudicial en este genotipo. Esto último se ha asociado a un incremento en la senescencia de las macollas, lo que conduciría a una reducción en la producción y en la vida funcional de las plantas (Dahl y Cotter, 1984; Wan y Sosebee, 2002). Sin embargo, en el presente estudio, aun luego de dos defoliaciones a 5 cm de altura, no se llegó a apreciar reducción en la producción aérea de las plantas defoliadas en comparación a los controles.

En el caso de los genotipos nativos, *A. subulata* fue el que presentó mayor producción aérea por unidad de área basal, posiblemente debido a la mayor proporción de materia seca que destina a la producción de tallos. Además, los cuatro genotipos mostraron tolerancia a la defoliación, aunque *S. cryptandrus* no pudo ser evaluado durante el último año de estudio. Otros autores han señalado que pastoreos moderados o severos reducirían la supervivencia de este genotipo, especialmente bajo condiciones de estrés hídrico (Chambers y Norton, 1993; Holechek *et al.*, 2003). En este estudio, las plantas lograron tolerar la intensidad de defoliación impuesta, superando en producción aérea a las plantas control, en un año con bajas precipitaciones. Sin embargo, la cantidad de biomasa producida fue muy reducida en comparación con los demás genotipos nativos. Gabutti *et al.* (2000), en un estudio sobre la producción de *S. cryptandrus* en el Caldenal, también informaron una baja producción de forraje en este genotipo, que además se veía reducida por efecto de la competencia con otras especies nativas más agresivas, cuando se mantiene sin pastoreo por períodos prolongados.

No se tiene conocimiento de estudios previos que hayan evaluado la producción forrajera de *P. vaginatum* bajo tratamientos de defoliación. Trabajos realizados en *P. caespitosum*, que evaluaron la respuesta de la especie a distintas combinaciones de defoliación, concluyeron que el pastoreo de esta gramínea por debajo de los 15 cm de altura provocó una disminución en la producción de forraje, y redujo la acumulación de reservas en la corona y la producción de estructuras reproductivas (Quiroga *et al.* 2004; Quiroga *et al.*, 2005). Además, en *P. caespitosum* se encontró una relación directa entre la

producción forrajera y los factores climáticos, especialmente la precipitación (Cavagnaro y Dalmaso, 1983). Estos autores informaron que la defoliación a 5 cm de altura, aplicada una única vez durante el ciclo de crecimiento, no redujo la producción forrajera de esta especie.

La defoliación y el estrés hídrico, pueden afectar el crecimiento de cada órgano de la planta de manera diferente (Sobrado y Turner, 1986; Carvahlo y Schank, 1989), alterando el patrón de asignación de materia seca hacia las distintas estructuras (French y Turner, 1991; Singh, 1991, Cox y Conran, 1996). Este efecto se observó en la partición de materia seca entre algunos de los órganos estudiados, aunque la respuesta varió entre los distintos genotipos.

En las plantas defoliadas de los genotipos del Sitio 1, se observó una mayor proporción de recursos asignados a la producción de láminas que en plantas control, especialmente en los cultivares introducidos. Esto puede haberse debido, al menos en parte, a que éstos no destinaron recursos a la producción de estructuras reproductivas como lo hizo *P. vaginatum*. Sin embargo, la defoliación no afectó la proporción del peso seco que asignó el genotipo nativo a la producción de inflorescencias. Los resultados obtenidos concuerdan con los hallados por otros autores, que informan una mayor asignación de recursos hacia la producción de láminas en *L. cinereus*, y una ausencia de estructuras reproductivas (Busso *et al.*, 2004b). Es sabido que el valor nutritivo de las láminas es mayor que el de los tallos (Willms *et al.* 1980; Poppi *et al.*, 1981; Norton y Johnson, 1983). Por lo tanto, las plantas defoliadas de ambos genotipos de *L. cinereus* ofrecerían una mayor cantidad de material vegetal de mayor valor nutritivo para el pastoreo. Además, la defoliación produjo un incremento en la relación hoja/tallo, parámetro que ofrece una estimación cualitativa del forraje ofrecido al consumo por el ganado doméstico. Esta variable fue similar o mayor en los genotipos introducidos en relación al nativo.

En los genotipos nativos también se observó una mayor asignación de recursos a la producción de láminas, con excepción de *A. subulata*. Varios autores han informado en gramíneas una asignación preferencial de recursos hacia las láminas, seguida por las vainas (Williams, 1964; Ryle y Powell, 1975, 1976; Muldoon y Pearson, 1979; Danckwerts y Gordon, 1987). La mayor proporción de biomasa asignada a la producción de láminas se observó en *S. cryptandrus*, que prácticamente no produjo estructuras reproductivas. Las

poblaciones de gramíneas expuestas al pastoreo en general muestran una disminución en la producción de macollas reproductivas (Jameson, 1963; Crawley, 1985; Belsky, 1986; Maschinski y Witham, 1989; Anderson y Frank, 2003). Este hecho es de especial importancia para la conservación de las especies en los pastizales, donde el pastoreo puede aumentar la proporción de forraje de calidad (hojas) incrementando la fuerza de los tallos como órganos destino y limitando el número de macollas reproductivas (Gutman *et al.*, 2001). El costo de la reducción en el esfuerzo reproductivo puede tener consecuencias importantes en la subsiguiente dinámica poblacional. Sin embargo, a pesar que la proporción de recursos destinados a la fase reproductiva fue menor en relación a la vegetativa, no se observó un efecto negativo de la defoliación sobre la biomasa de las inflorescencias, y tanto *P. vaginatum* como las especies de *Aristida* pudieron invertir una razonable fracción de la biomasa producida en el componente reproductivo.

*Aristida subulata* destinó una gran parte de su peso seco total a la producción de tallos, superando incluso a la proporción destinada al componente foliar. Esto se vio reflejado en una menor relación hoja/tallo, por lo que este genotipo ofrecería un material vegetal de menor calidad nutritiva para los herbívoros, en comparación con los demás genotipos nativos. Montenegro (Ing. Montenegro, Chacra Experimental Patagones, Ministerio de Asuntos Agrarios de la Provincia de Bs. As., comunicación personal) informó mayores porcentajes de proteína bruta en tallos + hojas de *P. vaginatum* (promedio  $\pm$  error estándar:  $7,9 \pm 0,59$ ;  $n=22$ ) que de *A. subulata* ( $4,9 \pm 0,33$ ;  $n=10$ ). *Aristida spegazzinii* y *S. cryptandrus* serían los genotipos que presentan un forraje de mayor valor para el pastoreo. La defoliación solo afectó la proporción de biomasa asignada a la producción de vainas, durante el segundo año de estudio, incrementándola. Estas respuestas indican que los genotipos nativos son capaces de tolerar una severa presión de pastoreo. En particular, la amplia distribución y dominancia de *P. vaginatum* en estos pastizales expuestos a un pastoreo continuo durante décadas (Busso, 1997) es un indicio de su éxito en la estrategia de partición de los recursos.

---

### SÍNTESIS E INVESTIGACIONES FUTURAS

El sobrepastoreo y las prácticas de manejo inadecuadas de los pastizales naturales del centro de Argentina han llevado a una incipiente o incrementada erosión del suelo, y a la creación de ambientes desérticos en estas regiones templadas, semiáridas. Desafortunadamente, la producción de ganado doméstico, que se alimenta de la vegetación nativa, es la principal actividad económica en estas áreas (Busso, 1997). La escasez de genotipos de gramíneas perennes nativas, primavera-estivales, de buen valor forrajero en las comunidades vegetales de dichas áreas motiva la búsqueda de genotipos con tales características que logren recuperar y eventualmente incrementar la productividad de estos ambientes degradados. Con esta intención, se evaluaron la supervivencia y el rendimiento, y varios mecanismos que contribuyen a determinarlo, bajo un régimen de defoliación severo y condiciones de estrés hídrico del suelo. Estas son condiciones a las que normalmente se halla expuesta la vegetación de la región de estudio, dentro de la Provincia del Monte.

Los resultados obtenidos permitieron aceptar parte de las hipótesis planteadas inicialmente y rechazar otras. En general, el crecimiento de las plantas, en ambos tratamientos, fue afectado por la ocurrencia de un período de extrema sequía. Sin embargo, este tipo de eventos es habitual en la región, por lo que su ocurrencia constituyó una buena oportunidad para evaluar la performance de los genotipos estudiados bajo dichas condiciones.

Las plantas defoliadas de los genotipos nativo y naturalizado, mostraron, en general, similar proliferación y densidad de longitud radicales y porcentaje de formación de micorrizas, que las plantas control. Se determinaron una (1) disminución en la proliferación radical en *P. vaginatum* y (2) reducción en la densidad de longitud radical, en dicho genotipo y en pasto llorón (sólo durante el último año de estudio). Estos resultados conducirían a aceptar, al menos parcialmente, la hipótesis H1. En cuanto a las variables que contribuyen a la producción de forraje total anual, se observó un efecto negativo de la defoliación sobre la longitud foliar y la altura de las plantas en todos los genotipos. La

cantidad de macollas por planta y de hojas por unidad de área basal fueron similares durante el primer año en plantas control versus defoliadas. Esto permitió en parte que estas últimas lograran sobrecompensar la producción de materia seca de los controles. Sólo se observó un incremento del macollaje por efecto de la defoliación en el genotipo naturalizado. En general, las tasas de crecimiento relativas para la longitud foliar total no difirieron entre plantas defoliadas y no defoliadas en ambos genotipos. Excepto por la mayor producción de macollas en *E. curvula* luego de la defoliación, estos resultados no son indicativos de tolerancia a la defoliación en estos genotipos. Nuevamente, durante el último año (2008/2009), el efecto de una menor disponibilidad hídrica, luego de dos años sucesivos de defoliación, redujo la producción de hojas por unidad de área basal y de macollas por planta en estos genotipos y en los introducidos. A pesar que las plantas defoliadas lograron reponer el tejido perdido luego de la defoliación, los resultados obtenidos al cabo de dos años de estudio en los parámetros de producción forrajera conducirían a rechazar la hipótesis que indica que las plantas defoliadas de los genotipos nativo y naturalizado tendrán valores similares a las plantas no defoliadas para las variables que contribuyen a la producción de forraje total anual.

Las plantas control y defoliadas de *P. vaginatum* lograron superar o igualar a las plantas de los demás genotipos nativos en cuanto a densidad de longitud y peso radicales, y grado de asociación con micorrizas arbusculares. Mayores valores para estos parámetros seguramente contribuyen a determinar la capacidad competitiva en *P. vaginatum*. Contrariamente a lo esperado, la densidad de longitud radical y el porcentaje de colonización por hongos micorrízicos fueron inferiores en el genotipo naturalizado *E. curvula* que en *P. vaginatum*, por lo que esta parte de la hipótesis H2 debió rechazarse.

Las plantas defoliadas y no defoliadas de los genotipos nativo y naturalizado mostraron una mayor persistencia que los introducidos, lo que permitiría aceptar parcialmente la hipótesis H3. Sin embargo, los genotipos introducidos mostraron una tolerancia similar a la defoliación respecto al genotipo nativo *P. vaginatum*. Esto estuvo determinado por tasas de crecimiento relativas de longitud foliar total similares, en general, entre plantas defoliadas versus controles sin defoliar en dichos genotipos. Además los genotipos introducidos tuvieron valores similares, y en algunos casos superiores, de densidad de longitud radical, porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares y producción forrajera. En regiones cálidas y semiáridas, se ha informado una mejor

performance de especies con metabolismo  $C_4$  en comparación a las  $C_3$  (Ludlow, 1985). Sin embargo, los resultados obtenidos indicarían que las gramíneas  $C_3$  evaluadas pueden igualar a las  $C_4$  estudiadas en esta tesis en crecimiento y producción, lo que conduciría al rechazo de parte de la hipótesis H3 formulada.

La hipótesis H4 fue aceptada, ya que la partición diferencial de recursos hacia las distintas estructuras difirió entre los genotipos nativos e introducidos.

Analizando la respuesta de los genotipos introducidos, se puede concluir que, en general, presentaron una buena performance y tolerancia a la defoliación, debido a que la misma no difirió de aquella en el genotipo nativo *P. vaginatum*. En particular los cultivares de *L. cinereus*, lograron igualar, y en algunos casos superar, al genotipo nativo e introducido en producción de materia seca por unidad de área basal. Además, ofrecerían un material vegetal de mayor calidad que *P. vaginatum*, con al menos un 60% del peso seco aéreo total destinado a la producción de láminas. La defoliación estimuló además la proporción de materia seca destinada al reemplazo foliar, lo que se vio reflejado en una mayor relación hoja/tallo en las plantas defoliadas. En los cultivares de *A. hymenoides*, también se observó un importante desarrollo de láminas, especialmente en las plantas de 'Nezpar' y 'Rimrock,' que lograron superar a los genotipos nativo y naturalizado en producción y longitud foliar. Sin embargo, esto no se vio reflejado en una mayor producción de biomasa anual. Por otra parte, las plantas del cultivar 'Paloma' presentaron un mayor desarrollo reproductivo; situación desfavorable debido a que las estructuras reproductivas no son palatables durante la primavera (Pechanec y Stewart, 1949).

Las plantas de pasto llorón, mostraron un buen desarrollo y vigor, con un mayor número de macollas y área basal que el resto de los genotipos, aunque con un menor desarrollo individual por macolla. En este sentido, los cultivares de *L. cinereus*, que presentaron menor número de macollas por planta, mostraron un mayor desarrollo individual (mayor producción foliar), que le permitió igualar al genotipo naturalizado en producción forrajera por unidad de área basal. Es sabido que la palatabilidad y la calidad forrajera del pasto llorón decrecen a medida que las plantas se acercan a la madurez (Shoop y McIlvain, 1970; Vera *et al.*, 1973; Castro y Gallardo, 1984) o durante condiciones de sequía (Crider, 1945). Sin embargo, un adecuado manejo pueden incrementar o mantener la palatabilidad y/o el valor nutritivo (Gucker, 2009). La



defoliación permite la remoción de los residuos muertos de la planta y el rebrote de nuevas macollas de mayor valor nutritivo (Scanlan, 1983; Orr, 1998). La altura de defoliación usualmente recomendada para un manejo adecuado de esta especie sería de 10 cm (Dahl y Cotter, 1984). A diferencia del pasto llorón, *L. cinereus* retiene bien su valor proteico en la madurez y resiste el pastoreo fuerte y el pisoteo en estado de dormancia (Ogle *et al.*, 2002). Estas características, conjuntamente con aquellas asociadas a su capacidad competitiva, la posicionan como una buena candidata para ser introducida en los pastizales del Monte.

El principal inconveniente que presentan tanto *E. curvula* como los cultivares introducidos es la dificultad que presenta el establecimiento de sus plantas, hecho que quedó manifestado en este trabajo, debido a los reducidos porcentajes de supervivencia observados. El problema de la germinación y subsiguiente establecimiento de plántulas es de importancia en regiones semiáridas donde la superficie del suelo recibe humedad solo esporádica e irregularmente y la tasa de evaporación es alta (Sánchez y Brevedan, 1991). En el caso particular del pasto llorón, el reducido tamaño de su semilla, junto a una baja tasa de crecimiento ha dificultado su introducción en la zona de estudio (Brevedan *et al.*, 1997), especialmente cuando las condiciones hídricas resultan limitantes. Similares dificultades para el establecimiento de plantas de *A. hymenoides* y *L. cinereus* fueron informadas por otros autores para las regiones semiáridas de los Estados Unidos (Krall *et al.*, 1971; Perry y Chapman, 1974; Stubbendieck *et al.*, 1985; Jordan y Haferkamp, 1989; Vogel y Jensen, 2001).

Las respuestas observadas en el crecimiento y desarrollo de los genotipos nativos ponen de manifiesto su capacidad para enfrentar exitosamente las condiciones ambientales limitantes, y la existencia de una adecuada tolerancia a la defoliación. La remoción del material fotosintético no redujo el número de macollas por planta ni el número de hojas por unidad de área basal. Las plantas control versus defoliadas, y los distintos genotipos nativos, tuvieron tasas de crecimiento relativas para longitud foliar total similares. Además, la producción forrajera fue similar o superior en plantas defoliadas, sin observarse efectos negativos sobre la proporción de láminas producidas ni la relación hoja/tallo. Además, a pesar que se observó una menor producción de macollas reproductivas en las plantas defoliadas en comparación a las control, la defoliación, en general, no afectó el esfuerzo reproductivo. Esto fue debido a que la proporción de recursos destinada a la producción de estructuras reproductivas resultó similar en ambos tratamientos al finalizar cada año de

estudio. Los genotipos nativos mostraron además una buena sincronización de su ciclo de crecimiento con las condiciones ambientales, y en particular *P. vaginatum*, presentó una prolongada fase reproductiva, lo que le permitiría una continua dispersión de semillas en la comunidad. Estas características favorecerían la germinación y el establecimiento exitoso de nuevas plántulas cuando las condiciones son favorables durante el año para estos procesos fisiológicos. *Sporobolus cryptandrus*, que presentó un escaso desarrollo reproductivo, presentaría una estrategia de supervivencia diferente ante la ocurrencia de sequías prolongadas, permaneciendo en estado de dormancia, hasta que las condiciones sean favorables para retomar su crecimiento.

Cuando se evalúa la productividad de un pastizal natural o de una pastura implantada, es primordial considerar la producción forrajera asociada, entre otros aspectos, al crecimiento radical de las especies (Lynch, 1984). La importancia del sistema radical en la producción de materia seca de la planta ha sido demostrada por varios autores, tanto en especies nativas como introducidas (Ansín *et al.*, 1998; Pérez Amaro *et al.*, 2004). En los genotipos evaluados en este estudio, se observó que, en general, las plantas defoliadas pudieron mantener su producción de materia seca sin sacrificar el crecimiento radical (estimado como densidad de longitud de raíces en este estudio). Otros estudios han informado que esta respuesta puede lograrse a través del uso de los carbohidratos remanentes en las reservas de la corona o a través del rápido reestablecimiento del área fotosintética (Ourry *et al.*, 1989). Únicamente luego de dos años de sucesivas defoliaciones, en coincidencia con un período de estrés hídrico, las plantas debieron reducir su densidad de longitud radical lo que probablemente contribuyó a su recuperación de la defoliación. Sin embargo, bajo estas circunstancias, las plantas no redujeron sus relaciones simbióticas con hongos micorrízicos, situación que pudo contribuir a que las mismas pudieran afrontar las condiciones desfavorables bajo las cuales se hallaban creciendo. Sin embargo, es importante tener en cuenta que en ocasiones la densidad de longitud de raíces y la colonización por micorrizas pueden ser mecanismos alternativos para la adquisición de nutrientes y agua (Janos, 1980; Kothari *et al.*, 1990).

Se determinó una buena performance, y tolerancia a la defoliación similar al genotipo nativo *P. vaginatum*, en los genotipos introducidos, en especial en los cultivares de *L. cinereus*. Sin embargo, su reducido establecimiento y supervivencia en el sitio de estudio constituyen un impedimento a la hora de decidir su introducción definitiva. La

elevada mortalidad se registró no solo en las plantas defoliadas, sino también en las plantas control. A pesar que estas últimas no recibieron el tratamiento de defoliación, igual fueron cortadas al inicio y al final de cada estación de crecimiento para evaluar su producción de forraje anual. En relación a los muestreos de suelo efectuados para obtener las raíces contenidas en el mismo, cabe mencionar que algunas especies presentan una marcada sensibilidad a los disturbios ocasionados en el suelo, pudiendo afectar su supervivencia (Doerr *et al.*, 1984). Por otra parte, estudios realizados en Estados Unidos recomiendan que los stands de *A. hymenoides* y *L. cinereus* se establezcan por al menos dos años antes de emplearse para el pastoreo (Plummer y Frischknecht, 1952; Booth *et al.*, 1980; Wasser, 1982; Ogle *et al.*, 2002). Esto hace pensar que los mismos se deberían sembrar simultáneamente con algún otro cultivar que el productor pueda aprovechar más rápidamente, si se espera que el mismo los incorpore en su sistema agropecuario. En el caso particular de *A. hymenoides*, la dormancia que presentan sus semillas es considerada una de las principales causas que complican el establecimiento de los stands, lo que ha limitado muchas veces el empleo de esta especie para la recuperación de ambientes degradados (Rogler, 1960).

Debido a las características deseables observadas en los cultivares de *L. cinereus*, sumado al hecho de que sus semillas no presentan dificultades para la germinación, las investigaciones futuras deberían enfocarse en lograr un buen establecimiento de dichos genotipos a partir de semillas sembradas a campo. Otra ventaja que presentan estos genotipos es que la morfología de sus semillas permite su siembra con sembradora convencional y directa. Una herramienta que puede resultar útil para incrementar la supervivencia y el establecimiento de las plantas en ambientes áridos y semiáridos es la inoculación con hongos micorrízicos (Beauchamp *et al.*, 2009). A pesar que se observó un alto porcentaje de micorrizas en las raíces de ambos cultivares, la efectividad de la simbiosis puede variar mucho dependiendo de las cepas de hongos involucradas (Fitter, 1985; Ruiz-Lozano *et al.*, 1995). Algunas veces, las cepas más abundantes en el suelo tienen un efecto limitado sobre el crecimiento de sus hospedantes, aun en ambientes poco fértiles (Powell, 1979). Las cepas nativas suelen ser mucho más agresivas que las introducidas en los primeros años de inoculación, pero en general resultan menos eficientes (Bolletta *et al.*, 2003). En el mediano a largo plazo, la inoculación continua de los suelos con hongos seleccionados puede incrementar la eficiencia de la simbiosis, produciendo

efectos más definidos sobre el crecimiento y rendimiento de las especies (Bolletta y Rodríguez, 2002).

Otra alternativa interesante para incrementar la oferta forrajera durante el período estival, es el mejoramiento genético de las especies de gramíneas nativas más palatables. Actualmente se encuentra en marcha un proyecto de investigación que intenta incrementar la supervivencia y el rendimiento de varias especies de gramíneas perennes nativas, incluida *P. vaginatum*. La existencia de variabilidad genética en las distintas poblaciones de esta especie (Casalla *et al.*, 2010), vislumbran la posibilidad de mejorar las características deseables de esta importante gramínea forrajera. A esta alternativa, debe sumarse el empleo de prácticas de manejo conservacionistas, que minimicen las reducciones de las poblaciones deseables ya establecidas, especialmente en períodos de extrema sequía. Bleak *et al.* (1966) enfatizaron la importancia de un adecuado manejo de la vegetación nativa, adaptada a los sitios particulares, como la mejor medida para lograr una cobertura vegetal adecuada y alimento para el ganado en los pastizales naturales. Ciclos programados de uso y descanso pueden favorecer la producción y conservación de las especies forrajeras deseables en los pastizales semiáridos del Monte.

## Referencias Bibliográficas

---

- Aarssen, LW, Epp, GA. 1990. Neighbour manipulations in natural vegetation: a review. *Journal of Vegetation Science* 1:13-30.
- Abbott, ML, Fraley Jr., L, Reynolds, TD. 1991. Root profiles of selected cold desert shrubs and grasses in disturbed and undisturbed soils. *Environmental and Experimental Botany* 31:165-178.
- Abul-Fatih, HA, Bazzaz, FA. 1979. The biology of *Ambrosia trifida* L. III. Growth and biomass allocation. *New Phytologist* 83:829-838.
- Abrahamson, WG. 1975. Reproductive strategies in dewberries. *Ecology* 56:721-726.
- Ackerman, TL, Romney, EM, Wallace, A, Kinnear, JE. 1980. Phenology of desert shrubs in southern Nye County, Nevada. En: *The Great Basin Naturalist Memoirs* N° 4. Nevada Desert Ecology, Brigham Young University, Provo, Utah, USA, p. 4-23.
- Al-Agely, AK, Reeves, FB. 1995. Inland sand dune mycorrhizae: effects of soil depth, moisture and pH on colonization of *Oryzopsis hymenoides*. *Mycologia* 87:54-60.
- Albertson, FW, Riegel, A, Launchbaugh, JL. 1953. Effects of different intensities of clipping on short grasses in west-central Kansas. *Ecology* 34:1-20.
- Allen, EB, Allen, MF. 1980. Natural establishment of vesicular-arbuscular mycorrhizae following strip mine reclamation in Wyoming. *Journal of Applied Ecology* 17:139-147.
- Allen, EB, Allen, MF. 1986. Water relations of xeric grasses in the field: interactions of mycorrhizal fungi and competition. *New Phytologist* 104:559-571.
- Allen, MF. 1991. *The ecology of mycorrhizae*. Cambridge University Press, Cambridge, England, 184 pp.
- Allen, MF, Richards, JH, Busso, CA. 1989. Influence of clipping and soil water status on vesicular-arbuscular mycorrhizae of two semi-arid tussock grasses. *Biology and Fertility of Soils* 8:285-289.
- Ames, RN, Reid, CPP, Ingham, ER. 1984. Rhizosphere bacterial population responses to root colonization by a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist* 96:555-563.
- Anderson, DL. 1980. La recuperación y mejoramiento de los pastizales naturales. *Ecología Argentina* 4:9-11.

- Anderson, DL. 1983. Compatibilidad entre pastoreo y mejoramiento de los pastizales naturales. *Revista Argentina de Producción Animal* 10:3-22.
- Anderson, MT, Frank, DA. 2003. Defoliation effects on reproductive biomass: importance of scale and timing. *Journal of Range Management* 56:501-516.
- Anonymous, 1974. Notice of naming and release of 'Paloma' Indian ricegrass for soil stabilization and range forage. USDA Soil Conservation Service. Los Lunas, New Mexico, USA.
- Ansín, OE, Oyhamburu, EM, Hoffman, EA, Vecchio, MC, Ferragne, MC. 1998. Distribución de raíces en pastizales naturales y pasturas cultivadas de La Pampa Deprimida Bonaerense y su relación con la biomasa forrajera. *Revista de la Facultad de Agronomía de La Plata* 103:147-148.
- Anslow, RC. 1966. The rate of appearance of leaves on tillers of the gramineae. *Herbage Abstracts* 36:149-155.
- Asghar, M, Ingram, BF. 1993. Effects of defoliation on dryland wheat production in central Queensland. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 33:349-351.
- Asseng, S, Ritchie, JT, Smucker, AJM, Robertson, JM. 1998. Root growth and water uptake during water deficit and recovering in wheat. *Plant and Soil* 201:265-273.
- Atkinson, CJ. 1986. The effect of clipping on the net photosynthesis and dark respiration rates of plants from an Upland Grassland, with reference to carbon partitioning in *Festuca ovina*. *Annals of Botany* 58:61-72.
- Auge, RM, Stodola, AJW, Ebel, RC, Duan, X. 1995. Leaf elongation and water relations of mycorrhizal sorghum in response to partial soil drying: two *Glomus* species at varying phosphorus fertilization. *Journal of Experimental Botany* 46:297-307.
- Bakker, J, Wilson, S. 2001. Competitive abilities of introduced and native grasses. *Plant Ecology* 157:117-125.
- Barker, RE, Holzworth, LK, Asay, KH. 1985. Genetic resources of wheatgrass and wildrye species native to the rangelands of western North America. En: *Proceedings of the Annual Meeting of the Society for Range Management*. Carlson, JR, Durant, E (chairmen). Salt Lake City, Utah, USA, p. 9-13.
- Barkworth, ME, Capels, KM, Long, S, Piep, MB. 2003. *Flora of North America: North of Mexico*. Volume 25: Magnoliophyta: Commelinidae (in part): Poaceae, part 2. Oxford University Press, New York, USA, 783 pp.
- Barto, EK, Rilling, MC. 2010. Does herbivory really suppress mycorrhiza? A meta-analysis. *Journal of Ecology* 98:745-753.

- Baruch, Z, Ludlow, MM, Davis, R. 1985. Photosynthetic responses of native and introduced grasses from Venezuelan savannas. *Oecologia* 67:388-393.
- Beatley, JC. 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert ecosystems. *Ecology* 55:856-863.
- Beauchamp, VB, Walz, C, Shafroth, PB. 2009. Salinity tolerance and mycorrhizal responsiveness of native xeroriparian plants in semi-arid western USA. *Applied Soil Ecology* 43:175-184.
- Becker, GF, Busso, CA, Montani, T. 1997a. Effects of defoliating *Stipa tenuis* and *Piptochaetium napostaense* at different phenological stages. I. Axillary bud viability and growth. *Journal of Arid Environments* 35:233-250.
- Becker, GF, Busso, CA, Montani, T, Orchansky, AL, Brevedan, RE, Burgos, MA, Flemmer, AC. 1997b. Effects of defoliating *Stipa tenuis* and *Piptochaetium napostaense* at different phenological stages. II. Tiller demography and growth. *Journal of Arid Environments* 35:251-268.
- Becker, GF, Busso, CA, Montani, T, Burgos, MA, Flemmer, AC, Toribio, MB. 1997c. Effects of defoliating *Stipa tenuis* and *Piptochaetium napostaense* at different phenological stages. III. Root growth. *Journal of Arid Environments* 35:269-283.
- Bedunah, DJ, Sosebee, RE. 1984. Forage response of a mesquite-buffalograss community following range rehabilitation. *Journal of Range Management* 37:483-487.
- Bekele, E, Pieper, DR, Dwyer, DD. 1974. Clipping height and frequency influence growth response of nitrogen-fertilized blue grama. *Journal of Range Management* 27:308-309.
- Belsky, AJ. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *The American Naturalist* 127:870-892.
- Belsky, AJ. 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species competition and diversity in grasslands communities. *Journal of Vegetation Science* 3:187-200.
- Bertiller, MA, Beeskow, AM, Coronato, F. 1991. Seasonal environmental variation and plant phenology in arid Patagonia (Argentina). *Journal of Arid Environments* 21:1-11.
- Bethlenfalvay, GJ, Dakessian, S. 1984. Grazing effects on mycorrhizal colonization and floristic composition of the vegetation on a semiarid range in Northern Nevada. *Journal of Range Management* 37:312-316.

- Bethlenfalvay, GJ, Evans, RA, Lesperance, AI. 1985. Mycorrhizal colonization of crested weathgrass as influenced by grazing. *Agronomy Journal* 77:233-236.
- Bethlenfalvay, GJ, Linderman, RG. 1993. Mycorrhizae in sustainable agriculture. American Society of Agronomy, Special Publication N° 54. Madison, Wisconsin, USA, 124 pp.
- Bich, BS, Butler, JL, Schmidt, CA. 1995. Effects of differential livestock use of key plant species and rodent populations within selected *Oryzopsis hymenoides/Hilaria jamesii* communities in Glen Canyon National Recreation Area. *The Southwestern Naturalist* 40: 281-287.
- Biddescombe, EF, Hutchings, RJ, Edgar, G, Cuthbertson, EG. 1955. Grazing management of natural pastures at Trangie, New South Wales. *Australian Journal of Agricultural Research* 7:233-247.
- Bittman, S, Simpson, GM. 1987. Soil water deficit effect on yield, leaf area, and net assimilation rate of three forage grasses: crested wheatgrass, smooth brome grass, and altai wildrye. *Agronomy Journal* 79:768-774.
- Bittman, S, Simpson, GM, Mir, Z. 1988. Leaf senescence and seasonal decline in nutritional quality of three temperate forage grasses as influenced by drought. *Crop Science* 28:546-552.
- Black, CC. 1971. Ecological implications of dividing plants into groups with distinct photosynthetic production capacities. En: *Advances in Ecological Research*. Cragg, JB (ed.). Academic Press, New York, USA, p. 87-114.
- Black, CC, Chen, TM, Brown, RH. 1969. Biochemical basis for plant competition. *Weed Science* 17:338-344.
- Blaisdell, JP. 1958. Seasonal development and yield of native plants on the upper Snake River Plains and their relation to certain climatic factors. Technical Bulletin N° 1190. Department of Agriculture, Washington, DC, USA, 68 pp.
- Blaisdell, JP, Holmgren, RC. 1984. Managing Intermountain rangelands-salt-desert shrub ranges. Technical Report INT-163, USDA, Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station, Ogden, Utah, USA, 52 pp.
- Bleak, AT, Frischknecht, NC, Plummer, AP, Eckert Jr., R.E. 1966. Problems in artificial and natural revegetation of the arid shadscale vegetation zone of Utah and Nevada. *Journal of Range Management* 18:59-65.
- Blydenstein, J. 1966. Root system of four desert grassland species on grazed and protected sites. *Journal of Range Management* 19:93-95.



- Bock, CE, Bock, JH, Jepson, KL, Ortega, JC. 1986. Ecological effects of planting African lovegrasses in Arizona. *National Geographic Research* 2:456-463.
- Bock, CE, Bock, JH, Kennedy, L, Jones, ZF. 2007. Spread of non-native grasses into grazed versus ungrazed desert grasslands. *Journal of Arid Environments* 71:229-235.
- Bolletta A, Rodríguez, C. 2002. Efecto de la inoculación conjunta bacteria-micorriza sobre los componentes del rendimiento de trigo bajo siembra directa. *Actas XVIII Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo, Puerto Madryn, Chubut, Argentina.*
- Bolletta, A, Venanzi, S, Krüger, K. 2003. Respuestas de un cultivo de avena en siembra directa a la fertilización química y biológica en un ambiente marginal. *Actas IV Reunión Nacional de Biología de Suelos y IV Encuentro de Fijación de Nitrógeno, Termas de Río Hondo, Santiago del Estero, Argentina.*
- Boonman, JG. 1971. Experimental studies on seed production of tropical grasses in Kenya. 2. Tillering and heading in seed crops of eight grasses. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 19:237-249.
- Booth, DT, Howard, CG, Mowry, CE. 1980. 'Nezpar' Indian ricegrass: description, justification for release, and recommendations for use. *Rangelands* 2:53-54.
- Borowicz, VA. 2001. Do arbuscular mycorrhizal fungi alter plant-pathogen relations? *Ecology* 82:3057-3068.
- Bragg, TB. 1978. Effects of burning, cattle grazing, and topography on vegetation of the choppy sands range site in the Nebraska Sandhills Prairie. En: *Proceedings 1<sup>st</sup> International Rangeland Congress*. Hyder, DN (ed.). Society for Range Management, Denver, Colorado, USA, p. 248-253.
- Branson, FA. 1953. Two factors affecting resistance of grasses to grazing. *Journal of Range Management* 6:165-171.
- Brar, GS, Palazzo, AJ. 1995. Tall and hard fescue responses to periodic soil water deficits. *Journal of Agronomy and Crop Science* 175:221-229.
- Brevedan, RE, Klich, MG, Sánchez, EE, Fioretti, MN. 1997. Effects of water stress on germination and seedling growth of lovegrass species. *Proceedings of the XVIII International Grassland Congress, Winnipeg, Canada*, p. 35-36.
- Briske, DD. 1986. Plant responses to defoliation: morphological considerations and allocation priorities. En: *Rangelands: a resource under siege*. Joss, PJ, Lynch, PW, Williams, OB (eds.) Australian Academy of Science, Canberra, Australia, p. 425-427.

- Briske, DD. 1991. Developmental morphology and physiology of grasses. En: *Grazing Management: An Ecological Perspective*. Heitschmidt, RK, Stuth, JW (eds.). Timber Press, Inc., Portland, Oregon, USA, 259 pp.
- Briske, DD, Anderson, 1990. Competition ability of the bunchgrass *Schizachyrium scoparium* as affected by grazing history and defoliation. *Vegetatio* 103:41-49.
- Briske, DD, Richards, JH. 1995. Plant responses to defoliation: a physiological, morphological and demographic evaluation. En: *Wildland Plants: Physiological Ecology and Developmental Morphology*. Bedunah, DJ, Sosebee, RE (eds.). Society for Range Management, Denver, Colorado, USA, p. 635-710 .
- Brown, RH. 1978. A difference in N use efficiency in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants and its implication in adaptation and evolution. *Crop Science* 18:93-98.
- Brown, RW. 1995. The water relations of range plants: Adaptations to water deficits. En: *Wildland plants. Physiological Ecology and Developmental Morphology*. Bedunah, J, Sosebee, RE (eds.). Society for Range Management, Denver, Colorado, USA, p. 291-413.
- Busso, CA. 1997. Towards an increased and sustainable production in semiarid rangelands of Central Argentina: Two decades of research. *Journal of Arid Environments* 36:197-210.
- Busso, CA, Bolleta, AI. 2007. Perennial grasses of different successional stages under various soil water inputs: do they differ in root length density? *Interciencia* 32:206-212.
- Busso, CA, Brevedan, RE. 1991. Nutrición mineral. En: *El pasto llorón. Su biología y manejo*. Fernández, OA, Brevedan, RE, Gargano, AO (eds.). CERZOS-Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina, p. 57-126.
- Busso, CA, Brevedan, RE, Flemmer, AC, Bolletta, AI. 2003. Morphophysiological and demographic responses of perennial grasses to defoliation under water stress. En: *Plant Physiology and Plant Molecular Biology in the New Millenium. Advances in Plant Physiology*, Vol. V. Hemantaranjan, A (ed.). Scientific Publishers, Jodhpur, India, p. 341-395.
- Busso, CA, Briske, DD, Olalde-Portugal, V. 2001. Root traits associated with nutrient exploitation following defoliation in three coexisting perennial grasses in a semi-arid savanna. *Oikos* 93:332-342.

- Busso, CA, Mueller, RJ, Richards, JH. 1989. Effects of drought and defoliation on bud viability in two caespitose grasses. *Annals of Botany* 63:477-485.
- Busso, CA, Giorgetti, HD, Montenegro, OA, Rodríguez, GD. 2004a. Perennial grass species richness and diversity on Argentine rangelands recovering from disturbance. *Phyton, International Journal of Experimental Botany* 53:9-27.
- Busso, CA, Perryman, BL, Glimp, HA. 2004b. Resource allocation and seed production-growth parameter relationship in four native perennial grasses of Nevada. *Proceedings of the 89<sup>th</sup> Annual Meeting of The Ecological Society of America*. Portland, Oregon, USA, p. 75.
- Busso, CA, Perryman, BL, Glimp, HA. 2004c. Searching for native perennial grasses to restore ecologically-degraded sites: Phenology and growth. *Proceedings of the 57<sup>th</sup> Annual Meeting of the Society for Range Management*. Rangelands in transition. Salt Lake City, Utah, USA, p. 25.
- Busso, CA, Richards, JH. 1989. Fenología y crecimiento en dos especies de gramínea: Efectos del estrés hídrico. *Revista de la Facultad de Agronomía* 10:127-138.
- Busso, CA, Richards, JH. 1993. Leaf extension rate in two tussock grasses: Effects of water stress and clipping. *Acta Oecologica, International Journal of Ecology* 14:3-15.
- Busso, CA, Richards, JH. 1995. Drought and clipping effects on tiller demography and growth of two bunch grasses in Utah. *Journal of Arid Environment* 29:239-251.
- Busso, CA, Richards JH, Chatterton, NJ. 1990. Nonstructural carbohydrates and spring regrowth of two cool-season grasses: Interaction of drought and clipping. *Journal of Range Management* 43:336-343.
- Butler, JL, Briske, DD. 1988. Population structure and tiller demography of the bunchgrass *Schizachyrium scoparium* in response to herbivory. *Oikos* 51:306-312.
- Buwalda, JG, Stribley, DP, Tinker, PB. 1983. Increased uptake of anions by plants with vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Plant and Soil* 71: 463-467.
- Cabrera, AL. 1970. Flora de la Provincia de Buenos Aires. Tomo IV, Parte II. Gramíneas. Colección Científica del INTA, Buenos Aires, Argentina, 621 pp.
- Cabrera, AL. 1976. Regiones fitogeográficas Argentinas. En: *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Ferreira Sobral, EF (ed.). ACME, Buenos Aires, Argentina, p. 1-85.

- Caldwell, MM. 1979. Root structure: the considerable cost of belowground function. En: Topics in Plant Population Biology. Soldbrig, OT, Jain, S, Johnson, GB, Raven, PH (eds.). Columbia University Press, New York, USA, p. 408-427.
- Caldwell, MM, Manwaring, JH, Durham, SL. 1991a. The microscale distribution of neighboring plant roots in fertile soil microsites. *Functional Ecology* 5: 765-772.
- Caldwell, MM, Manwaring, JH, Jackson, RB. 1991b. Exploitation of phosphate from fertile soil microsites by three Great Basin perennial when in competition. *Functional Ecology* 5:757-764.
- Caldwell, MM, Richards, JH. 1986. Competing root systems: morphology and models of absorption. En: On the Economy of Plant Form and Function. Givnish, TJ (ed.). Cambridge University Press, Cambridge, England, p. 251-273.
- Caldwell, MM, Richards, JH, DA Johnson, RS Nowak, RS Dzurec. 1981. Coping with herbivory: photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid *Agropyron* bunchgrasses. *Oecologia* 50:14-24.
- Canfield, RH. 1934. Stem structure of grasses on the Jornada Experimental Range. *Botanical Gazette* 95:636-648.
- Canfield, RH. 1948. Perennial grass composition as an indicator of condition of Southwestern mixed grass ranges. *Ecology* 29:190-204
- Cano, E. 1988. Pastizales naturales de La Pampa. Descripción de las especies más importantes. Convenio AACREA - Provincia de La Pampa, Argentina, 438 pp.
- Carpenter, J. 1990. Researchers improving Indian ricegrass. *Utah Science* 51:71.
- Carvahlo, LJCB, Schank, SC. 1989. Effect of water stress on the growth of *Stylosanthes hamata* (L.) Taub. Cv Verano and *Stylosanthes guianensis* (Aubl.) Sw. Cv Schofield. *Tropical Agriculture* 66:105-109.
- Casalla, H, Entio, LJ, Mujica, MM, Giorgetti, H, Montenegro, O, Rodríguez, G, Busso C. 2010. Variabilidad del comportamiento de la germinación bajo dos regímenes de temperatura en poblaciones naturales de *Pappophorum subbulbosum*. Jornadas de Mejoramiento Genético de Forrajeras, La Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Cash, SD, Majerus, ME, Scheetz, JC, Holzworth, LK, Murphy, DM, Wichman, DM, Bowman, HF, Ditterline, RL. 1998. Registration of 'Trailhead' Basin Wildrye. *Crop Science* 38:278.
- Casper, BB, Jackson, RB. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 28:545-570.

- Castro, HC, Gallardo, MRA. 1984. Evaluación comparativa del valor nutritivo en invierno de cuatro cultivares de pasto llorón (*Eragrostis curvula* (Schrad.) Nees). Revista Argentina de Producción Animal 10:1015-1018.
- Caswell, H. 1983. Phenotypic plasticity in life-history traits: Demographic effects and evolutionary consequences. American Zoologist 23: 35-46.
- Cavagnaro, JB, Dalmaso, AD. 1983. Respuesta a la intensidad y frecuencia de corte en gramíneas nativas de Mendoza. I. *Pappophorum caespitosum* y *Trichloris crinita*. Deserta 7: 203-218.
- Cerligione, LJ, Liberta, AE, Anderson, RC. 1988. Effects of soil moisture and soil sterilization on vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization and growth of little bluestem (*Schizachyrium scoparium*). Canadian Journal of Botany 66:757-761.
- Chambers, JC, Norton, BE. 1993. Effects of grazing and drought on population dynamics of salt desert species on the Desert Experimental Range, Utah. Journal of Arid Environments 24:261-275.
- Chapin, FS III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 11:233-260.
- Chapin, FS III, Slack, M. 1979. Effect of defoliation upon root growth, phosphate absorption and respiration in nutrient-limited tundra graminoids. Oecologia 42:67-79.
- Chapman, DF, Clark, DA, Land, CA, Dymock, N. 1983. Leaf and tiller growth of *Lolium perenne* and *Agrostis spp.* and leaf appearance rates of *Trifolium repens* in a set-stocked and rotationally grazed hill pastures. New Zealand Journal of Agricultural Research 26:159-168.
- Constable, GA, Hearn, AB. 1978. Agronomic and physiological responses of soybean and sorghum crops to water deficits. 1. Growth, development and yield. Australian Journal of Plant Physiology 5:159-167.
- Coupland, RT. 1958. The effects of fluctuations in weather upon the grasslands of the Great Plains. Botanical Review 24:273-317.
- Covas, G. 1974. Los pastos sudafricanos en relación a la forrajicultura en La Pampa, con especial referencia al pasto llorón (*Eragrostis curvula*). Simposio sobre Pasto Llorón en la Provincia de La Pampa, Argentina, p. 1-10.
- Covas, G. 1991. Introducción del pasto llorón en la República Argentina. En: El pasto llorón. Su biología y manejo. Fernández, OA, Brevedan, RE, Gargano, AO

- (eds.). CERZOS-Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina, p. 1-6.
- Cox, JA, Conran, JG. 1996. The effect of water stress on the life cycles of *Erodium crinitum* Carolin and *Erodium cicutarium* (L.) L'Hérit. ex Aiton (Geraniaceae). *Australian Journal of Ecology* 21:235-240.
- Cox, JR, Martin, MH. 1984. Effects of planting depth and soil texture on the emergence of four lovegrasses. *Journal of Range Management* 37:204-205.
- Cox, JR, Martin-R, MH, Ibarra-F, FA, Fourie, JH, Rethman, NFG, Wilcox, DG. 1988. The influence of climate and soils on the distribution of four African grasses. *Journal of Range Management* 41:127-139.
- Crawley, MJ. 1985. Reduction of oak fecundity by low-density herbivore populations. *Nature* 314:163-164.
- Crick, JC, Grime, JP. 1987. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytologist* 107:403-414.
- Crider, FJ. 1945. Three introduced lovegrasses for soil conservation. USDA Circular N° 730, Soil Conservation Service, Washington DC, USA, p. 1-90.
- Cullen, BR, Chapman, DF, Quigley, PE. 2006. Comparative defoliation tolerance of temperate perennial grasses. *Grass and Forage Science* 61:405-412.
- Cully, AC. 1986. Indian ricegrass (*Oryzopsis hymenoides*): a potentially useful wild grass adapted to dunal habitats. General Technical Report RM - Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, USDA, Forest Service 135:83-90.
- Culvenor, RA. 1993. Effect of cutting during reproductive development on the regrowth and the regenerative capacity of the perennial grass, *Phalaris aquatica* L., in a controlled environment. *Annals of Botany* 72:559-568.
- Daehler, CC. 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:183-201.
- Dahl, BE. 1995. Developmental morphology of plants. En: *Wildland Plants: Physiological Ecology and Developmental Morphology*. Bedunah, DJ, Sosebee, RE (eds.). Society for Range Management, Denver, Colorado, USA, p. 22-58.
- Dahl, BE, Cotter, PF. 1984. Management of weeping lovegrass in west Texas. Management Note 5. Texas Tech University, College of Agricultural Sciences, Department of Range and Wildlife Management, Lubbock, Texas, USA, 4 pp.

- Dalmasso, AD. 1994. Fenología de cinco gramíneas nativas de interés forrajero: *Pappophorum caespitosum*, *Trichloris crinita*, *Setaria leucopila*, *Digitaria californica* y *Diplachne dubia*. *Multequina* 3:9-34.
- Dalmasso, AD, Cavagnaro, JB, Borsetto, O, Passera, CB. 1983. Curva de producción forrajera de *Pappophorum caespitosum*. *Deserta* 7:40-47.
- Dalrymple, RL. 1976. Weeping lovegrass management. Agriculture Division, The Noble Foundation, Ardmore, Oklahoma, USA, 19 pp.
- Danckwerts, JE, Gordon, AJ. 1987. Long-term partitioning, storage and re-mobilization of  $^{14}\text{C}$  assimilated by *Lolium perenne* (cv. Melle). *Annals of Botany* 59:55-66.
- Danckwerts, JE, Nel, IO. 1989. The effect of frequency of defoliation on *Themeda triandra* in the false thornveld of the eastern Cape. *African Journal of Range and Forage Science* 6:32-36.
- Davidson, DE, Christensen, M. 1977. Root-microfungal association in a shortgrass prairie. En: *The Belowground Ecosystem: a Synthesis of Plant Associated Processes*. Marshall, JK (ed.). Colorado State University, Fort Collins, Colorado, USA, p. 279-287.
- Davidson, JL, Milthorpe, FL. 1966. Leaf growth in *Dactylis glomerata* following defoliation. *Annals of Botany* 30:173-184.
- Davidson RL. 1978. Root systems—the forgotten component of pastures. En: *Plant Relations in Pastures*. Wiklson, JR (ed.). CSIRO, East Melbourne, Australia, p. 86-94.
- Davies, A. 1974. Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. *Journal of Agricultural Science* 82:165-172.
- Davies, A. 1988. The regrowth of grass swards. En: *The Grass Crop*. Jones, MB, Lazenby, A (eds.). Chapman and Hall, London, England, p. 85-127.
- DeSteven, D, Windsor, DM, Putz, FE, DeLeon, B. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica* 19:342-356.
- Detling, JK, Dyer, MI, Procter-Gregg, C, Winn, DT. 1980. Plant herbivore interactions: examination of potential effects of bison saliva on regrowth of *Bouteloua gracilis* (H.B.K.) Lag. *Oecologia* 45:26-31.
- Di Rienzo, JA, Casanoves, F, Balzarini, MG, Gonzalez, L, Tablada, M, Robledo, CW. INFOSTAT versión 2009. Grupo INFOSTAT, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

- Distel, RA, Bóo, RM. 1996. Vegetation states and transitions in temperate semiarid rangelands of Argentina. En: Proceedings of the V<sup>th</sup> International Rangeland Congress. Rangelands in a Sustainable Biosphere West, EN (ed.), Society for Range Management, Salt Lake City, USA, p. 117-118.
- Doerr, TB, EF, Redente, Reeves, FB. 1984. Effects of Soil Disturbance on Plant Succession and Levels of Mycorrhizal Fungi in a Sagebrush-Grassland Community. *Journal of Range Management* 37:135-139.
- Dormaer, JF, Naeth, MA, Willms, WD, Chanasyk, DS. 1995. Effect of native prairie, crested wheatgrass (*Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.) and Russian wildrye (*Elymus junceus* Fisch.) on soil chemical properties. *Journal of Range Management* 48:258-263.
- Dunn JP, Frommelt, K. 1998. Effects of belowground herbivory by *Diabrotica virgofera* (Coleoptera) on biomass allocation and carbohydrate storage of mayze. *Applied Soil Ecology* 7:213-218.
- Dyer, MI, Acra, MA, Wang, GM, Coleman, DC, Freckman, DW, McNaughton, SJ, Strain, BR. 1991. Source-sink carbon relations in two *Panicum coloratum* ecotypes in response to herbivory. *Ecology* 72:1472-1483.
- Ehrenfeld, JG. 2003. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems* 6:503-523.
- Eissenstat, DM, Caldwell, MM. 1988. Seasonal timing of root growth in favorable microsites. *Ecology* 69: 870-873.
- Eissenstat, DM, Caldwell, MM. 1989. Invasive root growth into disturbed soil of two tussock grasses that differ in competitive effectiveness. *Functional Ecology* 3:345-353.
- Esqueda Coronado, MH, Carrillo Romo, RL, Sosa Cerecedo, M, Melgoza Castillo, A, Royo Márquez, MH, Jiménez Castro, J. 2002. Emergence and survival of grasses inoculated with biofertilizers in a greenhouse study. *Técnica Pecuaria en México* 42:459-475.
- Evans, GR, Tisdale, EW. 1972. Ecological characteristics of *Aristida longiseta* and *Agropyron spicatum* in west-central Idaho. *Ecology* 53:137-142.
- Evans, RA, Young, JA. 1983. 'Magnar' basin wildrye - germination in relation to temperature. *Journal of Range Management* 36:395-398.



- Everett, RL, Tueller, PT, Davis, JB, Brunner, AD. 1980. Plant phenology in galleta-shadscale and galleta-sagebrush associations. *Journal of Range Management* 33:446-450.
- Fahnestock, JT, Detling, JK. 2000. Morphological and physiological responses of perennial grasses to long-term grazing in the Pryor Mountains, Montana. *The American Midland Naturalist* 143:312-320.
- Farah, SM. 1981. An examination of the effects of water stress on leaf growth of crops of field beans (*Vicia faba* L.). 1. Crop growth and yield. *Journal of Agricultural Science* 96:327-336.
- Fernández, OA, Busso, CA. 1999. Arid and semi-arid rangelands: two thirds of Argentina. En: *Case Studies of Rangeland Desertification*. Arnalds, O, Archer, S (eds.). Agricultural Research Institute Report N° 200, Reykjavik, Island, p. 41-60.
- Fisher, AG, Brick, MA, Riley, RH, Christensen, DK. 1987. Dryland stand establishment and seed production of revegetation species. *Crop Science* 27:1303-1305.
- Fitter, AH. 1976. Effects of nutrient supply and competition from other species on root growth of *Lolium perenne* in soil. *Plant and Soil* 45:177-189.
- Fitter, AH. 1985. Functioning of vesicular-arbuscular mycorrhizas under field conditions. *New Phytologist* 99:257-265.
- Fitter, AH, Hay, RKM. 1981. *Environmental physiology of plants*. Academic Press, New York, USA, 355 pp.
- Flemmer, AC, Busso, CA, Fernández, OA. 2002a. Bud viability in perennial grasses: Water stress and defoliation effects. *Journal of Range Management* 55:150-163.
- Flemmer, AC, Busso, CA, Fernández, OA, Montani, T. 2002b. Root growth, appearance and disappearance in perennial grasses: Effects of the timing of water stress with or without defoliation. *Canadian Journal of Plant Science* 82:539-547.
- Flemmer, C, Busso, CA, Fernández, OA, Montani, T. 2003. Effects of defoliation under varying soil water regimes on aboveground biomass of perennial grasses. *Arid Soil Research and Management* 17:139-152.
- Fogel, R. 1985. Roots as primary producers in below-ground ecosystems. En: *Ecological Interactions in Soil: Plants Microbes and Animals*. Fitter, AH, Atkinson, D, Read, DJ, Usher, MB (eds). Special publication N° 4 of the British Ecological Society, Blackwell Scientific Publications, Oxford, England, 451 pp.
- Fowler, NL. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 17:89-110.

- French, RJ, Turner, NC. 1991. Water deficits change dry matter partitioning and seed yield in narrow-leaved lupins (*Lupinus angustifolius* L.). *Australian Journal of Agricultural Research* 42:471-484.
- Fresnillo Fedorenko, DE, Fernández, OA, Busso, CA. 1992. Seasonal dynamics of root growth and decomposition in *Medicago minima* and *Erodium cicutarium*, two annual forages in semiarid Argentina. *Acta Oecologica, International Journal of Ecology* 13:119-126.
- Fresnillo Fedorenko, DE, Fernández, OA, Busso, CA, Elia, OE. 1996. Phenology of *Medicago minima* and *Erodium cicutarium* in semi-arid Argentina. *Journal of Arid Environments* 33:409-416.
- Friese, CF, Allen, MF. 1991. The spread of VA mycorrhizal fungal hyphae in the soil: inoculum types and external hyphal architecture. *Mycologia* 83:409-418.
- Fumanal, B, Plenchette, C, Chauvel, B, Bretagnolle, F. 2006. Which role can arbuscular mycorrhizal fungi play in the facilitation of *Ambrosia artemisiifolia* L. invasion in France?. *Mycorrhiza* 17:25-35.
- Gabutti, EG, Privitello, MJL, Maidana, MA. 2000. Variación de la producción de *Sporobolus cryptandrus* (Torr.) A. Gray en clausura. *Revista Argentina de Producción Animal* 20:220-221.
- Ganskopp, D, Bohnert, D. 2001. Nutritional dynamics of seven northern Great Basin grasses. *Journal of Range Management* 54:640-647.
- Gargano, AO, Vera, RR. 1973. Efectos de la intensidad y porcentaje de defoliación sobre el número de macollos, mortandad de plantas y rendimiento de pasto llorón (*Eragrostis curvula* (Schrad.) Nees). *IDIA* 305:45-48.
- Gehring, CA, Whitman, TG. 2004. Interactions between aboveground herbivores and the mycorrhizal mutualists of plants. *Trends in Ecology and Evolution* 9:251-256.
- Gildon, A, Tinker, PB. 1983. Interactions of vesicular-arbuscular mycorrhizal infections and heavy metals in plants. II. The effects of infection on uptake of copper. *New Phytologist* 95:263-268.
- Giorgetti, HD, Bontti, EE, Bóo, RM, Rodríguez, GD, Montenegro, OA, Elía, OR, Kugler, N. 2000a. Composición botánica de dietas de vacunos en la región del Monte de la Provincia de Buenos Aires. *Revista Argentina de Producción Animal* 20:139-140.
- Giorgetti, HD, Manuel, Z, Montenegro, OA, Rodríguez, GD, Busso, CA. 2000b. Phenology of some herbaceous and woody species in central, semiarid Argentina. *Phyton, International Journal of Experimental Botany* 69:91-108.

- Giorgetti, HD, Montenegro, OA, Rodríguez, GD, Busso, CA. 2000c. Frecuencia de especies herbáceas y leñosas en pastizales naturales del centro de Argentina recobrándose de disturbios. 23° Congreso Argentino de Producción Animal, Corrientes, Argentina, p. 138-139.
- Giorgetti, H, Montenegro, OA, Rodríguez, GD, Busso, CA, Montani, T, Burgos, MA, Flemmer, AC, Toribio, MB, Horvitz, SS. 1997. The comparative influence of past management and rainfall on range herbaceous standing crop in east-central Argentina: 14 years of observations. *Journal of Arid Environments* 36:623-637.
- Giorgetti, HD, Montenegro, OA, Rodríguez, GD, Busso, CA. 1998. Influencia de manejos previos en la Provincia Fitogeográfica del Monte: Densidad de plantas. 22° Congreso Nacional de Producción Animal, Córdoba, p. 101.
- Giorgetti, HD, Montenegro, OA, Rodríguez, GD, Busso, CA. 1999. Influencia de manejos previos en la Provincia Fitogeográfica del Monte: Porcentaje de cobertura. 19° Reunión de la Asociación Argentina de Ecología, Tucumán, p. 100.
- Giorgetti, HD, Montenegro, OA, Rodríguez, GD, Busso, CA. 2006. Tasas de crecimiento relativo en gramíneas perennes de diferente palatabilidad en los pastizales del centro de Argentina. *Revista Argentina de Producción Animal* 26:199-200.
- Giovannetti, M, Mosse. B. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytologist* 84:489-499.
- Gold, WG, Caldwell, MM. 1989. The effects of the spatial pattern of defoliation on regrowth of a tussock grass. *Oecologia* 80:289-296.
- Goldberg, D. 1990. Components of resource competition in plant communities. En: *Perspectives on Plant Competition*. Grace, JB, Tilman, D (eds.). Academic Press, New York, USA, p. 27-49.
- Goldberg, DE, Turner, RM. 1986. Vegetative change and plant demography in permanent plots in the Sonoran Desert. *Ecology* 67:695-712.
- Gómez Gutiérrez, JM, Barrera Mellado, I, Fernández Santos, B. 1989. Fitomasa subterránea en pastizales semiáridos de dehesa. Estudio comparativo de cuatro transecciones. *Pastos* 18-19:95-107.
- Granite Seed Company. 2003-2004. 89 pp. <http://www.graniteseed.com>.
- Grime, JP. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.

- Grime, JP. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley Publishing Co., New York, USA, 222 pp.
- Gucker, CL. 2009. *Eragrostis curvula*. En: Fire Effects Information System, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory (Producer).  
<http://www.fs.fed.us/database/feis/plants/graminoid/eracur/all.html>  
 Consultado en marzo 2010.
- Gutman, M, Noy-Meir, I, Pluda, D, Seligman, NA, Rothman, S, Sternberg, M. 2001. Biomass partitioning following defoliation of annual and perennial Mediterranean grasses. Conservation Ecology 5:1. <http://www.consecol.org/Journal/vol5/iss2/art1>  
 Consultado en marzo 2010.
- Harper, KT. 1959. Vegetational changes in a shadscale-winterfat plant association during twenty-three years of controlled grazing. MS Thesis, Brigham Young University, Provo, Utah, USA, 68 pp.
- Harradine, AR, Whalley, RDB. 1981. A comparison of the root growth, root morphology and root response to defoliation of *Aristida ramosa* R. Br. and *Danthonia linkii* Kunth. Australian Journal of Agricultural Research 32:656-574.
- Harris, D, Paul, EA. 1987. Carbon requirements of vesicular-arbuscular mycorrhizae. En: Ecophysiology of VA Micorrhizal Plants. Safir, GR (ed.). CRC Press, Boca Ratón, Florida, USA, p. 93-105.
- Hartnett, DC, Samenus, RJ, Fischer, LE, Hetichk, BAD. 1994. Plant demographic responses to mycorrhizal symbiosis in tallgrass prairie. Oecologia 99:21-26.
- Hayashi, M, Fujita, N, Yamauchi, A. 2007. Theory of grazing optimization in which herbivory improves photosynthetic ability. Journal of Theoretical Biology 248:367-376.
- Hazard, L, Barker, DJ, Easton, HS. 2001. Morphogenetic adaptation to defoliation and soil fertility in perennial ryegrass (*Lolium perenne*). New Zealand Journal of Agricultural Research 44:1-12.
- Heady, HF, Child, DR. 1994. Rangeland Ecology and Management. Westview Press. Boulder, Colorado, USA, 519 pp.
- Heckathorn, SA, McNaughton, SJ, Coleman, JS. 1999. C<sub>4</sub> plants and herbivory. En: C<sub>4</sub> Plant Biology. Sage, RF, Monson, RK (eds.). Academic Press, San Diego, California, USA, p. 285-312.

- Hendon, BC, Briske DD. 2002. Relative herbivory tolerance and competitive ability in two dominant:subordinate pairs of perennial grasses in a native grassland. *Plant Ecology* 160:43-51.
- Herbel, CH, Anderson, KL. 1959. Response of true prairie vegetation on major Flint Hills range sites to grazing treatment. *Ecological Monographs* 29:171-186.
- Hetrick, BAD, Wilson, GWT, Todd, TC. 1990. Differential responses of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses to mycorrhizal symbiosis, phosphorus fertilization and soil microorganisms. *Canadian Journal of Botany* 68:461-467.
- Hilbert, DW, Swift, DM, Detling, JK, Dyer, MI. 1981. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia* 51:14-18.
- Hitchcock, CL, Cronquist, A, Ownbey, M. 1969. Vascular plants of the Pacific Northwest. Part 1: Vascular cryptogams, gymnosperms, and monocotyledons. University of Washington Press, Seattle, Washington, USA, 914 pp.
- Hodgkinson, KC. 1976. The effects of frequency and extent of defoliation, summer irrigation, and fertilizer on the production and survival of the grass *Danthonia caespitosa* Gaud. *Australian Journal of Agricultural Research* 27:755-767.
- Hodgkinson, KC, Ludlow, MM, Mott, JJ, Baruch, Z. 1989. Comparative responses of the savanna grasses *Cenchrus ciliaris* and *Themeda triandra* to defoliation. *Oecologia* 79:45-52.
- Holechek, J, Galt, D, Joseph, J, Navarro, J, Kumalo, G, Molinar, F, Thomas, M. 2003. Moderate and light cattle grazing effects on Chihuahuan Desert rangelands. *Journal of Range Management* 56:133-139.
- Holland, JN, Cheng, W, Crossley Jr., DA. 1996. Herbivore-induced changes in plant carbon allocation: assessment of below-ground C fluxes using carbon-14. *Oecologia* 107:87-94.
- Hsiao, TC, Acevedo, E, Fereres, E, Henderson, DW. 1976. Water stress, growth, and osmotic adjustment. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, Series B* 273:479-500.
- Huntamer, MZ. 1934. Dormancy and delayed germination of *Oryzopsis hymenoides*. MS Thesis, State College Washington, Pullman, Whashington, USA, 83 pp.
- Hussey, RS, Roncadori, RW. 1982. Vesicular-Arbuscular mycorrhizae may limit nematode activity and improve plant growth. *Plant Disease* 66:9-14.

- Hyder, DN. 1972. Defoliation in relation to vegetative growth. En: *Biology and Utilization of Grasses*. Younger, VB, McKell, CM (eds.). Academic Press, New York, USA, p. 302-317.
- INTA-CIRN. 1989. Mapa de Suelos de la Provincia de Buenos Aires. Escala 1:500.000. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca. Proyecto PNUD-ARG 85/019, 527 pp.
- Jakobsen, I, Abbott, LK, Robson, AD. 1992. External hyphae of vesicular-arbuscular micorrhizal fungi association with *Trifolium subterraneum* L. 1. Spread of hyphae and phosphorus inflow into roots. *New Phytologist* 120:371-379.
- Jameson, DA. 1963. Responses of individual plants to harvesting. *Biological reviews* 29:532-594.
- Janos, DP. 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12: 56-64.
- Jarecki, C.M. 1985. Basin wildrye - it's more than just another forage. *Rangelands* 7: 161-162.
- Jarvis, SC, Macduff, JH. 1989. Nitrate nutrition of grasses from steady-state supplies in flowing solution culture following nitrate deprivation and/or defoliation. I. Recovery of uptake and growth and their interactions. *Journal of Experimental Botany* 40: 965-975.
- Jones, HG. 1992. *Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, England, 456 pp.
- Jones, TA. 1990. A viewpoint on Indian ricegrass research: its present status and future prospects. *Journal of Range Management* 43:416-420.
- Jordan, GL, Haferkamp, MR. 1989. Temperature responses and calculated heat units for germination of several range grasses and shrubs. *Journal of Range Management* 42:41-45.
- Karamanos, AJ. 1978. Water stress and leaf growth on field beans (*Vicia faba* L.) in the field: leaf number and total leaf area. *Annals of Botany* 42:1393-1402.
- Kaspar, TC, Ewing, RP. 1997. ROOTEDGE: Software for measuring root length from desktop scanner images. *Agronomy Journal* 89:932-940.
- Kemp, PR. 1983. Phenological patterns of Chihuahuan desert plants in relationship to the timing of water availability. *Journal of Ecology* 71:427-436.
- Killham, K, Firestone, MK. 1983. Vesicular arbuscular mycorrhizal mediation of grass response to acidic and heavy metal depositions. *Plant and Soil* 72:39-48.

- Kleiner, EF. 1983. Successional trends in an ungrazed, arid grassland over a decade. *Journal of Range Management* 36:114-118.
- Knudson, JA, Meikle, T, DeLuca, TH. 2003. Role of mycorrhizal fungi and phosphorus in the arsenic tolerance of Basin Wildrye. *Journal of Environmental Quality* 32:2001-2006.
- Koske, RE, Sutton, JC, Sheppard, BR. 1975. Ecology of *Endogone* in Lake Huron sand dunes. *Canadian Journal of Botany* 53:87-93.
- Kotanska, M. 1967. Biomass dynamics of underground plant organs in some grassland communities of the Ojców National Park. *Bulletin des L'Académie Polonaise des Sciences, Série des Sciences Biologiques* 15:625-631.
- Kothari, SK, Marschner H, George E. 1990. Effect of VA mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on root and shoot morphology, growth and water relations in maize. *New Phytologist* 116:303-311.
- Krall, JL, Stroh, JR, Cooper CS, Chapman, SR. 1971. Effect of time and extent of harvesting basin wildrye. *Journal of Range Management* 24:414-418.
- Korner, Ch. 1991. Some often overlooked plant characteristics as determinants of plant growth: a reconsideration. *Functional Ecology* 5:162-173.
- Kurle, JE, Pflieger, FL. 1994. Arbuscular mycorrhizal fungus spore populations respond to conversions between low-input and conventional management practices in a corn-soybean rotation. *Agronomy Journal* 86:467-475.
- Lambert, DH, Baker, DE, Cole Jr., H. 1979. The role of mycorrhizae in the interactions of phosphorus with zinc, copper and other elements. *Soil Science Society of America Journal* 43:976-980.
- Langer, RHM. 1963. Tillering in herbage grasses. *Herbage Abstracts* 33:141-148.
- Lawrence, T. 1978. An evaluation of thirty grass populations as forage crops for southwestern Saskatchewan. *Canadian Journal of Plant Science* 58:107-115.
- Lawrence, T, Ratzlaff, CD. 1989. Performance of some native and introduced grasses in a semiarid region of western Canada. *Canadian Journal of Plant Science* 69:251-254.
- Leigh, J, Hodge, A, Fitter, AH. 2009. Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. *New Phytologist* 181:199-207.
- Lieth, H. 1974. Introduction to phenology and the modeling of seasonality. En: *Phenology and Seasonality Modeling*. Lieth, H (ed.). Springer-Verlag, New York, USA, p. 3-19.

- Loucks, OL, Plumb-Mentjes, ML, Rogers, D. 1985. Gap processes and large scale disturbances in sand prairies. En: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Pickett, ST, White, PS (eds.). Academic Press, Orlando, Florida, USA, p. 71-83.
- Ludlow, MM. 1985. Photosynthesis and dry matter production in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> pasture plants, with special emphasis on tropical C<sub>3</sub> legumes and C<sub>4</sub> grasses. *Australian Journal of Agricultural Research* 12:557-572.
- Ludlow, MM. 1986. Simultaneous pressure of water stress and defoliation in rangeland plants. En: *Proceedings Symposium Rangelands: A Resource Under Siege*. 2<sup>nd</sup> International Rangeland Congress. Joss, PJ, Lynch, PW, Williams, OB (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, England, p. 433-436.
- Lynch, JM. 1984. Interactions between biological processes, cultivation and soil structure. *Plant and Soil* 76:307-318.
- MacMahon, JA. 1980. Ecosystems over time: succession and other types of change. En: *Forests: Fresh Perspectives for Ecosystem Analysis*. Proceedings of the 40<sup>th</sup> Annual Biology Colloquium. Waring, RH (ed.). Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, USA, p. 27-58.
- Mangold, J, Sheley, R, Goodwin, K, Marks, G. 2005. Revegetation guidelines for the Great Basin: Considering invasive weeds. Ecologically-based invasive plant Management Workshop USDA-Agricultural Research Service, Burns, Oregon, USA, 46 pp.
- Manske, LL. 1996. Adaptive tolerance mechanisms in grass plants. En: *Total Ranch Management in the Northern Great Plains*. Grazing and Pasture Technology Program, Saskatchewan Agriculture and Food, Regina, Saskatchewan, Canadá, p. 97-99.
- Marcelis, LFM. 1996. Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant. *Journal of Experimental Botany* 47:1281-1291.
- Marty, LJ. 2001. Development of acid/heavy metal-tolerant cultivars project, Bridger Plant Materials Center, USA, 6 pp.
- Maschinski, J, Whitman, TG. 1989. The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability and timing. *The American Naturalist* 134:1-19.
- McCree, KJ, Davis, SD. 1974. Effect of water stress and temperature on leaf size and on size and number of epidermal cells in grain sorghum. *Crop Science* 14:751-755.



- McNaughton, SJ. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist* 113:691-703.
- McNaughton, SJ. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40:329-336.
- McNaughton, SJ, Banyikwa, FF, McNaughton, MM. 1998. Root biomass and productivity in a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecology* 79:587-592.
- Mohammad, N, Dwyer, DD, Busby, FE. 1982. Responses of crested wheatgrass and russian wildrye to water stress and defoliation. *Journal of Range Management* 35:227-230.
- Monsi, N, Murata, Y. 1970. Development of photosynthetic system as influenced by distribution of matter. En: *Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity*. Setlik, I (ed.). Wageningen, Pudoc, Netherlands, p. 115-129.
- Montani, T, Delmastro, S, Fernández, OA. 1987. Biomasa radical y la dinámica de su crecimiento en *Eragrostis curvula* (Schrad.) Ness. *Studia Oecologica* 6:79-96.
- Montani, T, Fernández, OA. 1991. Crecimiento y desarrollo. En: *El pasto llorón. Su biología y manejo*. Fernández, OA, Bredan, RE, Gargano, AO (eds.). CERZOS-Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina, p. 127-160.
- Mooney, HA. 1972. The carbon balance of plants. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 3:315-346.
- Moretto, AS, Distel, RA. 1997. Competitive interactions between palatable and unpalatable grasses native to a temperate semi-arid grassland of Argentina. *Plant Ecology* 130:155-161.
- Moretto, AS, Distel, RA. 1999. Effects of selective defoliation on the competitive interaction between palatable and unpalatable grasses native to a temperate semi-arid grassland of Argentina. *Journal of Arid Environments* 42:167-175.
- Morris, HE, Booth, WE, Payne, GF, Stitt, RE. 1950. Important grasses on Montana ranges. Bulletin N° 470. Montana Agricultural Experiment Station, Bozeman, Montana, USA, 52 pp.
- Muldoon, DK, Pearson, CJ. 1979. Morphology and physiology of re-growth of the tropical tallgrass hybrid *Pennisetum*. *Annals of Botany* 43:719-728.
- Murphy, JS, Briske, DD. 1992. Regulation of tillering by apical dominance: Chronology, interpretive value, and current perspectives. *Journal of Range Management* 45:419-429.

- Nelsen, CE. 1987. The water relations of vesicular-arbuscular mycorrhizal systems. En: Ecophysiology of VA mycorrhizal plants. Safir, JR (ed.). CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, p 71-79 .
- Newton, PCD, Hay, MJM. 1996. Clonal growth of white clover: factors influencing the viability of axillary buds and the outgrowth of a viable bud to form a branch. *Annals of Botany* 78: 111-115.
- N'Guessan, M. 2007. Effects of grazing on growth and morphology of rhizomatous and caespitose grasses in tallgrass prairie, MS Thesis, Kansas State University, Kansas, USA, 65 pp.
- Norris, IB. 1982. Soil moisture and growth of contrasting varieties of *Lolium*, *Dactylis* and *Festuca* species. *Grass and Forage Science* 37:273-283.
- Norton, BE, Johnson, PS. 1983. Pattern of defoliation by cattle grazing crested wheatgrass pastures. En: Proceedings XIV International Grassland Congress. Smith, JA, Hayes, VW (eds.). Westview Press, Boulder, Colorado, USA, p. 462-464.
- Nowak, RS, MM Caldwell. 1984. A test of compensatory photosynthesis in the field: implications for herbivory tolerance. *Oecologia* 61:311-318.
- Nowak, RS, Nowak, CL, Anderson, JE. 1993. Differential response to nitrogen form and concentration for *Oryzopsis hymenoides* and *Elymus lanceolatus*. *Great Basin Naturalist* 53:222-236.
- Noy-Meir, I. 1993. Compensating growth of grazed plants and its relevance to the use of rangelands. *Ecological Applications* 3:32-34.
- Official Methods of Analysis of the Association of Official Agricultural Chemists. 1965. Horwitz, W (ed.). 10<sup>th</sup> Edition, Association of Official Agricultural Chemists, Washington DC, USA, 957 pp.
- Ogle, DG, St. John, L, Holzworth, L, Winslow, SR, Jones, TA. 2002. Basin Wildrye. NRCS Plant Guide. USDA, NRCS, Idaho State Office and the National Plant Data Center, USA, 6 pp.
- Olson, BE, Richards, JH. 1988a. Annual replacement of the tillers of *Agropyron desertorum* following grazing. *Oecologia* 76:1-6.
- Olson, BE, Richards, JH. 1988b. Tussock regrowth after grazing: intercalary meristem and axillary bud activity of tillers of *Agropyron desertorum*. *Oikos* 51:374-382.
- Olson, BE, Richards, JH. 1989. Grazing effects on crested wheatgrass growth and replacement in central Utah. Research Bulletin N° 516, Utah State University, Logan, Utah, USA, 34 pp.

- Orbea, JR, Agnus, M, Cauhepé, MA. 1985. Efecto de tres intensidades de corte sobre la productividad, vigor y persistencia de *Poa lanigera* Nees. *Revista Argentina de Producción Animal* 5:441-450.
- Orodho, AB, Cuany, RL, Trlica, MJ. 1998. Previous grazing or clipping affects seed of Indian ricegrass. *Journal of Range Management* 51: 37-41.
- Orodho, AB, Trlica, MJ. 1990. Clipping and long-term grazing effects on biomass and carbohydrate reserves of Indian ricegrass. *Journal of Range Management* 43:52-57.
- Orodho, AB, Trlica, MJ, Bonham, CD. 1990. Long-term heavy-grazing effects on soil and vegetation in the Four Corners region. *The Southwestern Naturalist* 35: 9-14.
- Ourry, A, González, B, Bigot, J, Boucaud, J, Salette, J. 1989. Nitrogen and carbohydrate mobilizations during regrowth of defoliated *Lolium perenne* L. en: *Proceedings XVI International Grassland Congress, Nice, France*, p. 513-514.
- Orr, DM. 1998. A life cycle approach to the population ecology of two tropical grasses in Queensland, Australia. En: *Population Ecology of Grasses*. Cheplick, G (ed.). Cambridge University Press, Cambridge, England, p. 366-389.
- Owen, DF, RG Wiegert. 1976. Do consumers maximize plant fitness? *Oikos* 27:488-492.
- Páez, A, Busso, CA, Montenegro, OA, Rodríguez, GD, Giorgetti, HD. 2005. Seed weight variation and its effects on germination in *Stipa* species. *Phyton, International Journal of Experimental Botany* 1-14.
- Paige, KN. 1992. Overcompensation in response to mammalian herbivory: from mutualistic to antagonistic interactions. *Ecology* 73:2076-2085.
- Painter, EL, Detling, JK, Steingraeber, DA. 1993. Plant morphology and grazing history. Relationships between native grasses and herbivores. *Vegetatio* 106:37-62.
- Pavlik, M. 1983. Nutrient and productivity relations of the dune grasses *Ammophila arenaria* and *Elymus mollis* II. Growth and patterns of dry matter and nitrogen allocation as influenced by nitrogen supply. *Oecologia* 57:233-238.
- Pearson, LC. 1979. Effects of temperature and moisture on phenology and productivity of Indian Ricegrass. *Journal of Range Management* 32:127-133.
- Pechanec, JF, Stewart, G. 1949. Grazing spring-fall sheep ranges of southern Idaho. Circular N° 808, USDA, Washington DC, USA, 34 pp.
- Pensiero, JF. 1986. Revisión de las especies argentinas del género *Pappophorum* (Gramínea-Eragrostoideae-Pappophoreae). *Darwiniana* 27:65-87.
- Pérez Amaro, JA, García Moya, E, Enríquez Quiróz, JF, Quero Carrillo, AR, Pérez Pérez, J, Hernández Garay, A. 2004. Análisis de crecimiento, área foliar específica y

- concentración de nitrógeno en hojas de pasto "Mulato" (*Brachiaria* híbrido, cv.). *Técnica Pecuaria en México* 42:447-458.
- Perry, LJ, Chapman, SR. 1974. Effects of clipping on carbohydrate reserves in basin wildrye. *Agronomy Journal* 66:67-69.
- Perry, LJ, Chapman, SR. 1975. Effects of clipping on dry matter yields of basin wildrye. *Journal of Range Management* 28: 271-274.
- Plummer, AP, Frischknecht, NC. 1952. Increasing field stands of Indian ricegrass. *Agronomy Journal* 44: 285-289.
- Poppi, DP, Minson, DJ, Ternouth, JH. 1981. Studies of cattle and sheep eating leaf and stem fractions of grasses. I. The voluntary intake, digestibility and retention time in the reticulo-rumen. *Australian Journal of Agricultural Research* 32:99-108.
- Powell, CL. 1979. Inoculation of white clover and ryegrass seed with mycorrhizal fungi in unsterile hill soils. *New Phytologist* 92:89-102.
- Pringle, A, Bever, JD, Gardes, M, Parrent, JL, Rillig, MC, Klironomos, JN. 2009. Mycorrhizal symbioses and plant invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40:699-715.
- Privitello, MJL, Gabutti, EG, Harrison, RU. 1995. Efecto de dos intensidades y cuatro frecuencias de defoliación sobre la persistencia y producción de *Schizachyrium plumigerum* (Eckman) Parodi y *Bothriochloa springfieldii* (Gould.) Parodi. *Revista Argentina de Producción Animal* 15:349-352.
- Privitello, MJL, Gabutti, EG, Harrison, RU. 1998. Efecto de dos intensidades y cuatro frecuencias de defoliación sobre la persistencia y producción de *Pappophorum pappiferum* (Lam.) O.K. *Revista Argentina de Producción Animal* 18:111-115.
- Quinn, JA, Ward, RT. 1969. Ecological differentiation in sand dropseed (*Sporobolus cryptandrus*). *Ecological Monographs* 39:61-78.
- Quiroga, RE, Blanco, LJ, Oriente, EL. 2004. Efecto de la frecuencia e intensidad de defoliación sobre la productividad forrajera de *Digitaria californica* y *Pappophorum caespitosum*. *Revista Argentina de Producción Animal* 24. Disponible en CD.
- Quiroga, RE, Blanco, LJ, Oriente, EL. 2005. Efecto residual de la defoliación sobre la productividad forrajera de *Digitaria californica* y *Pappophorum caespitosum*. *Revista Argentina de Producción Animal* 25. Disponible en CD.
- Reece, PE, Bonham, CD. 1978. Frequency of endomycorrhizal infection in grazed and ungrazed bluegramma plant. *Journal of Range Management* 31:149-141.

- Reeves, FB, Wagner, D, Moorman, T, Kiel, J. 1979. The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid West. I. A comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed vs. natural environments. *American Journal of Botany* 66:6-13.
- Reynolds, TD, Fraley Jr, L. 1989. Root profiles of some native and exotic plant species in southeastern Idaho. *Environmental and Experimental Botany* 29:241-248.
- Richards, JH. 1984. Root growth response to defoliation in two *Agropyron* bunchgrasses: field observations with an improved root periscope. *Oecologia* 64:21-25.
- Richards, JH. 1993. Physiology of plants recovering from defoliation. Proceedings of the XVII International Grassland Congress, Palmerston, New Zealand, p. 85-94.
- Richards, JH, Caldwell, MM. 1985. Soluble carbohydrates, concurrent photosynthesis and efficiency in regrowth following defoliation: A field study with *Agropyron* species. *Journal of Applied Ecology* 22:907-920.
- Rodríguez, MA, Alvarez, J, Pascual, MR, Gómez Sal, A. 1987. Variaciones en la estructura aérea y subterránea de pastos de montaña según el grado de aprovechamiento. *Pastos* 17:347-361.
- Rogler, GA. 1960. Relation of seed dormancy of Indian ricegrass (*Oryzopsis hymenoides* [Roem. & Schult.] Ricker.) to age and treatment. *Agronomy Journal* 52:470-473.
- Rost, TL, Izaguirre de Artuzio, P, Risley, EB. 1984. Transfer cells in the placental pad and caryopsis coat of *Pappophorum subbulbosum* Arech (Poaceae). *American Journal of Botany* 71:948-957.
- Roundy, BA, Young, JA, Evans, RA. 1989. Seedling growth of three Great Basin wildrye collections at reduced osmotic potential. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 25:2-3.
- Ruiz-Lozano, JM, Azcón, R, Gómez, M. 1995. Effects of arbuscular-mycorrhizal *Glomus* species on drought tolerance: physiological and nutritional plant responses. *Applied and Environmental microbiology* 61:456-460.
- Ruiz, MA, Adema, EO, Rucci, T, Babinec, FJ. 2004. Producción y calidad de forraje de gramíneas perennes en diferentes ambientes del Caldenal. Publicación Técnica N° 54 del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, 36 pp.
- Runkle, JR, Yetter, TC. 1987. Treefalls revisited: gap dynamics in the southern Appalachians. *Ecology* 68:417-724.
- Ryle, GJA, Powell, CE. 1975. Defoliation and regrowth in the graminaceous plant: The role of current assimilate. *Annals of Botany* 39:297-310.

- Ryle, GJA, Powell, CE. 1976. Effect of rate of photosynthesis on the pattern of assimilate distribution in the graminaceous plant. *Journal of Experimental Botany* 27:189-199.
- Ryser, P, Lambers, H. 1995. Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant and Soil* 170:251-265.
- Sáenz, AM., Deregibus, VA. 2001. Efecto de eventos de defoliación y períodos de sequía sobre el estado hídrico y la morfogénesis foliar de *Poa ligularis*. *Revista Argentina de Producción Animal* 21:172-173.
- Sage, RF. 2004. The evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis. *New Phytologist* 161:341-370.
- Saint Pierre, C. 2002. Capacidad competitiva y tolerancia a la defoliación en *Stipa clarazii*, *Stipa tenuis* y *Stipa ambigua*. Tesis de Magister, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina, 81 pp.
- Saint Pierre, C, Busso, CA. 2006. Capacidad competitiva y tolerancia a la defoliación en *Stipa clarazii*, *Stipa tenuis* y *S. ambigua*. *Phyton, International Journal of Experimental Botany* 75:21-30.
- Saint Pierre, C, Busso, CA, Montenegro, OA, Rodríguez, GD, Giorgetti, HD, Montani, T, Bravo, OA. 2002. Root proliferation in perennial grasses of low and high palatability. *Plant Ecology* 165:161-169.
- Saint Pierre, C, Busso, CA, Montenegro, OA, Rodríguez, GD, Giorgetti, HD, Montani, T, Bravo, O. 2004a. Direct assessment of competitive ability and defoliation tolerance in perennial grasses. *Canadian Journal of Plant Science* 84:195-204.
- Saint Pierre, C, Busso, CA, Montenegro, OA, Rodríguez, GD, Giorgetti, HD, Montani, T, Bravo, OA. 2004b. Defoliation tolerance and ammonium uptake rate in perennial tussock grasses. *Journal of Range Management* 57:82-88.
- Saint Pierre, C, Busso, CA, Montenegro, OA, Rodríguez, GD, Giorgetti, HD, Montani, T, Bravo, OA. 2004c. Soil resource acquisition mechanisms, nutrient concentrations and growth in perennial grasses. *Interciencia* 29:303-311.
- Sala, OE, Lauenroth, WK. 1982. Small rainfall events: an ecological role in semiarid regions. *Oecologia* 53: 301-304.
- Sánchez, EE, Brevedan, RE. 1991. Comportamiento frente al estrés de agua. En: *El pasto llorón. Su biología y manejo*. Fernández, OA, Brevedan, RE, Gargano, AO (eds.). CERZOS-Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina, p. 161-216.

- Scanlan, JC. 1983. Changes in tiller and tussock characteristics of *Astrelba lappacea* (curly Mitchell grass) after burning. *Australian Range Journal* 5: 13-19.
- Schierenbeck, KA, Mack, RN, Sharitz, RR. 1994. Effects of herbivory on growth and biomass allocation in native and introduced species of *Lonicera*. *Ecology* 75:1661-1672.
- Schultze, ED. 1986. Whole-plant responses to drought. *Australian Journal of Plant Physiology* 13:127-141.
- Seifert, EK, Bever, JD, Maron, JL. 2009. Evidence for the evolution of reduced mycorrhizal dependence during plant invasion. *Ecology* 90:1055-1062.
- Shah, MA, Reshi, Z. 2007. Invasion by alien *Anthemis cotula* L. in a biodiversity hotspot: Release from native foes or relief from alien friends. *Current Science* 92:21-22.
- Shah, MA, Reshi, Z, Rashid, I. 2008. Mycorrhizal source and neighbour identity differently influence *Anthemis cotula* L. invasion in the Kashmir Himalaya, India. *Applied Soil Ecology* 40:330-337.
- Sharifi, MR, Meinzer, FC, Nilsen, ET, Rundel, PW, Virginia, RA, Iarrell, WM, Herman, DI, Clark, PC. 1988. Effect of manipulation of water and nitrogen supplies on the quantitative phenology of *Larrea tridentata* (creosote bush) in the Sonoran Desert of California. *American Journal of Botany* 75:1163-1174.
- Shoop, MC, McIlvain, EH. 1970. Growth patterns of weeping lovegrass and how they relate to management. En: *Proceedings of the 1<sup>st</sup> weeping lovegrass Symposium*, Dalrymple, RL (ed.). The Samuel Roberts Noble Foundation, Agricultural Division, Ardmore, Oklahoma, USA, p. 1-9.
- Silberbush, M, Barber, SA. 1983. Sensitivity of simulated phosphorus uptake to parameters used by mechanistic-mathematical model. *Plant and Soil* 74:94-100.
- Simoës, M, Baruch, Z. 1991. Responses to simulated herbivory and water stress in two tropical C<sub>4</sub> grasses. *Oecologia* 88:173-180.
- Sims, PL, Ayuko, LJ, Hyder, DN. 1970. Developmental morphology of switchgrass and sideoats grama. *Journal of Range Management* 24:357-360.
- Singh, P. 1991. Influence of water-deficits on phenology, growth and dry-matter allocation in chickpea (*Cicer arietinum*). *Field Crop Research* 28:1-15.
- Sobrado, MA, Turner, NC. 1986. Photosynthesis, dry matter accumulation and distribution in the wild sunflower *Helianthus petiolaris* and the cultivated sunflower *Helianthus annuus* as influenced by water deficits. *Oecologia* 69:181-187.

- Sokal, RR, Rohlf, FJ. 1984. *Introducción a la Bioestadística*. Editorial Reverté S.A., Barcelona, España, 376 pp.
- Smith, SE, Read, ND. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*, 3<sup>th</sup> Edition, Academic Press, London, England, 606 pp.
- Smoliak, S, Johnston, A, Lutwick, LE. 1967. Productivity and durability of crested whetgrass in southeastern Alberta. *Canadian Journal Plant Science* 47:539-547.
- Snell, TW, Burch, DG. 1975. The effects of density on resource partitioning in *Chamaesyce hirta* (Euphorbiaceae). *Ecology* 56:742-746.
- St. John, TV, Coleman, DC, Reid, CPP. 1983. Growth and spatial distribution of nutrient-absorbing organs: selective exploitation of soil heterogeneity. *Plant and Soil* 71:487-493.
- Stahl, PD, Williams, SE, Christensen, M. 1988. Efficacy of native vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi after severe soil disturbance. *New Phytologist* 110:347-354.
- Stout, DG, McLean, A, Brooke, B, Hall, J. 1980. Influence of simulated grazing (clipping) on pinegrass growth. *Journal of Range Management* 33:268-291.
- Stritzler, NP, Petruzzi, HJ. 2005. Las gramíneas estivales y su impacto productivo en la región pampeana semiárida. *Forrajes* 2005:99-116.
- Stritzler, NP, Petruzzi, HJ, Frasinelli, CA, Veneciano, JH, Ferri, CM, Viglizzo, EF. 2007. Variabilidad climática en la Región Semiárida Central Argentina. Adaptación tecnológica en sistemas extensivos de producción animal. *Revista Argentina de Producción Animal* 27:113-125.
- Stroh, JR. 1971. Variation in growth curve increments. *Agronomy Journal* 63:512-513.
- Stubbenieck, JN, James, T, Roberts, KK. 1985. *Nebraska range and pasture grasses (including grass-like plants)*. University of Nebraska, Department of Agriculture, Cooperative Extension Service, Lincoln, Nebraska, USA, 75 pp.
- Sutton, JC, Sheppard, BR. 1976. Aggregation of sand-dune soil by endomycorrhizal fungi. *Canadian Journal of Botany* 54:326-333.
- Tilley, DJ. 2005. *Basin Wildrye, Advanced Evaluation*. Preliminary Report, Natural Resources Conservation Service, USDA, Aberdeen Plant Materials Center, Aberdeen, Idaho, USA, 2 pp.
- Tilman, D. 1989. Competition, nutrient reduction and the competitive neighbourhood of a bunchgrass. *Functional Ecology* 3:215-219.



- Toft, NL, McNaughton, SJ, Georgiadis, NJ. 1987. Effects of water stress and simulated grazing on leaf elongation and water relations of an east African grass, *Eustachys paspaloides*. *Australian Journal of Plant Physiology* 14:211-226.
- Torres, YA, Busso, CA, Montenegro, OA, Giorgetti, HD, Rodríguez, HD, Bentivegna, D. 2010. Osmotic adjustment in *Leymus cinereus* cv. "Trailhead" under field conditions. *Phyton, International Journal of Experimental Botany* 79:195-198.
- Trappe, JM. 1981. Mycorrhizae and productivity of arid and semiarid rangelands. En: *Advances in food producing systems for arid and semi-arid lands*. Manassah, JT, Briskey, EJ (eds.). Academic Press, New York, USA, p. 581-599.
- Trent, JD, Svejcar, AJ, Bethlenfalvay, GJ. 1993. Growth and nutrition combinations of native and introduced plants and mycorrhizal fungi in a semiarid range. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 45:13-23.
- Trione, SO, Cavagnaro, JB. 1998. Water shortage and associated changes in organic nitrogen between *Pappophorum caespitosum* (Gramineae) provenances. *Journal of Arid Environments* 38:519-528.
- Troughton, A. 1957. The underground organs of herbage grasses. Bulletin N° 44. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, Bucks, England, 163 pp.
- Turner, GT. 1990. Long-term vegetation change at a fully protected Sonoran desert site. *Ecology* 7:464-477.
- Turner, NC. 1979. Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. En: *Stress Physiology in Crop Plants*. Mussell, H, Staples, RC (eds.). Wiley-Interscience, New York, USA, p. 343-372.
- Turner, NC, Begg, JE. 1978. *Plant Relations in Pastures*. Csiro Publishing, Melbourne, Australia, 50 pp.
- Turner, NC, O'Toole, JC, Cruz, RT, Namuco, OS, Ahmad, S. 1986. Responses of seven diverse rice cultivars to water deficits. I. Stress development, canopy temperature, leaf rolling and growth. *Field Crops Research* 13:257-271.
- Van Andel, J, Ernst, WHO. 1985. Ecophysiological adaptation, plastic responses, and genetic variation of annuals, biennials, and perennials in woodland clearings. En: *Structure and Functioning of Plant Populations*. Haeck, J, Woldendorp, JW (eds.). Elsevier Science and Technology, Amsterdam, Holland, 408 pp.
- Van Loo, EN. 1992. Tillering, leaf expansion and growth of plants of two cultivars of perennial ryegrass grown using hydroponics at two water potentials. *Annals of Botany* 70:511-518.

- Van Staalduinen, MA, Anten, N. 2005. Differences in the compensatory growth of two co-occurring grass species in relation to water availability. *Oecologia* 146:190-199.
- Veenendaal, EM, Monnaapula, SC, Gilika, T, Magole, IL. 1992. Vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of grass seedlings in a degraded semi-arid savanna in Botswana. *New Phytologist* 121:477-485.
- Veneciano, JH, Federigi, ME. 2005. Las erráticas lluvias de primavera. *Informativo Rural*, EEA San Luis, INTA, 6:4-5.
- Veneciano, JH, Lartigue, EC. 1999. El cambio climático global y el futuro de los agroecosistemas extensivos de San Luis: una mirada preliminar. *Revista Oeste Ganadero* 1:9-13.
- Vera, RR, Irazoqui, H, Menvielle, EE. 1973. The nutritive value of weeping lovegrass during the spring season. *Journal of the British Grassland Society* 28: 49-152.
- Verkaar, HJ. 1988. Are defoliators beneficial for their host plants in terrestrial ecosystems? - a review. *Acta Botanica Neerlandica* 37:137-152.
- Vilá, M, Weiner, J. 2004. Are invasive plant species better competitors than native plant species? - evidence from pair-wise experiments. *Oikos* 105:229-238.
- Vogel, WG, Bjugstad, AJ. 1968. Effects of clipping on yield and tillering of little bluestem, big bluestem, and indiagrass. *Journal of Range Management* 21:136-140.
- Vogel, KP, Jensen, KJ. 2001. Adaptation of perennial triticeae to the eastern Central Great Plains. *Journal of Range Management* 54:674-679.
- Vogelsang, KM, Bever, JD. 2009. Mycorrhizal densities decline in association with nonnative plants and contribute to plant invasion. *Ecology* 90:399-407.
- Vogelsang, KM, Bever, JD, Griswold, M, Schultz, PA. 2004. The use of mycorrhizal fungi in erosion control applications. Final Report for Caltrans. Contract N° 65A0070. California Department of Transportation, Sacramento, California, USA, 150 pp.
- Wade, MH. 1982. Influence of tiller density as a yield component of cultivated pastures. *Revista Argentina de Producción Animal* 9:181-188.
- Wallace, LL. 1981. Growth, morphology and gas exchange of mycorrhizal and nonmycorrhizal *Panicum coloratum* L., a C<sub>4</sub> grass species, under different clipping and fertilization regimes. *Oecologia* 49:272-278.
- Wallace, LL. 1987. Mycorrhizae in grasslands: Interactions of ungulates, fungi and drought. *New Phytologist* 105:619-632.
- Waller, SS, Lewis, JK. 1979. Occurrence of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> photosynthetic pathways on North American grasses. *Journal of Range Management* 32:12-28.

- Walling, SZ, Zabinski, CA. 2006. Defoliation effects on arbuscular mycorrhizae and plant growth of two native bunchgrasses and an invasive forb. *Applied Soil Ecology* 32:111-117.
- Wan, C, Sosebee, RE. 1998. Tillering responses to red:far-red light ratio during different phenological stages in *Eragrostis curvula*. *Journal of Experimental Botany* 40:247-25.
- Wan, C, Sosebee, RE. 2000. Central dieback of the dryland bunchgrass *Eragrostis curvula* (weeping lovegrass) re-examined: the experimental clearance of tussock centres. *Journal of Arid Environments* 46:69-78.
- Wan, C, Sosebee, RE. 2002. Tiller recruitment and mortality in the dryland bunchgrass *Eragrostis curvula* as affected by defoliation intensity. *Journal of Arid Environments* 51:577-585.
- Wan, C, Sosebee, RE, McMichael, BL. 1993. Soil water extraction and photosynthesis in *Gutierrezia sarothrae* and *Sporobolus cryptandrus*. *Journal of Range Management* 46:425-430.
- Wang, J, Hesketh, JD, Woolley, T. 1986. Preexisting channels and soybean rooting patterns. *Soil Science* 141:432-437.
- Wasser, CH. 1982. Ecology and culture of selected species useful in revegetating disturbed lands in the West. USDA Fish and Wildlife Service/OBS-82/56, Washington DC, USA, 347 pp.
- Weiss, A, Piper, EL. 1992. Modifying the response to defoliation during vegetative growth in CERES-Maize. *Agricultural Systems* 40:379-392.
- Whalley, RDB, Jones, TA, Nielson, DC, Mueller, RJ. 1990. Seed abscission and retention in Indian ricegrass. *Journal of Range Management* 43:291-294.
- White, LM. 1973. Carbohydrate reserves of grasses: A review. *Journal of Range Management* 26:13-18.
- Wilks, SS. 1932. Certain generalizations in the analysis of the variance. *Biometrika* 24:471-494.
- Williams, DG, Black, RA. 1994. Drought response of a native and introduced Hawaiian grass. *Oecologia* 97:512-519.
- Williams, KJ, Wilsey, BJ, McNaughton, SJ, Banyikwa, FF. 1998. Temporally variable rainfall does not limit yields of Serengeti grasses. *Oikos* 81:463-470.
- Williams, RD. 1964. Assimilation and translocation in perennial grasses. *Annals of Botany* 28:419-426.

- Williamson, SC, Detling, JK, Dodd, JL, Dyer, MI. 1989. Experimental evaluation of the grazing optimization hypothesis. *Journal of Range Management* 42:149-152.
- Willms, W, Bailey, AW, McLean, A. 1980. Effect of burning or clipping *Agropyron spicatum* in the autumn on the spring foraging behavior of mule deer and cattle. *Journal of Applied Ecology* 17:69-84.
- Willms, WD, Fraser, J. 1992. Growth characteristics of rough fescue (*Festuca scabrella* var. *campestris*) after three years of repeated harvesting at scheduled frequencies and heights. *Canadian Journal of Botany* 70:2125-2129.
- Wilsey, BJ, Polley, HW. 2006. Aboveground productivity and root-shoot allocation differ between native and introduced grass species. *Oecología* 150:300-309.
- Wilson, AM, Briske, DD. 1979. Drought and temperature effects on the establishment of blue grama seedlings on the central plains. *Journal of Range Management* 32:209-213.
- Wilson, AM, Harris, GA, Gates, DH. 1966. Cumulative effects of clipping on yield of bluebunch wheatgrass. *Journal of Range Management* 19:90-91.
- Wilson, GWT, Hartnett, DC. 1997. Effects of mycorrhizae on plant growth and dynamics in experimental tallgrass prairie microcosms. *American Journal of Botany* 84:478-482.
- Wolf, DD, DJ Parrish. 1982. Short term growth responses of tall fescue to changes in soil water potential and to defoliation. *Crop Science* 22:996-999.
- Wright, HA, Bailey, AW. 1982. *Fire ecology: United States and Southern Canada*. John Wiley and Sons Inc., New York, USA, 501 pp.
- Wright, RG, van Dyne, GM. 1976. Environmental factors influencing semidesert grassland perennial grass demography. *Southwest Naturalist* 21:259-274.
- Yamauchi, A, Yamamura, N. 2004. Herbivory promotes plant production and reproduction in nutrient-poor conditions: effects of plant adaptive phenology. *The American Naturalist* 163:138-153.
- Young, JA, Evans, RA. 1981. Germination of Great Basin wildrye seeds collected from native stands. *Agronomy Journal* 73: 917-920.
- Young, JA, Evans, RA. 1984. Germination of seeds of 'Paloma' and 'Nezpar' Indian ricegrass. *Journal of Range Management* 37:19-21.
- Young, JA, Evans, RA, Tueller, PT. 1975. Great Basin plant communities - pristine and grazed. En: *Holocene Climates in the Great Basin*. Elston, R (ed.) Occasional paper, Nevada Survey, Reno, Nevada, USA, p. 187-215.

- Yuan, W, Zhou, G, Wang, Y, Han, X, Wang, Y. 2007. Simulating phenological characteristics of two dominant grass species in a semi-arid steppe ecosystem. *Ecological Research* 22:784-791.
- Zemtra, RS, Havstad, CM, Cuany, RL. 1983. Reducing seed dormancy in Indian ricegrass, *Oryzopsis hymenoides*. *Journal of Range Management* 36:239-214.
- Zhang, J, Romo, JT. 1994. Defoliation of northern wheatgrass community: above and belowground phytomass productivity. *Journal of Range Management* 47:279-284.