



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

Tesis de Doctorado en Ciencias Agrarias

*Productividad, descomposición y mineralización en
dos gramíneas de diferente palatabilidad
nativas del Caldenal*

Alicia S. Moretto

Bahía Blanca

Argentina

2009

*A mi abuela que me acompañó
A mi madre que me enseñó a leer
A mi padre que me enseñó a soñar
Y a mis hijos que me dan motivo para seguir soñando....*

Prefacio

Esta tesis es presentada 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 otras. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el Departamento de Agronomía y el Centro de Recursos Naturales Renovables de la zona semiárida (CERZOS, CONICET-UNS), bajo la dirección del Dr. Roberto A. Distel, Profesor Titular a cargo de las asignaturas Producción Bovina y Ovina y Utilización de Pastizales.

9 de mayo de 2008

Alicia S. Moretto

Agradecimientos

Deseo expresar mi agradecimiento a Roberto Distel, mi director, por su dedicación, confianza y apoyo durante la realización de esta tesis. A Osvaldo Fernández, mi director de carrera, por haberme "alentado" a terminar la tesis. A todos los integrantes del LAHBIS, del Departamento de Agronomía y a mis compañeros de "La Carrindanga" que me brindaron su ayuda. A Sergio Amán, por su colaboración y buena predisposición en las tareas del campo. A Julio Escobar, quien colaboró en muchas de mis tareas, mientras yo escribía esta tesis, en el CADIC y fundamentalmente a mi familia Nestor, Franco y Marco.

Contenido

Lista de tablas	7
Lista de figuras	8
Resumen	10
Abstract	12
 Capítulo 1: <i>Introducción general</i>	
Descripción del problema.....	14
Antecedentes generales sobre el tema.....	14
Descripción del sitio de estudio y de las especies del pastizal...	17
 Capítulo 2: <i>Productividad en Poa ligularis y Stipa tenuissima</i>	
Introducción.....	22
Materiales y métodos	23
Resultados	26
Discusión.....	28
 Capítulo 3: <i>Reabsorción de nitrógeno en Poa ligularis y Stipa tenuissima</i>	
Introducción.....	31
Materiales y métodos.....	33
Resultados	35
Discusión.....	37
 Capítulo 4: <i>Descomposición y liberación de nutrientes en Poa ligularis y Stipa tenuissima</i>	
Introducción.....	42
Materiales y métodos.....	43

Resultados	46
Discusión.....	50
Capítulo 5: <i>Concentración y mineralización neta de nitrógeno en el suelo subyacente a Poa ligularis y Stipa tenuissima</i>	
Introducción.....	55
Materiales y métodos.....	56
Resultados	60
Discusión.....	64
Capítulo 6: <i>Síntesis y proyecciones</i>	68
Bibliografía	71

Lista de Tablas

- Tabla 1.1:** *Distribución mensual de las precipitaciones para cada año del período de estudio, y promedio mensual histórico (PMH) para la región.....* 19
-
- Tabla 1.2:** *Concentración de lignina, nitrógeno y relación carbono:nitrógeno (C:N) en hojas verdes de las especies usadas en el estudio. Los valores son medias (n=10) ± 1 E.E.. Para cada fila, letras diferentes indican diferencias significativas (P < 0,05). Se analizaron láminas verdes de plantas cosechadas en fase vegetativa tardía (agosto). La lignina se determinó por el método de los detergentes (Goering y Van Soest, 1970), el nitrógeno por la técnica semi-micro Kjeldahl (Bremner y Mulvaney, 1982) y el carbono por combustión seca con un analizador elemental Leco.....* 21
-
- Tabla 4.1:** *Concentración inicial en hojas y raíces de: lignina, nitrógeno y fósforo, y relación carbono:nitrógeno (C:N), lignina:N y lignina:P. Los valores son medias ± 1 E.E. (n=10). Para cada columna y parte de planta, letras diferentes indican diferencias significativas (P < 0,05).* 46
-
- Tabla 4.2:** *Constantes de descomposición (K), al finalizar el período incubación de hojas y raíces. Los valores son medias (n=10) ± 1 E.E. Dentro de cada columna y parte de planta, diferentes letras indican diferencias significativas (P < 0,05).....* 47
-
- Tabla 4.3:** *Coefficiente de correlación lineal de Pearson (r) (n=10) entre la pérdida de masa al finalizar la incubación (630 días) y los parámetros de calidad inicial de hojas y raíces. Los asteriscos indican correlación significativa entre las dos variables a P < 0,05 (*), P < 0,01 (**) o P < 0,001 (***).....* 48
-
- Tabla 5.1:** *Concentración de carbono y nitrógeno, relación carbono:nitrógeno, fósforo disponible, pH, y contenido de arena, limo y arcilla del suelo subyacente a las especies usadas en el estudio. Los valores son medias (n=10) ± 1 E.E. Para cada fila, letras diferentes indican diferencias* 61

significativas ($P < 0,05$).....

Lista de Figuras

- Figura 1.1:** *Vista panorámica del sitio de estudio.....* 21
- Figura 2.1:** *Variación mensual de la biomasa aérea viva (a) y muerta (b) durante un ciclo de crecimiento. Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media (n=10). Para cada fecha, los asteriscos indican diferencia significativa a $P < 0,05$ (*) o $P < 0,01$ (**)......* 26
- Figura 2.2:** *Variación mensual de la biomasa subterránea viva (a) y muerta (b) durante un ciclo de crecimiento. Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media (n=10). Para cada fecha, los asteriscos indican diferencia significativa a $P < 0,05$ (*) o $P < 0,01$ (**)......* 27
- Figura 2.3:** *Variación mensual de la proporción de biomasa foliar (a) y radical (b) muerta durante un ciclo de crecimiento. Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media (n=10). Los asteriscos (**) indican diferencia significativa a $P < 0,01$. Ninguna de las dos especies presentó biomasa foliar muerta en abril, debido al corte de limpieza realizado en el mes de marzo inmediato anterior.....* 28
- Figura 2.4:** *Densidad del tejido foliar (a) y radical (b), expresada mediante el cociente masa de tejido seco / masa de tejido turgente. Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media (n=10). Los asteriscos indican diferencia significativa a $P < 0,05$ (*) o $P < 0,01$ (**).* 28
- Figura 3.1:** *Variación mensual de la concentración nitrógeno (N) en láminas verdes (a), láminas secas (b) raíces vivas (c) y raíces muertas (d). Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media (n=10). Para cada fecha, los asteriscos indican diferencia significativa a $P < 0,05$ (*) o $P < 0,01$ (**)......* 36
- Figura 3.2:** *Variación mensual de la eficiencia reabsorción de nitrógeno (N) a nivel foliar (a) y radical (b) y de la eficiencia de utilización de nitrógeno (N) a nivel foliar (c) y radical (d). Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media (n=10). Los asteriscos (**) indican diferencia significativa a $P < 0,01$* 37

- Figura 4.1:** *Materia orgánica remanente de láminas (a) y raíces (b) a través del tiempo de descomposición. Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media (n=10). Letras diferentes al final del período indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre las especies.....* 47
- Figura 4.2:** *Liberación de nitrógeno (N) y fósforo (P) desde láminas y raíces a través del tiempo de descomposición. Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media (n=10). Letras diferentes al final del período indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre las especies.....* 49
- Figura 4.3:** *Variación temporal de la temperatura (0-3 cm de profundidad) y humedad (0-15 cm de profundidad) del suelo subyacente a las especies en estudio a lo largo del tiempo de descomposición. Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media (n=10).....* 50
- Figura 5.1:** *Variación temporal en la concentración de amonio (NH_4^+ -N), nitratos (NO_3^- -N), nitrógeno (N) inorgánico total, y en la mineralización neta de N y la humedad del suelo (%) (0-15 cm). Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media (n=10). Para cada fecha, los asteriscos indican diferencia significativa a $P < 0,05$ (*) o $P < 0,01$ (**)......* 62
- Figura 5.2:** *Mineralización neta potencial de nitrógeno (N) a través del tiempo de incubación, en muestras de suelo tomadas en otoño y en primavera. Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media (n=10). Para cada fecha, los asteriscos indican diferencia significativa a $P < 0,05$ (*) o $P < 0,01$ (**)......* 63
- Figura 5.3:** *Nitrógeno (N) retenido en la biomasa microbiana en muestras de suelo tomadas en otoño y en primavera. Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media (n=10) Para cada fecha, los asteriscos indican diferencia significativa a $P < 0,05$ (*) o $P < 0,01$ (**)......* 64

Resumen

Los mecanismos que contribuyen a evitar la herbivoría inducen una respuesta selectiva negativa en los herbívoros, mientras que los que contribuyen a su tolerancia inducen una respuesta selectiva positiva en los mismos. De ahí que las plantas que los poseen se clasifiquen como de baja o de alta palatabilidad, respectivamente. Los mecanismos de evitación compiten por recursos para el crecimiento, lo cual limitaría la productividad de las especies de baja palatabilidad. Por otra parte los mecanismos de evitación disminuyen la calidad de la broza (mantillo y raíces muertas), lo que limitaría la velocidad de descomposición y mineralización de las especies de baja palatabilidad. El objetivo de la presente tesis fue comparar la productividad y la velocidad de descomposición y mineralización de dos especies nativas del Caldenal, una de alta palatabilidad (*Poa ligularis*) y la otra de baja palatabilidad (*Stipa tenuissima*). Complementariamente se midió la densidad de tejido, la longevidad, la eficiencia de reabsorción de nitrógeno (N) y la eficiencia de uso de N, a nivel foliar y radical. La metodología abarcó mediciones periódicas de la biomasa aérea y subterránea por el método de la cosecha; incubaciones de hojas, raíces y suelo en condiciones *in situ* y/o en condiciones de laboratorio; y determinaciones del contenido de N y/o fósforo en hojas, raíces y suelo. *P. ligularis* fue más productiva, tanto en la parte aérea como en la parte subterránea. *S. tenuissima* presentó tejidos más densos a nivel foliar y radical, y más longevos y con mayor eficiencia de reabsorción y de uso de nitrógeno a nivel radical. Las hojas de *P. ligularis* se descompusieron y liberaron nutrientes más rápidamente que las hojas de *S. tenuissima*, pero las raíces de ambas especies se descompusieron y liberaron nutrientes a un ritmo similar. El concentración de N inorgánico fue similar o mayor en el suelo subyacente a *P. ligularis*. La tasa de mineralización *in situ* fue similar o mayor en el suelo subyacente a *S. tenuissima*, pero la tasa de mineralización potencial de nitrógeno fue superior en el suelo subyacente a *P. ligularis*. El N retenido en la biomasa microbiana del suelo fue similar o mayor en *S. tenuissima*.

Si bien *P. ligularis* produjo broza de más calidad y en mayor cantidad que *S. tenuissima*, dichas diferencias no se tradujeron en forma consistente en una mayor velocidad de descomposición y de liberación de nutrientes, ni en una mayor tasa de mineralización y de concentración de nitrógeno en el suelo *in situ* en la primera que en la última especie. La estrechez de las diferencias en la calidad de la broza, sumado a episodios de escasez de agua recurrentes que limitarían la expresión de tales diferencias, explicaría las inconsistencias en las diferencias entre la gramínea de alta y la de baja palatabilidad en la dinámica del N mineral en el suelo subyacente a las a las mismas.

Palabras clave: palatabilidad, *Poa ligularis*, *Stipa tenuissima*, Caldenal, productividad, descomposición, mineralización, broza, reabsorción de nutrientes, densidad de tejido, longevidad de tejido.

Abstract

Mechanisms that help to avoid herbivory induce a negative selective response in herbivores, whereas those who contribute to herbivory tolerance induce a positive selective response in them. Plants having these mechanisms are classified as palatable or unpalatable species, respectively. Avoidance mechanisms compete for growth resources, which would limit the productivity of unpalatable species. On the other hand, the mechanisms of avoidance diminish litter quality, which would limit decomposition and mineralization speed of unpalatable species. The objective of the present thesis was to compare productivity, and decomposition and mineralization speed of two species native to the Caldenal, a palatable (*Poa ligularis*) and an unpalatable (*Stipa tenuissima*) grass species. In addition, tissue density, longevity, nitrogen (N) resorption efficiency and N use efficiency at leaf and root level were measured. The methodology included periodic measurements of above - and belowground biomass by the harvest method; *in situ* and/or laboratory incubations of leaves, roots and soil samples; as well as determinations of the content of N and / or phosphorus in leaves, roots and soil samples. *P. ligularis* was more productive, both aboveground and belowground. *S. tenuissima* presented more dense leaf and root tissues. The later species presented also longer tissue longevity and higher N resorption and N use efficiencies at root level. The leaves of *P. ligularis* decomposed and liberated nutrients faster than the leaves of *S. tenuissima*, but the roots of both species decomposed and liberated nutrients to a similar rate. Inorganic N content was similar or higher in the soil under *P. ligularis*. *In situ* net N mineralization was similar or higher in the soil under *S. tenuissima*, but potential net N mineralization was always higher in the soil under *P. ligularis*. N retained in the soil microbial biomass was higher in the soil under *S. tenuissima*. *Poa ligularis* produced more litter and litter of higher quality than *S. tenuissima*. However, these differences did not consistently translated either in faster decomposition and nutrient release rate or higher *in situ* net N mineralization and soil N content. Limited variation between species in the chemical composition of litter in combination to frequent moisture limitation episodes, which tend to reduce the influence of species on nutrient dynamics, may explain

the inconsistencies in the differences between the palatable and the unpalatable grass in mineral N dynamic in the soil under them.

Keywords: palatability, *Poa ligularis*, *Stipa tenuissima*, Caldenal, productivity, decomposition, mineralization, litter, nutrient resorption, tissue density, tissue longevity.

Capítulo 1

Introducción General

Descripción del problema

En pastizales de zonas áridas y semiáridas el pastoreo selectivo del ganado doméstico comúnmente provoca el reemplazo de especies de alta palatabilidad por especies de baja palatabilidad. Esta situación ocurre en los pastizales naturales del Caldenal, ubicados en la región central semiárida de Argentina, donde el sobrepastoreo provoca el reemplazo de gramíneas de alta palatabilidad por gramíneas de baja palatabilidad. Se desconoce la implicancia de dicho fenómeno sobre procesos primarios del funcionamiento de pastizales, tales como su producción, descomposición y mineralización, lo cual constituyó el problema del presente trabajo de tesis.

Antecedentes Generales Sobre el Tema

Las plantas resisten la herbivoría a través de mecanismos de evitación o de tolerancia (Lindroth, 1989; Briske, 1991; Rosenthal y Kotanen, 1994; Strauss

y Agrawal, 1999). Los primeros (evitación) reducen la probabilidad y la magnitud de la defoliación, constituyendo ejemplos la producción de compuestos químicos secundarios y de tejidos con baja concentración de nutrientes. Los segundos (tolerancia) favorecen el crecimiento posterior a la defoliación, como por ejemplo una alta capacidad fotosintética, de producción de macollas, de asignación de recursos a la parte aérea y la producción de tejidos con alta concentración de nutrientes. Los mecanismos de evitación inducen una respuesta selectiva negativa en los herbívoros, de ahí que las plantas que los poseen se clasifiquen como de baja palatabilidad. Contrariamente, los mecanismos de tolerancia inducen una respuesta selectiva positiva en los herbívoros, clasificándose las plantas que los presentan como de alta palatabilidad. De aquí en adelante a las plantas que evaden la herbivoría se las referirá como especies de baja palatabilidad y a las que la toleran como especies de alta palatabilidad.

Los mecanismos de evitación compiten por recursos para el crecimiento (Herms y Mattson, 1992; Simms, 1992; Van der Meijden et al., 1998), de modo que las especies de baja palatabilidad dispondrían menos recursos para el crecimiento y, como consecuencia, su productividad sería menor que la productividad de las especies de alta palatabilidad. Por otra parte, las especies de baja palatabilidad comúnmente producen tejidos densos y de alta longevidad (Ryser, 1996). Ambas características (producción de biomasa y longevidad de los tejidos) determinarían una menor la tasa de incorporación de broza al suelo en las especies de baja palatabilidad que en las de alta palatabilidad (Chapin, 1980; Hobbie, 1992, Aerts y Chapin, 2000).

La velocidad de descomposición y mineralización de la broza (mantillo y raíces muertas), y del resto de materia orgánica del suelo (materia orgánica con

diferente grado de envejecimiento y recalcitrancia), también sería menor en las especies de baja palatabilidad. Los procesos de descomposición y de mineralización/inmovilización de nutrientes están regulados en buena medida por la composición química (calidad) de los residuos (Hobbie, 1992; Van Vuuren et al., 1993; Couteaux et al., 1995; Mtambanengwe y Kirchman, 1995; Cornelissen, 1996). Más aún, las especies de baja palatabilidad se caracterizan por su alta capacidad de reabsorción de nutrientes y por los bajos niveles a los cuales pueden reducir la concentración de los mismos en hojas y raíces senescentes antes de la abscisión (Aerts y Chapin, 2000).

Wedin (1995, 1999) revisó y conceptualizó el rol de la composición química de la materia orgánica en el reciclado de nutrientes en pastizales naturales. Según el modelo propuesto por Wedin, en pastizales de regiones húmedas las gramíneas dominantes en estados sucesionales tardíos poseen baja concentración de nutrientes y alta concentración de lignina en sus tejidos, lo cual determina una lenta descomposición e inmovilización de nutrientes en la biomasa microbiana del suelo. En cambio en pastizales de regiones áridas y semiáridas, las gramíneas dominantes en los estados sucesionales tardíos poseen alta concentración de nutrientes y baja concentración de lignina en sus tejidos, resultando en una rápida descomposición y en la mineralización neta de nutrientes. Dichas diferencias se atribuyen a variaciones en los factores limitantes del crecimiento: nutrientes y luz en los pastizales de regiones húmedas y agua en los pastizales de zonas áridas y semiáridas. No obstante, el sobrepastoreo y la selectividad del ganado provoca cambios en la composición botánica de los pastizales de regiones áridas y semiáridas, los que frecuentemente consisten en el reemplazo de especies de alta palatabilidad por especies de baja palatabilidad (Noy-Meir y Walker, 1986; Westoby et al., 1989;

Archer y Smeins, 1991; Briske, 1991; Milchunas y Lauenroth, 1993; Milton et al., 1994).

En los pastizales del Caldenal sobrepastoreados las gramíneas perennes C_3 de baja palatabilidad incrementan marcadamente su abundancia, en desmedro de las gramíneas perennes C_3 de alta palatabilidad (Llorens, 1995; Distel y Bóo, 1996). Dicho reemplazo de especies implicaría la desaceleración de procesos primarios en el funcionamiento de los pastizales, tales como productividad, descomposición y mineralización.

La hipótesis general de la tesis establece que en los pastizales del sur del Caldenal la producción, magnitud y velocidad del reciclado de nutrientes minerales es mayor en gramíneas perennes C_3 de alta palatabilidad que en gramíneas perennes C_3 de baja palatabilidad. El objetivo general fue dilucidar la producción, descomposición y mineralización de dos especies de diferente palatabilidad nativas del Caldenal.

Descripción del sitio de estudio y de las especies del pastizal

El sitio de estudio está ubicado a 20 km al norte de la localidad de Anzoátegui, departamento Caleu Caleu, Provincia de La Pampa (Lat. 38° 46' S, Long. 63° 40' 0; 80 m. s.n.m.). Los estudios fueron conducidos entre 1996 y 2001, en un área de 20 ha, libre de pastoreo por ganado doméstico desde 1980.

Las características generales de la región están descriptas en el Inventario Integrado de los Recursos Naturales de la Provincia de La Pampa (INTA, 1980). El clima es templado, semiárido. La temperatura media anual del aire es 15 °C. El mes más frío es julio (7 °C) y el más cálido enero (24 °C). El período libre de heladas es de 180 días (octubre a abril). El promedio anual de humedad relativa del aire es de 60%, presentando un máximo en junio (76%) y

un mínimo en diciembre (47%). Los vientos predominantes son de dirección noroeste y suroeste, con una intensidad media anual de 14 Km/hora. La primavera es la estación más ventosa. El promedio histórico de las precipitaciones en la región es de 344 mm. El otoño y la primavera son las estaciones más húmedas del año, mientras que el verano es la estación más seca. En invierno también suelen producirse sequías, pero de menor intensidad que en verano. El déficit de agua anual es de aproximadamente 400 mm. Las precipitaciones presentan una marcada variabilidad, tanto anual (CV=31%) como estacional (CV=44% durante el otoño-invierno y 41% durante la primavera-verano). Durante el período de estudio, las precipitaciones se registraron con un pluviómetro automático instalado en el sitio de estudio. La Tabla 1.1 contiene la distribución mensual y el total anual durante dicho período, como asimismo la distribución mensual histórica de las precipitaciones (según datos del Servicio Meteorológico Nacional tomados durante el período 1900 – 1998 en la ciudad de Río Colorado, Provincia de Río Negro, localidad más próxima al sitio de estudio). En el 2000 la precipitación total anual estuvo cercana al promedio histórico, mientras que en el resto de los años estuvo por encima en un 54%, 60%, 46%, 63% y 116% para 1996, 1997, 1998, 1999 y 2001, respectivamente. Respecto a la distribución estacional de las lluvias en comparación con los promedios históricos, en 1996 el otoño y la primavera fueron relativamente húmedos, en 1997, 1998 y 1999 el verano y el otoño fueron relativamente húmedos, en el 2000 el otoño fue relativamente húmedo y la primavera relativamente seca y en el 2001 todas las estaciones fueron relativamente húmedas.

Mes	1996	1997	1998	1999	2000	2001	PMH
	<i>mm</i>						
<i>Enero</i>	45	70	72	47	12	43	26
<i>Febrero</i>	54	20	119	76	10	40	36
<i>Marzo</i>	32	161	75	110	54	68	43
<i>Abril</i>	45	27	86	100	18	177	27
<i>Mayo</i>	78	5	10	25	113	42	31
<i>Junio</i>	10	130	9	16	15	20	13
<i>Julio</i>	21	47	0	9	12	20	16
<i>Agosto</i>	33	2	18	3	56	71	15
<i>Septiembre</i>	1	17	10	25	27	108	28
<i>Octubre</i>	25	38	1	25	53	86	44
<i>Noviembre</i>	34	5	92	67	0	68	35
<i>Diciembre</i>	152	29	11	59	1	1	30
Total	530	551	503	562	371	744	344

Tabla 1.1: Distribución mensual de las precipitaciones para cada año del período de estudio, y promedio mensual histórico (PMH) para la región.

Los suelos se distribuyen en ambientes de planicie, pendientes y bajos. En la planicie, ambiente en el que está ubicado el sitio de estudio, predomina la clase Calciustol Petrocálcico (según la 7^a Aproximación Norteamericana). Son suelos de textura franco arenosa a franco-limosa, con una capa de tosca entre 0,60 y 0,80 m de profundidad. El contenido de materia orgánica es del 2-3%, el de nitrógeno total 0,15% y el de fósforo disponible 8-10 ppm.

El sitio de estudio se encuentra en el Distrito Fitogeográfico del Caldén, en su transición con la Provincia del Monte (Cabrera, 1976). Según la carta de vegetación de la provincia de La Pampa (INTA, 1980), la vegetación del sitio presenta una fisonomía de "pastizal bajo con arbustos aislados" (Figura 1.1).



Figura 1.1: Vista panorámica del sitio de estudio.

Según la forma de vida, las especies del pastizal pueden agruparse en gramíneas perennes C_3 , especies anuales y arbustos. Las gramíneas perennes C_3 de alta palatabilidad están representadas principalmente por *Poa ligularis* Nees ex Steud., *Stipa clarazii* Ball., *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hack. y *Stipa tenuis* Phil., mientras que las de baja palatabilidad (conocidas vulgarmente como "pajas") están representadas principalmente por *Stipa ichu* (Ruiz & Pav.) Kunth, *Stipa tenuissima* Trin., *Stipa speciosa* Trin. & Rupr., *Stipa trichotoma* Nees., *Stipa brachychaeta* Godr. y *Stipa ambigua* Speg (Llorens, 1995; Distel y Bóo, 1996). La nomenclatura de las gramíneas perennes sigue a Rógolo de Agrasar et al. (2005). Las especies anuales comprenden dicotiledóneas y gramíneas. Los principales representantes de las dicotiledóneas anuales son *Medicago minima* (L.) Grufberg y *Erodium cicutarium* (L.) L'Herit ex Ait, y de las gramíneas anuales *Hordeum* spp. Tanto las gramíneas perennes como las especies anuales cumplen su ciclo de crecimiento durante el período otoño-invierno-primaveral (Distel y Peláez,

1985). Los arbustos comprenden especies estivales caducifolias y especies siempreverdes. Los principales representantes del primer grupo son *Prosopis caldenia* Burkart y *P. flexuosa* Decandolle, y del segundo *Larrea divaricata* Cavanilles, *Condalia microphylla* Cavanilles y *Chuquiraga erinacea* Don.

Las especies seleccionadas para el trabajo de tesis fueron *P. ligularis*, en representación de las gramíneas de alta palatabilidad, y *S. tenuissima* en representación de las gramíneas de baja palatabilidad. Ambas especies comienzan el ciclo anual de crecimiento a principios de otoño y florecen y fructifican a mediados (*P. ligularis*) o fines de primavera (*S. tenuissima*). La primera presenta mayor concentración de N y menor concentración de lignina y relación carbono:nitrógeno en hojas verdes en comparación con la última (Tabla 1.2). *P. ligularis* es altamente preferida por el ganado mientras que *S. tenuissima* es altamente evitada (Pisani et al., 2000).

Hojas verdes	<i>P. ligularis</i>	<i>S. tenuissima</i>
Lignina (%)	3,10 ± 0,10 a	8,10 ± 0,50 b
Nitrógeno (%)	2,10 ± 0,02 a	1,20 ± 0,06 b
C/N	22,00 ± 1,20 a	37,00 ± 0,90 b

Tabla 1.2: Contenido de lignina, nitrógeno y relación carbono:nitrógeno (C:N) de las especies usadas en el estudio. Los valores son medias ($n=10$) \pm 1 E.E.. Para cada fila, letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0,05$). Se analizaron láminas verdes de plantas cosechadas en fase vegetativa tardía (agosto). La lignina se determinó por el método de los detergentes (Goering y Van Soest, 1970), el nitrógeno por la técnica semi-micro Kjeldahl (Bremner y Mulvaney, 1982) y el carbono por combustión seca con un analizador elemental Leco.

Productividad en *Poa ligularis* y *Stipa tenuissima***Introducción**

Las especies de baja palatabilidad estarían limitadas en la producción de biomasa aérea y radical, debido a características tales como alta densidad de tejidos, defensas constitutivas (lignina, taninos), baja concentración de nutrientes, baja capacidad fotosintética, baja tasa de absorción de nutrientes, tejidos longevos, alta capacidad de reabsorción de nutrientes y/o baja tasa de descomposición y de mineralización (Hobbie, 1992; Chapin III, 1993; Aerts y Chapin III, 2000; Grime 2001). En la familia Poaceae (ex - Gramineae) el tejido foliar de las gramíneas de baja palatabilidad esta caracterizado por un bajo contenido de mesófilo, alto de esclerénquima y baja proporción de espacio poroso (Koike, 1988; Garnier y Laurent, 1994; Van Arendonk y Porter, 1994). Este tipo de tejido de alta densidad es longevo (Ryser y Lambers, 1995; Ryser, 1996; Schläpfer y Ryser, 1996), y si bien no requiere de alta inversión en nutrientes minerales, es costoso de producir en términos de inversión energética (Money y Gulmon, 1982; Griffin, 1994; Baruch y Gómez, 1996).

En el sistema en estudio las gramíneas de baja palatabilidad presentan mayores contenidos de fibra y lignina, y menores contenidos de proteínas y minerales, en comparación con las gramíneas de alta palatabilidad (Tabla 1.2; Cano, 1988; Cerqueira et al., 2004; Distel et al., 2005). No obstante, no existe información acerca de variables tales como densidad y longevidad de tejidos, y de producción de biomasa aérea y subterránea de ambos grupos de especies. Dicha información es relevante tanto para la comprensión de las relaciones competitivas entre las especies de alta y de baja palatabilidad, como desde el punto de vista del aprovechamiento de los pastizales para la producción animal.

La hipótesis específica de esta parte de la tesis establece una mayor producción y recambio de biomasa aérea y subterránea, y una menor densidad del tejido foliar y radical, en *P. ligularis* (alta palatabilidad) que en *S. tenuissima* (baja palatabilidad). El objetivo fue comparar la productividad y el recambio de biomasa aérea y subterránea a lo largo de un ciclo de crecimiento, y la densidad del tejido foliar y radical de ambas especies.

Materiales y Métodos

En marzo de 2001 se seleccionaron en el sitio de estudio 80 plantas de *P. ligularis* y 80 plantas de *S. tenuissima*. El criterio de selección empleado fue un diámetro basal de 10 ± 2 cm. En dicho momento las plantas recibieron un corte de limpieza a 5 cm sobre el nivel del suelo, con el fin de eliminar material muerto en pie proveniente de ciclos de crecimiento anteriores. El problema con este procedimiento es que la importancia de la biomasa aérea remanente es mayor en las primeras que en las últimas cosechas de biomasa, aunque no invalida la comparación entre especies ya que en ambas se procedió del mismo modo. Posteriormente, entre abril y noviembre del mismo año se realizaron

estimaciones mensuales de la biomasa aérea y subterránea mediante el método de la cosecha. En cada ocasión se cosecharon 10 plantas por especie, elegidas al azar al comienzo de las estimaciones. La biomasa aérea se cosechó cortando al ras del suelo, mientras que la biomasa subterránea se obtuvo mediante la extracción de un cilindro de suelo (10 cm de diámetro x 60 cm de profundidad) centrado en la corona de cada planta cosechada. Si bien la cosecha de la biomasa subterránea en un cilindro subyacente a la corona de la planta resulta en una cuantificación parcial de la misma, aplicada de igual modo en plantas con sistemas radicales similares (gramíneas perennes cespitosas) sirve al interés primario de la comparación entre especies. La biomasa aérea se fraccionó en hojas e inflorescencias (en la etapa reproductiva), y en cada uno de estos compartimientos en biomasa viva y biomasa muerta (las hojas de ≤ 3 cm de largo y con menos de $1/3$ de la biomasa verde se consideraron como biomasa muerta). Las raíces se separaron del suelo por lavado, flotación y tamizado. La separación en vivas y muertas se realizó por color y textura (raíces de 2 mm o más de diámetro) (Bohm, 1979) o por reacción colorimétrica (raíces de menos de 2 mm de diámetro) empleando una solución de Cloruro de Trifenil Tetrazolium (Moore, 1962). La clasificación de las raíces de 2 mm o más de diámetro en vivas o muertas por color y textura fue recomprobada sometiendo muestras de las mismas a la prueba de coloración con Cloruro de Trifenil Tetrazolium. Finalmente, los compartimientos de la biomasa aérea y subterránea se secaron en estufa (70 °C durante 48 h) y se pesaron. La biomasa aérea se expresó en g/planta y la biomasa subterránea en g/dm^3 de suelo. La productividad primaria neta aérea (PPNA) y subterránea (PPNS) se calculó como la sumatoria de los cambios significativos positivos ($P < 0,05$) de la biomasa viva total y de los cambios positivos significativos de la biomasa

muerta total, ocurridos concomitantemente con los primeros (Singh y Yadava, 1974). Si bien esta técnica puede subestimar la PPN, en el presente caso se utilizó para comparar las especies en estudio con cierto grado de confianza estadística dado el relativamente bajo tamaño muestral. La velocidad de recambio de la biomasa foliar y de la biomasa radical se expresó mediante la relación existente entre la biomasa muerta y la biomasa total de cada compartimiento en cada fecha de muestreo (Ryser, 1996).

La densidad del tejido foliar y radical (raíces de 2 mm o más de diámetro) se estimó mediante la cuantificación del contenido proporcional de materia seca en hojas o raíces vivas ($\text{g materia seca g materia turgente}^{-1}$) (Hogson y Booth, 1993). Esta relación se considera una buena expresión de la masa específica de los tejidos, dada la estrecha relación existente entre volumen y masa turgente de los tejidos (Gardnier y Laurent, 1994). En los muestreos de biomasa llevados a cabo en mayo (fase vegetativa temprana) y septiembre (fase vegetativa tardía), hojas y raíces vivas de las dos especies en estudio se envolvieron con papel absorbente embebido con agua destilada, se embolsaron en bolsas de plástico y se mantuvieron en heladera (12 h en oscuridad, a 5 °C). Dicho procedimiento tuvo como fin alcanzar un grado de turgencia homogéneo en los tejidos (Wilson et al., 1999). Seguidamente las hojas y raíces se secaron con papel absorbente, para remover el agua acumulada sobre la superficie de las mismas, y se pesaron para obtener el peso del material turgente. Luego se llevaron a estufa (dos días a 70 °C) y se obtuvo el peso seco. El contenido proporcional de materia seca del tejido foliar y radical se obtuvo mediante el cociente entre el peso del material seco y el peso del material turgente.

Los datos se analizaron mediante un ANVA simple, para cada fecha de muestreo por separado. Se decidió utilizar un ANVA simple por que el interés primario estuvo en la variación atribuida al factor “especie”, y por que en los casos en que las mediciones se realizaron en dos o más fechas los datos muestran que el “tiempo” y la interacción “especie x tiempo” no hubieran aportado información adicional relevante. Previo al análisis, los datos porcentuales o proporcionales se transformaron mediante la función arcoseno, para satisfacer requerimientos de normalidad y homocedasticidad del ANVA.

Resultados

P. ligularis presentó valores mayores de biomasa aérea viva que *S. tenuissima*, excepto en abril y octubre, cuando las diferencias no fueron significativas, y en noviembre, cuando (*P. ligularis*) fue superada por la última especie (Figura 2.1a). *P. ligularis* también mostró mayor acumulación de biomasa aérea muerta, salvo en abril y mayo cuando la diferencia entre ambas especies no fue significativa (Figura 2.1b).

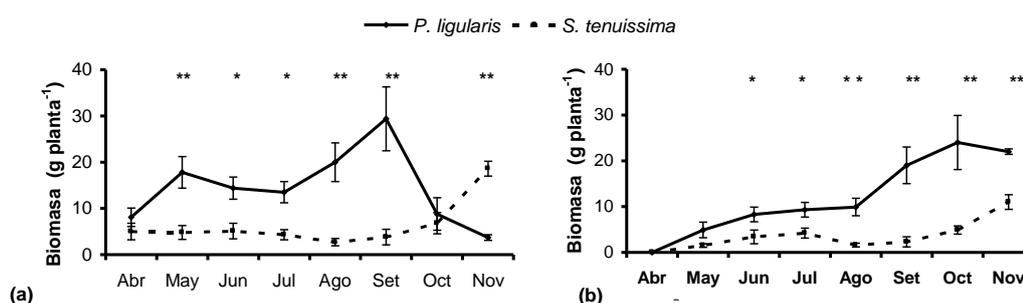


Figura 2.1: Variación mensual de la biomasa aérea viva (a) y muerta (b) durante un ciclo de crecimiento. Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media ($n=10$). Para cada fecha, los asteriscos indican diferencia significativa a $P < 0,05$ (*) o $P < 0,01$ (**).

P. ligularis presentó valores mayores de biomasa subterránea viva que *S. tenuissima*, excepto en julio, cuando los valores fueron similares, y en noviembre cuando fue superada por la última especie (Figura 2.2a). En tanto la

biomasa subterránea muerta fue siempre superior en *P. ligularis*, excepto en el mes de abril cuando los valores de ambas especies fueron similares (Figura 2.2b).

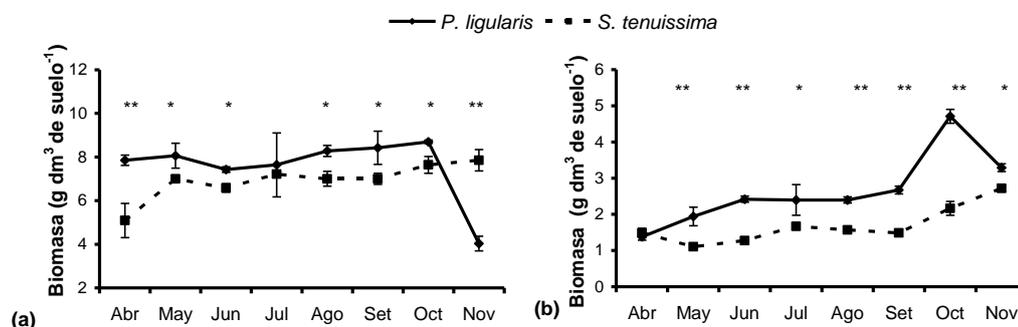


Figura 2.2: Variación mensual de la biomasa subterránea viva (a) y muerta (b) durante un ciclo de crecimiento. Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media ($n=10$). Para cada fecha, los asteriscos indican diferencia significativa a $P < 0,05$ (*) o $P < 0,01$ (**).

La PPN fue de 78.5 y 32.8 g. planta $^{-1}$ año $^{-1}$ para la aérea y de 19.8 y 13.9 g dm 3 de suelo $^{-1}$ año $^{-1}$, para la subterránea de *P. ligularis* y *S. tenuissima* respectivamente.

El recambio de la biomasa foliar (expresado como la relación entre la biomasa foliar muerta y la biomasa foliar total) fue similar en ambas especies, excepto en noviembre, cuando la proporción de biomasa foliar muerta fue mayor en *P. ligularis* (Figura 2.3 a). En cambio el recambio de biomasa radical fue siempre superior en *P. ligularis* que en *S. tenuissima*, salvo en mayo, cuando los valores fueron similares (Figura 2.3 b).

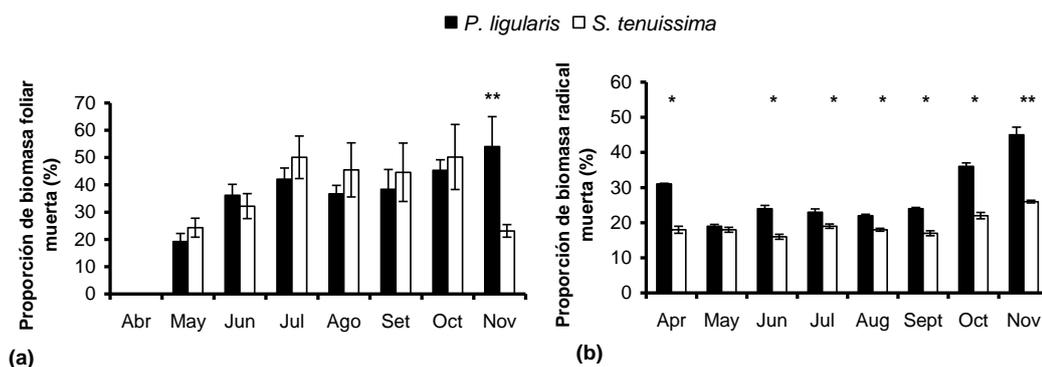


Figura 2.3: Variación mensual de la proporción de biomasa foliar (a) y radical (b) muerta durante un ciclo de crecimiento. Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media ($n=10$). Los asteriscos (**) indican diferencia significativa a $P < 0,01$. Ninguna de las dos especies presentó biomasa foliar muerta en abril, debido al corte de limpieza realizado en el mes de marzo inmediato anterior.

La densidad de tejido foliar (Figura 2.4a) y radical (Figura 2.4b) fue menor en *P. ligularis* en las dos fechas de medición.

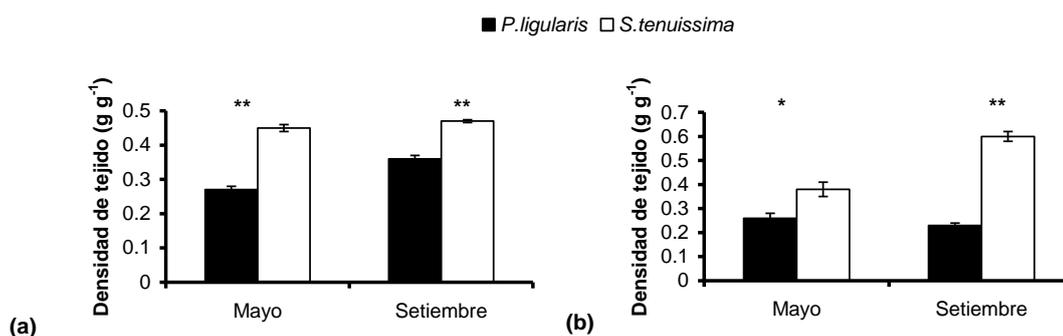


Figura 2.4: Densidad del tejido foliar (a) y radical (b), expresada mediante el cociente masa de tejido seco / masa de tejido turgente. Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media ($n=10$). Los asteriscos indican diferencia significativa a $P < 0,05$ (*) o $P < 0,01$ (**).

Discusión

Los resultados obtenidos fueron consistentes con la hipótesis de una mayor producción y recambio de biomasa aérea y subterránea (Figura 2.1, 2.2 y 2.3) y menor densidad de tejidos (Figura 2.4) en la especie de alta palatabilidad (*P. ligularis*) que en la de baja palatabilidad (*S. tenuissima*), salvo en el caso del recambio de biomasa foliar. La falta de diferencia entre ambas especies en el recambio de biomasa foliar a lo largo del ciclo de crecimiento analizado

(excepto en noviembre) podría atribuirse a la estrechez del período de mediciones (ocho meses), lo cual habría limitado la expresión de esta característica. Por otra parte, durante el período de mediciones (otoño, invierno y primavera de 2001) las precipitaciones superaron los valores promedios históricos, lo cual habría favorecido la supervivencia foliar (Thomas y Stoddart, 1980). A diferencia de las gramíneas de alta palatabilidad, las gramíneas de baja palatabilidad presentan una gran cantidad de hojas verdes a lo largo del año (R.A. Distel, Comunicación Personal), lo cual sugiere una mayor longevidad foliar en el último caso. Además, la densidad del tejido foliar fue superior en *S. tenuissima*, y esta característica presenta una fuerte correlación positiva la longevidad del tejido (Ryser, 1996; Schläpfer y Ryser, 1996).

La caída de la biomasa aérea (Figura 2.1) y subterránea viva (Figura 2.2) en *P. ligularis* hacia fines del ciclo de crecimiento analizado estaría explicada por la maduración anticipada de esta especie. De las gramíneas perennes del sistema en estudio, *P. ligularis* es la primera en florecer y fructificar en la primavera (Giulietti, 2007). Además, esta especie es dioica y las plantas machos presentan un ciclo vegetativo-reproductivo más corto que las plantas hembras (Bertiller et al., 2002).

La relación entre producción y recambio de biomasa y densidad de tejidos puesta de manifiesto en el presente estudio, concuerda con hallazgos de correlaciones negativas entre densidad y longevidad de los tejidos y el crecimiento de las plantas en un amplio rango ecológico (e.j., Ryser y Lamberts, 1995; Ryser, 1996; Ryser y Aeschlimann, 1999; Wilson et al., 1999). Los tejidos de mayor densidad son más costosos de producir, lo que explicaría al menos en parte la correlación negativa entre densidad de tejido y velocidad de crecimiento de las plantas (Baruch y Gómez, 1996). El mayor costo de los tejidos más

denso ha sido atribuido a una mayor proporción de tejido esclerenquimatoso, característico en gramíneas de crecimiento lento (Van Arendonk y Porter, 1994). A igualdad de costo energético de producción por unidad de biomasa las especies de crecimiento rápido en comparación con las de crecimiento lento, sintetizan más compuestos no estructurales (ej. compuestos nitrogenados, ácidos orgánicos, azúcares solubles), que aumentan la actividad fisiológica, y menos compuestos estructurales (ej. celulosa, hemicelulosa, lignina) (Poorter y Bergkotte, 1992). Las diferencias en composición química señaladas quedan reflejadas en un menor costo energético por unidad de área foliar en las especies con mayor potencial de crecimiento (Baruch et al., 1985; Baruch y Fernández, 1993; Nagel y Griffin, 2001).

En general los resultados fueron consistentes con la hipótesis de una menor densidad de tejidos y una mayor velocidad de recambio y producción de biomasa en la gramínea más palatable. Dichas características cabría esperar se traduzcan en diferencias entre ambas especies en el grado de reabsorción de nutrientes y en la descomposición y mineralización de la materia orgánica muerta, temas tratados en los próximos capítulos.

Reabsorción de nitrógeno en *Poa ligularis* y *Stipa tenuissima*

Introducción

La reabsorción de nutrientes consiste en la movilización y transporte de nutrientes solubles desde tejidos envejecidos hacia órganos de reserva o tejidos en crecimiento de la planta. El proceso de reabsorción de nutrientes puede cuantificarse a través de la eficiencia de reabsorción (proporción del nutriente reabsorbido desde el tejido senescente) o mediante la proficiencia de reabsorción (concentración mínima del nutriente en el tejido senescente) (Killingbeck 1996). Las plantas perennes comúnmente reabsorben entre el 40% y el 65% del nitrógeno y fósforo antes de la abscisión de las hojas (Aerts, 1996), permitiendo la conservación de los mismos y su uso en la construcción de nuevos tejidos.

Dado que la reabsorción constituye un mecanismo de conservación de nutrientes, cabría esperar que las plantas adaptadas a condiciones de baja disponibilidad de nutrientes presentaran una mayor eficiencia y/o proficiencia de absorción (Grime, 1979; Chapin, 1980). Sin embargo, los estudios sobre el

tema han mostrado que no siempre la eficiencia de reabsorción es mayor en plantas adaptadas a condiciones de infertilidad, aunque sí han evidenciado la tendencia a una mayor proficiencia de reabsorción en las mismas (Aerts, 1996; Killingbeck, 1996; Aerts y Chapin, 2000). Killingbeck (1996) argumenta que el nivel absoluto de reducción en la concentración de un nutriente en un tejido senescente (proficiencia de reabsorción) representaría un indicador más definitivo y objetivo de selección para la minimización de la pérdida de nutrientes.

Dado que una parte importante del total de los nutrientes minerales se encuentra en las hojas, y que la obtención y separación de las mismas en vivas y muertas es más factible en comparación con las raíces, no resulta extraño que el proceso de reabsorción de nutrientes se haya estudiado con mayor intensidad en las primeras (Aerts, 1996; Aerts y Chapin, 2000). No obstante, aunque las hojas superan a las raíces en la concentración de nutrientes (Chapin, 1980), y que la eficiencia de reabsorción en las últimas sería relativamente baja (Oestertag y Hobbie, 1999; Wedin, 1999), las mediciones de reabsorción de nutrientes en raíces cobran importancia en ecosistemas de regiones áridas y semiáridas, donde una alta proporción de la biomasa total esta representada por las mismas (Caldwell, 1979).

En el sistema de estudio las gramíneas de baja palatabilidad presentan abundante tejido esclerenquimatoso y baja concentración de nutrientes (Tabla 1.2; Cano, 1988; Cerqueira et al., 2004; Distel et al., 2005), características comúnmente presentes en las especies adaptadas a condiciones de infertilidad (Grime, 2001). Dichas especies presentan bajas tasas de pérdidas de nutrientes y maximizan la eficiencia de uso de los mismos (Aerts y Chapin, 2000). En cambio, en las gramíneas de alta palatabilidad estas características

están menos marcadas. Por lo tanto cabría esperar una mayor economía en el uso de nutrientes en las primeras que en las últimas.

La hipótesis específica de esta parte de la tesis establece una mayor eficiencia y/o proficiencia de reabsorción de nitrógeno (N) en *S. tenuissima* (baja palatabilidad) que en *P. ligularis* (alta palatabilidad). Se decidió estudiar la reabsorción de dicho elemento dado que representa uno de los principales nutrientes limitantes del crecimiento de las plantas en los ecosistemas naturales (Chapin, 1980). El objetivo fue determinar la concentración de N en hojas y raíces, vivas y muertas, en *P. ligularis* y *S. tenuissima*, y calcular la eficiencia de reabsorción de dicho elemento en ambas especies. Además, dada la relación estrecha entre eficiencia de reabsorción y eficiencia de uso de nutrientes (Aerts, 1990), ambas especies también fueron comparadas en términos de eficiencia de uso del N a nivel foliar y radical.

Materiales y Métodos

Las muestras de hojas y raíces utilizadas para las determinaciones de N se obtuvieron de las mismas plantas (n=10) cosechadas para las estimaciones mensuales de biomasa aérea y subterránea (tal como se describe en el Capítulo 2). En cada oportunidad se eligieron hojas verdes y hojas secas. Las primeras totalmente expandidas (lígula visible) y verdes en toda su extensión, y las últimas completamente senescentes y de color amarillo (muerte reciente). Las raíces se separaron en vivas y muertas, siguiendo el procedimiento descrito en el Capítulo 2. Seguidamente el material se secó en estufa a 60 °C por 48 h. Completado el secado las muestras de hojas y raíces se molieron hasta atravesar un tamiz de 1mm. Finalmente se determinó el concentración de N de las muestras por el método semi-micro Kjeldahl. A partir de los valores de

concentración de N en hojas verdes y secas, y en raíces vivas y muertas, se calculó la eficiencia de reabsorción de N en hojas y raíces (Killingbeck, 1996) y la eficiencia de uso de N a nivel foliar y radical (Vitousek, 1982), según las siguientes ecuaciones:

$$\text{Eficiencia de reabsorción de N (\%)} = ((N_v - N_m) / N_v) \times 100$$

$$\text{Eficiencia de uso de N (g MS / mg N)} = 1 / N_v \times (1 - r)$$

Donde N_v es la concentración de N en el tejido vivo (hoja verde o raíz viva), N_m es la concentración de N en el tejido muerto (hoja seca o raíz muerta) y r es la eficiencia de reabsorción de N expresada como fracción. Por otra parte, la concentración de N en hoja seca o raíz muerta fue considerada como un indicador directo de la proficiencia de reabsorción (Killingbeck, 1996). Cabe aclarar que los cambios en el contenido de materia seca asociados con la traslocación durante la senescencia pueden enmascarar cambios netos en la concentración de nutrientes en los tejidos, creando un problema potencial con los valores de eficiencia y proficiencia de reabsorción de nutrientes calculados a partir de cambios en las concentraciones de los mismos (Killingbeck, 1996). Pero las plantas con alto contenido de material estructural (fibra, lignina) son las que presentan los menores cambios en el contenido de materia seca durante el proceso de senescencia (Chapin, 1980), y tanto *P. ligularis* como *S. tenuissima* presentan un contenido relativamente alto de material estructural en hojas y raíces. Por ejemplo, el contenido de Fibra Detergente Neutro en hojas verdes medido a fines del ciclo de crecimiento fue de 68% y 73% en *P. ligularis* y *S. tenuissima*, respectivamente (Julián Pietragalla, Centro de Recursos Naturales

Renovables de la Zona Semiárida -CONICET Bahía Blanca, datos no publicados).

Los datos se analizaron mediante un ANVA doble, teniendo como fuentes de variación la especie, el tiempo y la interacción especie x tiempo. Previo al análisis los datos porcentuales se transformaron mediante la función arcoseno, para satisfacer los requerimientos de normalidad y homocedasticidad del ANVA. Las medias se compararon mediante la prueba de Tukey ($P < 0,05$).

Resultados

La concentración de N en hojas verdes (Figura 3.1a) y secas (Figura 3.1b) varió con la especie ($P < 0,001$) y el tiempo ($P < 0,001$), y ambos factores interactuaron ($P < 0,001$). Hubo meses en que la concentración de N en hojas verdes (junio y agosto) y en hojas secas (agosto y septiembre) fue mayor en *P. ligularis* que en *S. tenuissima*, y en el resto de los meses no hubo diferencia entre ambas especies. La concentración de N en raíces vivas (Figura 3.1b) y raíces muertas (Figura 3.1d) varió con la especie ($P < 0,001$) y el tiempo ($P < 0,001$), y ambos factores interactuaron ($P < 0,001$). No obstante, en todas las fechas de medición la concentración de N en ambos compartimientos (raíces vivas y raíces muertas) fue mayor en *P. ligularis* que en *S. tenuissima*.

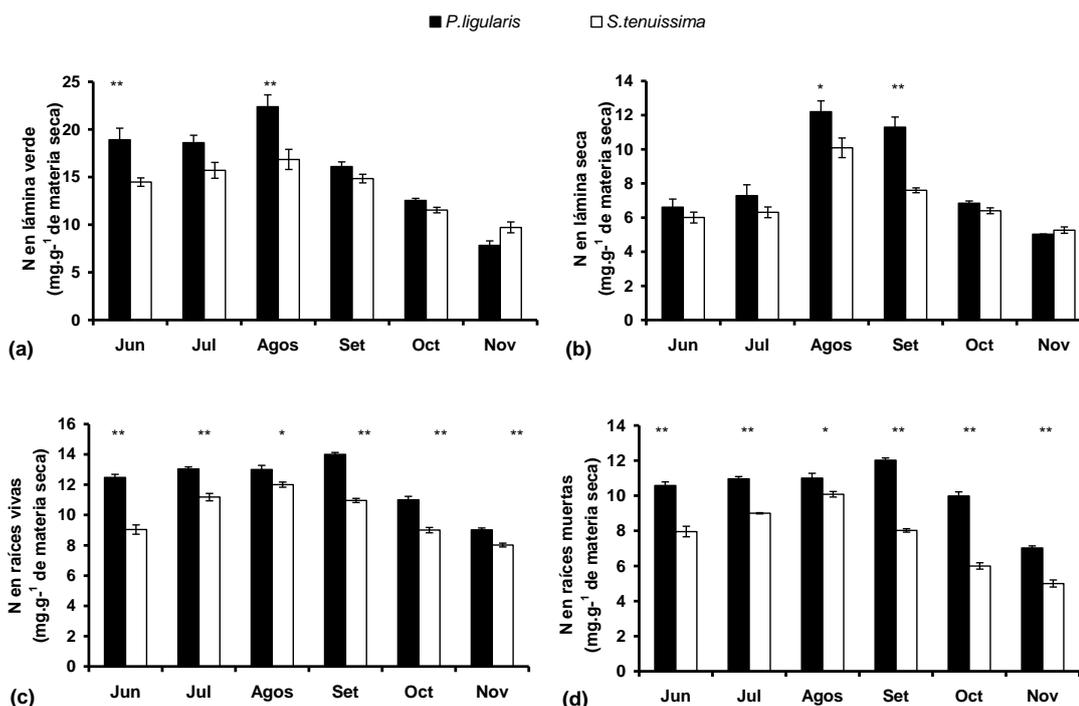


Figura 3.1: Variación mensual de la concentración nitrógeno (N) en láminas verdes (a), láminas secas (b) raíces vivas (c) y raíces muertas (d). Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media ($n=10$). Para cada fecha, los asteriscos indican diferencia significativa a $P < 0,05$ (*) o $P < 0,01$ (**).

La eficiencia de reabsorción de N a nivel foliar (Figura 3.2a) fue similar ($P > 0,05$) en ambas especies, aunque varió ($P < 0,001$) a través del tiempo y la interacción entre ambos factores fue significativa ($P < 0,001$). En septiembre la reabsorción de N fue mayor en *S. tenuissima* que en *P. ligularis*, mientras que en las restantes fechas de medición no se registraron diferencias entre las especies. La eficiencia de utilización de N (Figura 3.2b) varió con la especie ($P < 0,001$) y el tiempo ($P < 0,001$), y ambos factores interactuaron ($P < 0,05$). En septiembre la eficiencia de utilización de N fue mayor en *S. tenuissima* que en *P. ligularis*, mientras que en las restantes fechas de medición no se registraron diferencias entre las especies. La eficiencia de reabsorción de N a nivel radical (Figura 3.2c) varió con la especie ($P < 0,001$) y en el tiempo ($P < 0,001$), y ambos factores interactuaron ($P < 0,001$). En septiembre, octubre y noviembre la reabsorción de N fue mayor en *S. tenuissima* que en *P. ligularis*,

mientras que en las restantes fechas de medición no se registró diferencia entre las especies. La eficiencia de utilización (Figura 3.2d) varió con la especie ($P < 0,001$) y el tiempo ($P < 0,001$), y ambos factores interactuaron ($P < 0,001$). En agosto la eficiencia de utilización de N fue similar en ambas especies, mientras que en las restantes fechas de medición la eficiencia de utilización de N a nivel radical fue mayor en *S. tenuissima* que en *P. ligularis*.

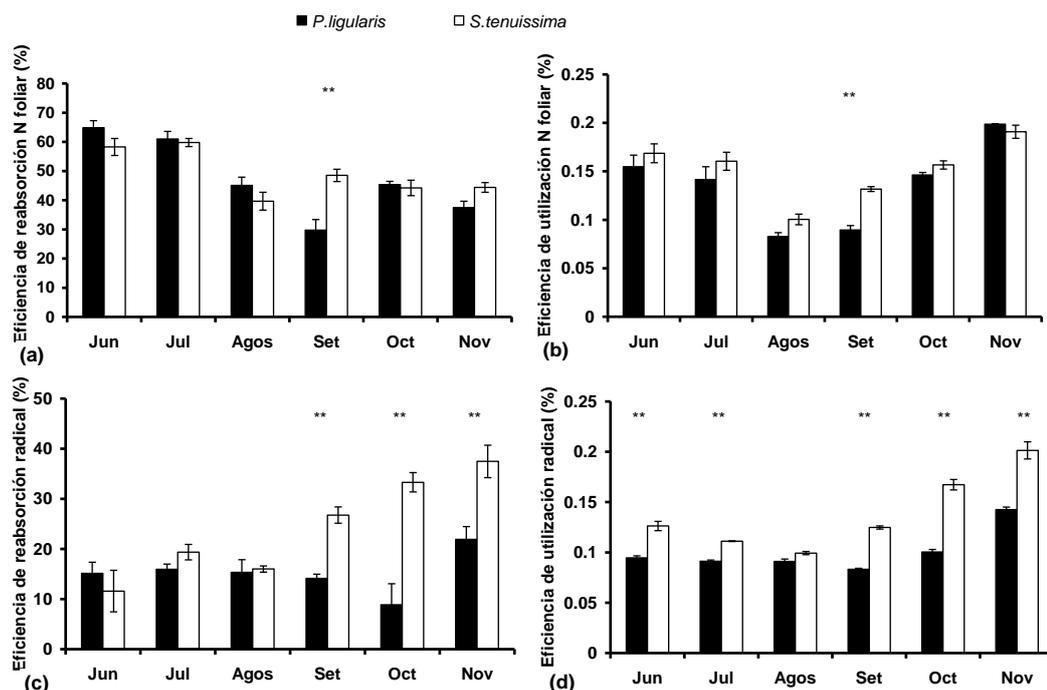


Figura 3.2: Variación mensual de la eficiencia reabsorción de nitrógeno (N) a nivel foliar (a) y radical (b) y de la eficiencia de utilización de nitrógeno (N) a nivel foliar (c) y radical (d). Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media ($n=10$). Los asteriscos (**) indican diferencia significativa a $P < 0,01$.

Discusión

En conjunto los resultados obtenidos fueron consistentes con la hipótesis de una mayor eficiencia y/o proficiencia de reabsorción de N en *S. tenuissima* (baja palatabilidad) que en *P. ligularis* (alta palatabilidad), aunque en todos los casos se detectó una interacción significativa entre especie y tiempo (meses). Tanto en hojas secas como en raíces muertas la proficiencia de reabsorción de N promedio (valor absoluto de la concentración de N en hoja seca o raíz

muerta; cuanto más bajo el valor mayor la proficiencia de reabsorción) fue mayor en la especie de baja palatabilidad que en la de alta palatabilidad. Los valores promedios de proficiencia de reabsorción de N a nivel foliar en *P. ligularis* (8,22 mg g⁻¹) y *S. tenuissima* (6,95 mg g⁻¹) estuvieron cercanos a los valores ($\leq 7,0$ mg g⁻¹) que caracterizarían a las especies altamente proficientes en la reabsorción de N (Killingbeck, 1996), particularmente en la última especie. Los valores promedios de las especies en estudio fueron similares a valores promedios registrados para *S. ichu* (7,0 mg g⁻¹), característica de ambientes relativamente infértiles, y *S. brachychaeta* (8,9 mg g⁻¹), característica de ambientes relativamente fértiles, en el mismo sistema en estudio (Distel et al., 2003). También estuvieron cercanos al valor promedio general (8,0 mg g⁻¹) de varias especies de gramíneas del hemisferio norte (Jonasson y Chapin, 1985; Berendse et al., 1987; Aerts y Berendse, 1989). Contrariamente superaron a los valores promedios ($\leq 5,0$ mg g⁻¹) obtenidos en gramíneas perennes (*P. ligularis*, *S. tenuis*, *S. speciosa*) de la Región del Monte Austral de nuestro país (Carrera et al., 2000; Carrera et al., 2003; Bertiller et al., 2005) y al obtenido (3,3 mg g⁻¹) para una especie de *Stipa* (*S. krilovii*) nativa del norte de China (Yuan et al., 2005). En estos últimos casos (monte en Argentina y norte de China) la infertilidad de los suelos contribuiría a explicar la alta proficiencia de reabsorción de N observada. También cabe mencionar que, en el caso de las especies del Monte Austral, no se observaron diferencias en proficiencia de reabsorción de N entre las especies más palatables (*P. ligularis*, *S. tenuis*) y la especie de baja palatabilidad (*S. speciosa*). Por otra parte, los valores promedios de concentración de N en raíces muertas de *P. ligularis* (10,26 mg g⁻¹) y *S. tenuissima* (7,68 mg g⁻¹) estuvieron comprendidos en el rango de valores (5,10

y 11,90 mg g⁻¹) correspondiente a varias especies de gramíneas nativas de América del Norte y de América del Sur (Vivanco y Austin, 2006).

Los valores promedios de eficiencia de reabsorción de N en hojas de *P. ligularis* (46,9 %) y *S. tenuissima* (49,4 %) estuvieron comprendidos en el rango de valores (35-60%) para especies gramíneas informado en un trabajo de revisión de Aerts y Chapin (2000). También estuvieron dentro del rango de valores registrados para varias especies de gramíneas (incluida *S. grandis*) nativas de la región semiárida del norte de China (35,6 -49,4%) (Yuan et al., 2005). Más específicamente, los valores obtenidos superaron al valor promedio (37,8%) registrado para *S. brachychaeta* y *S. ichu* en el mismo sistema en estudio (Distel et al., 2003), pero fueron inferiores a valores promedios registrados en gramíneas perennes de la Región del Monte (65-80%) (Carrera et al., 2000; Carrera et al., 2003; Bertiller et al., 2005) y al obtenido (72,1%) para *S. krilovii* en el norte de China (Yuan et al., 2005). Por otra parte, los valores promedios de eficiencia de reabsorción de N en raíces de *P. ligularis* (15,2 %) y *S. tenuissima* (24,1 %) contrastaron con la escasa o nula reabsorción de N desde raíces senescentes cuantificada (Aerts et al., 1992) o comúnmente asumida (Chapin et al., 2002, pag. 192). A pesar de que los valores de eficiencia de reabsorción radical medidos en las especies en estudio estuvieron por debajo de los valores medidos en las hojas de las mismas, y de las especies gramíneas en general, la reabsorción de N a nivel radical cobraría importancia en el sistema de estudio dado la abundante producción de biomasa radical y la alta tasa de recambio de la misma. En un estudio previo se estableció una relación biomasa subterránea/biomasa aérea de hasta 7:1 y un recambio anual de la biomasa radical del 66% (Distel y Fernández, 1986).

Los valores promedios de eficiencia de uso de N a nivel foliar y radical correspondientes *P. ligularis* (0,13 y 0,10 g materia seca mg N⁻¹, respectivamente) y a *S. tenuissima* (0,15 y 0,14 g materia seca mg N⁻¹, respectivamente) estuvieron comprendidos por el rango de variación (0,08 – 0,17) para especies gramíneas informado en el trabajo de revisión de Aerts y Chapin (2000). La mayor concentración de nitrógeno en hojas verdes y raíces vivas en *P. ligularis* que en *S. tenuissima*, conjuntamente con una eficiencia de reabsorción de N similar o menor en la primera que en la última especie, resultó en una mayor eficiencia de uso de N en *S. tenuissima*. Esta característica de *S. tenuissima*, conjuntamente con la producción de tejido foliar denso (eclerenquimatoso) y longevo, es consistente con la hipótesis de su adaptación a condiciones de infertilidad (Chapin et al., 2002). Pero toda estrategia tiene un costo, en este caso representado por una disminución en la capacidad fotosintética y, como consecuencia, en la producción de biomasa (Capítulo 2) (Chapin, 1980; Reich et al., 1992).

Los resultados mostraron variaciones temporales significativas tanto en la proficiencia de reabsorción de N como en la eficiencia de reabsorción de N en hojas y raíces. Dichas variaciones estarían determinadas por disponibilidad de destinos con alta demanda de nutrientes (ej. tejidos en crecimiento, órganos de almacenaje) y por factores ambientales. Por ejemplo, la escasez de agua reduce la eficiencia de reabsorción de nutrientes (Pugnaire y Chapin, 1993). Sumado a esto, hubo una interacción significativa entre tiempo y especie, tanto en la proficiencia como en la eficiencia de reabsorción de N en hojas y raíces. Este tipo de variación temporal y ambiental es común, constituyendo un serio problema en comparaciones interespecíficas puntuales (Killingbeck, 1996). En este sentido el presente trabajo cuenta con la ventaja de haber realizado varias

mediciones a lo largo del ciclo de crecimiento de las especies, a diferencia de otros que solo presentan mediciones puntuales.

Las diferencias entre las dos especies en estudio en la eficiencia y/o proficiencia de reabsorción de N podrían tener consecuencias en la descomposición de los tejidos muertos y en la mineralización del N. La existencia de una retroalimentación positiva entre condiciones de infertilidad y especies adaptadas a tales condiciones ha sido resaltada por varios autores (Jones et al., 1994; Aerts, 1995; Wedin, 1995). Estos temas constituyen el objetivo primario de los capítulos siguientes.

Descomposición y liberación de nutrientes en Poa ligularis y Stipa tenuissima

Introducción

La descomposición y mineralización de los tejidos vegetales es uno de los procesos claves en el funcionamiento de los ecosistemas, dado su estrecha relación con la disponibilidad de nutrientes para el crecimiento de las plantas (Lambers et al., 1998). La tasa de descomposición y de liberación de nutrientes esta influenciada por varios factores, siendo uno de los más determinantes la composición química (calidad) del material vegetal (Swift et al., 1979; Couteaux et al., 1995). Los tejidos de menor calidad (alta relación C:N, alta concentración de lignina, baja concentración de nutrientes) se descomponen más lentamente e inicialmente inmovilizan nutrientes, mientras que los de mayor calidad se descomponen más rápidamente y mineralizan nutrientes (Hobbie, 1992; Van Vuuren et al., 1993; Berendse, 1994; Grime et al., 1996). Grime et al. (1996) encontraron un alto grado de correlación positiva entre palatabilidad y tasa de descomposición en un estudio con 54 especies de plantas vasculares.

En el sistema de estudio las gramíneas de baja palatabilidad presentan tejidos de menor calidad que las gramíneas de alta palatabilidad (Cano, 1988; Cerqueira et al., 2004; Distel et al., 2005). Por lo tanto cabría esperar mayor velocidad de descomposición y de mineralización neta de nutrientes en las últimas que en las primeras.

La hipótesis de esta parte de la tesis establece una mayor velocidad de descomposición y de liberación de nutrientes en *P. ligularis* (alta palatabilidad) que en *S. tenuissima* (baja palatabilidad). El objetivo fue comparar la pérdida de masa y la mineralización del P y N en hojas y raíces de ambas especies durante la descomposición.

Materiales y Métodos

En noviembre de 1995 se cosecharon plantas de *P. ligularis* y *S. tenuissima* en el sitio de estudio. Esta es la época del año en que finaliza el ciclo anual de crecimiento en ambas especies, la acumulación de material senescente es máxima y representa la calidad del material que comienza el proceso de descomposición. De la parte aérea se seleccionaron hojas en estado de senescencia reciente, aun conectadas a la planta. En tanto de la parte subterránea se seleccionaron raíces que permanecían ligadas a la corona luego de una cuidadosa remoción de partículas de suelo con agua de canilla. No se utilizaron raíces muertas por que al momento de realizar el estudio no se contaba con la puesta a punto de la técnica de separación. Por otra parte, las raíces muertas presentan distinto grado de descomposición, lo cual crea una limitación en la medición de dicho proceso. Para la medición de la descomposición *in situ* se siguió la metodología propuesta por Suffling y Smith (1974). Las hojas y raíces se secaron a temperatura ambiente de laboratorio hasta peso constante, se cortaron

en trozos de 10 cm y se embolsaron en bolsas (10 x 15 cm) de tela (trama de 0,35 x 0,35 mm) a razón de 5 g por bolsa. La mayoría de la fauna edáfica del sitio de estudio (ácaros, colémbolos y nemátodos) posee un tamaño menor que 0,35 mm (Pérez et al., 1987). Submuestras de las hojas y raíces embolsadas se secaron en estufa 48 h a 70 °C, para corregir el peso del material incubado y expresarlo sobre base materia seca. En marzo de 1996 se seleccionaron sitios dominados por cada una de las especies en estudio, donde se incubaron las muestras de hojas (n=30) y de raíces (n=30) correspondientes. Las bolsas con hojas se depositaron sobre la superficie del suelo, mientras que las bolsas con raíces se enterraron a 5 cm de profundidad. Las bolsas (n=10) se retiraron luego de 9, 16 y 21 meses de incubación. Ya en el laboratorio las hojas y raíces se limpiaron de contaminantes orgánicos, y se pesaron luego de secado en estufa a 70 °C durante 48 h. La corrección por contaminantes inorgánicos (partículas de suelo) se realizó a través de una calcinación en mufla a 600 °C durante 4 h, lo cual permitió la expresión del peso en base a materia orgánica. La temperatura de ignición (600 °C) puede causar cierto grado de volatilización de carbonatos inorgánicos (Schulte y Hopkins, 1996) e inducir a error en la medición de la descomposición. Sin embargo, una temperatura inferior a 600 °C puede resultar en una oxidación incompleta de la materia orgánica (Gallardo et al., 1987). En el presente estudio la temperatura de ignición fue igual para ambas especies, lo cual valida la comparación entre las dos especies en estudio.

Las hojas y raíces empleadas en el estudio se analizaron inicialmente para determinar la concentración de C, N, P y lignina. El material obtenido en las sucesivas extracciones (9, 16 y 21 meses) se analizó para determinar las concentraciones de N y P, únicamente. El C se determinó por el método de combustión seca con un analizador elemental (Leco, CR-1), el N por el método

semi-micro Kjeldahl (Bremner y Mulvaney, 1982), el P por la técnica colorimétrica de Olsen & Dean (1965), y la lignina usando el método de detergentes (Goering y Van Soest, 1970).

La temperatura y humedad del suelo se midieron mensualmente a lo largo del período de estudio en sitios dominados por cada una de las especies en estudio. La temperatura del suelo (0-3 cm de profundidad) se midió con termocuplas de Cobre-Constantan ($n=6$) a las 14:00 h, mientras que la humedad del suelo (0-15 cm de profundidad) se midió por gravimetría ($n=5$).

Los datos de pérdida de peso de las hojas y raíces en descomposición y los datos de liberación de N y P se expresaron como porcentaje de los valores iniciales, sobre base materia orgánica. Dicha expresión permite conocer la dinámica neta de liberación de nutrientes. Los datos de descomposición y de liberación de N y P se analizaron por medio de ANVAs dobles (especie y tiempo). Cada parámetro químico cuantificado en hojas y raíces se analizó por separado. Dado que las varianzas de los porcentajes de pérdida de peso de las raíces fueron heterogéneas, los datos se transformaron mediante el arcoseno de la raíz cuadrada antes del análisis. Cuando los valores de F de los ANVAs fueron significativos ($P < 0,05$), la comparación de medias se hizo mediante la prueba de Tukey. El grado de asociación entre el porcentaje de pérdida de peso luego de 21 meses de incubación y la composición química inicial de hojas y raíces se determinó a través del cálculo de los coeficientes de correlación de linear de Pearson. En tanto el modelo exponencial (Olson, 1963) se utilizó para calcular las constantes de descomposición (valores de k) al finalizar el período de incubación de hojas y raíces.

Resultados

La concentración de N y P fue superior en las hojas y raíces de *P. ligularis*, mientras que la concentración de lignina y las relaciones C:N, lignina:N y lignina:P fueron más altas en las hojas y raíces de *S. tenuissima* (Tabla 4.1). La única excepción fue la similitud entre ambas especies en la concentración de N en raíces (a diferencia de lo observado en noviembre de 2001, cuando la concentración de N en raíces fue superior en *P. ligularis*, Figura 3.4 del Capítulo 3). Ambas especies difirieron más en la composición química de las hojas que en la composición química de las raíces.

	Lignina (%)	N (%)	P (%)	C/N	Lignina / N	Lignina / P
Láminas						
<i>P.ligularis</i>	3,9 b	1,6 a	0,06 a	26 b	2,4 b	63 b
<i>S.tenuissima</i>	7,9 a	0,9 b	0,02 b	49 a	8,7 a	370 a
Raíces						
<i>P.ligularis</i>	13 b	1,1 a	0,06 a	35 b	11 b	227 b
<i>S.tenuissima</i>	19 a	1,1 a	0,04 b	38 a	17 a	447 a

Tabla 4.1: Concentración inicial en hojas y raíces de: lignina, nitrógeno, fósforo y relación carbono:nitrógeno (C:N), lignina:N y lignina:P. Los valores son medias \pm 1 E.E. ($n=10$). Para cada columna y compartimento, letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

La pérdida de peso de las hojas estuvo influenciada ($P < 0,01$) por el tiempo de incubación y por la especie (Figura 4.1). No hubo interacción ($P > 0,05$) entre ambos factores. Las hojas de *P. ligularis* se descompusieron más rápido que las hojas de *S. tenuissima*. Luego de 21 meses de incubación, el porcentaje del peso inicial de las hojas fue de 59% y 78% para *P. ligularis* y *S. tenuissima*, respectivamente.

La pérdida de peso de las raíces varió ($P < 0,01$) con el tiempo, pero no ($P > 0,05$) con la especie (Figura 4.1). Tampoco hubo interacción ($P > 0,05$)

entre ambos factores. Luego de 21 meses de incubación el porcentaje del peso inicial de las raíces fue de 56% y 61% para *P. ligularis* y *S. tenuissima*, respectivamente.

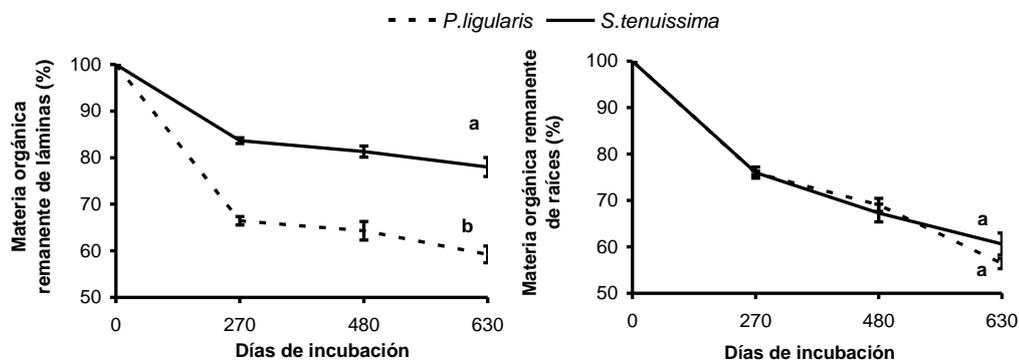


Figura 4.1: Materia orgánica remanente de láminas (a) y raíces (b) a través del tiempo de descomposición. Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media ($n=10$). Letras diferentes al final del período indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre las especies.

Los valores de k , que reflejan la tasa de descomposición, enfatizan la más rápida velocidad de descomposición de las hojas de *P. ligularis*, pero no así de las raíces (Tabla 4.2). Los porcentajes de pérdida de peso de las hojas y raíces luego de 21 meses de incubación se relacionaron en forma positiva con las concentraciones iniciales de N y P, y en forma negativa con la concentración inicial de lignina y las relaciones C/N, lignina/N y lignina/P respectivas (Tabla 4.3).

Tratamientos	$k(\text{año}^{-1})$	
	Hojas	Raíces
<i>P. ligularis</i>	$0,35 \pm 0,02$ a	$0,23 \pm 0,01a$
<i>S. tenuissima</i>	$0,16 \pm 0,008$ b	$0,24 \pm 0,01a$

Tabla 4.2: Constante de descomposición (K), al finalizar el período incubación de hojas y raíces. Los valores son medias ($n=10$) ± 1 E.E. Dentro de cada columna y parte de planta, diferentes letras indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

	Mantillo	Raíces
<i>Lignina</i>	-0,90 ***	-0,22 n.s
<i>N</i>	0,88 ***	0,55 *
<i>P</i>	0,90 ***	0,71 **
<i>C/N</i>	-0,89 ***	-0,62 **
<i>Lignina / N</i>	-0,91 ***	-0,45 n.s.
<i>Lignina / P</i>	-0,91 ***	-0,56 *

Tabla 4.3: Coeficiente de correlación lineal de Pearson (r) ($n=10$) entre la pérdida de masa al finalizar la incubación (630 días) y los parámetros de calidad inicial de hojas y raíces. Los asteriscos indican correlación significativa entre las dos variables a $P < 0,05$ (*), $P < 0,01$ (**) o $P < 0,001$ (***).

El concentración de N y P en las hojas y raíces en descomposición varió ($P < 0,01$) con el tiempo y la especie, excepto la similitud entre las especies en el concentración de P y N en las raíces (Figura 4.2). Considerando todo el período de incubación se observó liberación de P en las raíces de ambas especies y en hojas de *P. ligularis* e inmovilización de dicho elemento en las hojas de *S. tenuissima*. En el caso del N, aunque las dos especies mostraron liberación neta desde las hojas, esta fue mayor en el caso de la gramínea de alta palatabilidad. Por otra parte, las especies no difirieron en la liberación neta de N desde las raíces.

La interacción entre tiempo y especie fue significativa ($P < 0,01$), excepto en la dinámica del N en las raíces. En los primeros 9 meses de incubación se observó liberación neta de N y P de las hojas en descomposición, excepto por la inmovilización de P en las hojas de *S. tenuissima*. En cambio, en los últimos 12 meses de incubación se observó una tendencia a inmovilizar N y P en las hojas en descomposición de las dos especies. En cuanto a las raíces, se observó una marcada liberación de ambos elementos en los primeros 9 meses de incubación, seguido por una tendencia a liberar más lentamente o a

inmovilizar N y P. Transcurridos 21 meses de incubación las especies no difirieron en el porcentaje de N y P liberado desde las raíces en descomposición.

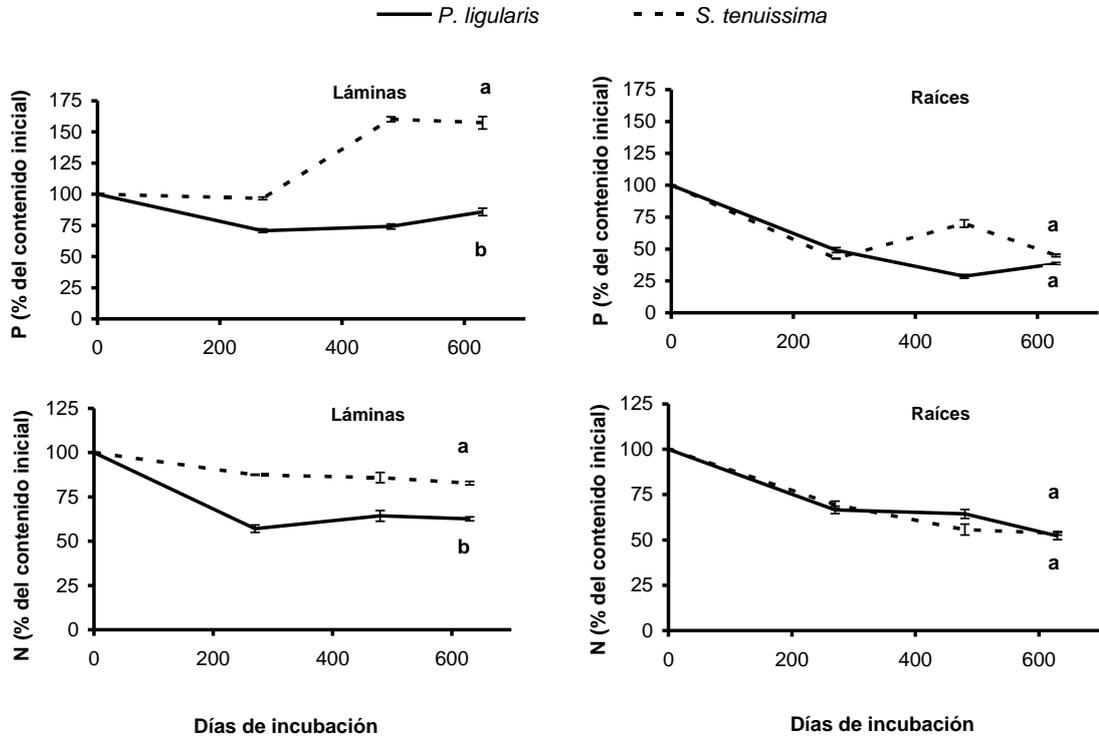


Figura 4.2: Liberación de nitrógeno (N) y fósforo (P) desde láminas y raíces a través del tiempo de descomposición. Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media ($n=10$). Letras diferentes al final del período indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre las especies.

No se registraron diferencias significativas en la temperatura (0-3 cm de profundidad) y humedad (0-15 cm de profundidad) del suelo entre sitios dominados por *P. ligularis* o *S. tenuissima* (Figura 4.3).

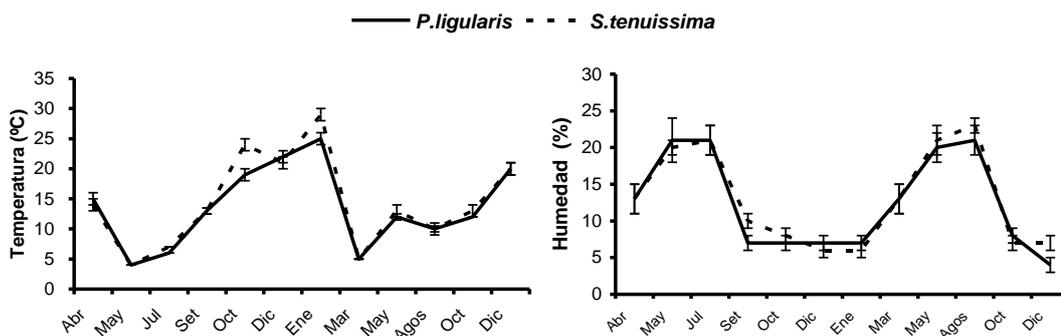


Figura 4.3: Variación temporal de la temperatura (0-3 cm de profundidad) y humedad (0-15 cm de profundidad) del suelo subyacente a las especies en estudio a lo largo del tiempo de descomposición. Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media ($n=10$).

Discusión

Los resultados fueron parcialmente consistentes con la hipótesis de una mayor velocidad de descomposición y de mineralización neta de nutrientes en la gramínea de alta palatabilidad que en la de baja palatabilidad, ya que ambos tipos de especies se diferenciaron en la parte aérea pero no en la parte subterránea (Figuras 4.1 y 4.2). No obstante, es necesario considerar que al menos parte de las raíces incubadas para medir la tasa de descomposición y de liberación de nutrientes habrían sido raíces vivas, las cuales no representarían la composición química de las raíces muertas. Esto último cobraría mayor importancia en el caso de la gramínea de baja palatabilidad, especie que mostró la mayor eficiencia en el uso y la reabsorción de N (Capítulo 3).

Los valores de la constante de descomposición (k) de hojas de *P. ligularis* (0,35) y *S. tenuissima* (0,16) (Tabla 4.2) estuvieron cerca o dentro del rango de valores informados para especies dicotiledóneas y gramínoideas de zonas templadas (0,18 a 0,40) (Aerts y Chapin III, 2000). La pérdida de peso de las hojas en descomposición de *P. ligularis* fue comparable a valores registrados en estudios con gramíneas C_3 (*Festuca ovina*, *Stipa comata*, *Koeleria gracilis*) en otras partes del mundo (Köchy y Wilson, 1997; Koukoura,

1998). Por otra parte, la pérdida de peso de las hojas en descomposición de *S. tenuissima* fue más parecida a la velocidad de descomposición de hojas de gramíneas C_4 , tales como *Schizachyrium scoparium* (Pastor et al., 1987) y *Andropogon gerardii* (Seastedt, 1998). De todas maneras, algo para remarcar de las gramíneas de alta y de baja palatabilidad del Caldenal es la relativamente alta mineralización del N en hojas y raíces en descomposición, comparado con los valores registrados en las gramíneas C_3 y C_4 antes referidas, lo cual tendría implicancias ecológicas importantes (como se discute más adelante en el presente capítulo y en el capítulo siguiente).

La mayor diferencia entre especies en la descomposición (Figura 4.1) y mineralización (Figura 4.2) en hojas que en raíces estuvo asociada con una mayor diferencia entre las mismas en la calidad de las hojas, que en la calidad de las raíces (Tabla 4.1). Los coeficientes de correlación entre pérdida de peso luego de 21 meses de incubación y los parámetros químicos iniciales fueron más fuertes en el caso de hojas que en el caso de las raíces (Tabla 4.3). Estos resultados ponen de manifiesto la importancia de la calidad de los tejidos muertos en la tasa de descomposición y de liberación de nutrientes. La más rápida descomposición de las hojas de la gramínea de alta palatabilidad estuvo asociada con concentraciones más altas de N y P, concentraciones más bajas de lignina y menores relaciones C:N, lignina:N y lignina:P. La mayoría de los parámetros químicos señalados mostraron una alta correlación con la tasa de descomposición de las hojas en estudios llevados a cabo en ambientes méxicos (ej., Wedderburn y Carter, 1999; Hartmann, 1999; Perez-Harguindeguy et al., 2000; Aerts y Chapin III, 2000), y con la tasa de descomposición de raíces en ambientes desérticos (Mun y Whitford, 1998). Por el contrario, en los ambientes de desierto el desgaste físico parece ser el determinante más importante de la

pérdida de peso de las hojas en descomposición (Montaña et al., 1988; Moorhead y Reynolds, 1989; Austin y Vivanco, 2006). Por ejemplo, Schaefer et al. (1985) no encontraron correlaciones significativas entre la pérdida de peso de seis tipos de broza y la concentración inicial de lignina y las relaciones C:N y lignina:N en ambientes desérticos de América del Norte. En tanto Austin y Vivanco (2006) señalan a la fotodegradación como el principal determinante de la descomposición del mantillo en la estepa patagónica.

Dado que en el presente estudio la descomposición se midió en el sitio de origen de cada material, no es posible separar los efectos de la composición química del material de los efectos ambientales. De todas maneras, la similitud entre sitios en la temperatura y humedad del suelo (Figura 4.3) sugiere que las condiciones para la descomposición de las raíces fueron similares entre sitios. Una situación diferente podría haber ocurrido en el caso de la descomposición de las hojas, ya que la diferencia entre ambas especies en la acumulación de material muerto en pie (mayor en *S. tenuissima* que en *P. ligularis*) produciría cambios microambientales que influyen la descomposición del mantillo. Por ejemplo, la temperatura y la radiación en las bolsas que contenían el material en descomposición habría sido más alta en los sitios dominados por *P. ligularis*, dado que (por menor acumulación de biomasa en pie) estaban más expuestas a la radiación solar directa. Por lo mismo, en los sitios dominados por *P. ligularis* las bolsas habrían estado más expuestas a los efectos directos de la precipitación. Diferencias entre micrositos determinadas por factores estructurales que modifican el microclima, ha quedado demostrado que afectan la pérdida de peso de hojas en descomposición en condiciones de aridez (Cepeda-Pizarro y Whitford, 1990). En concordancia con la argumentación anterior, en un trabajo realizado en el mismo sitio de estudio con *P. ligularis* y *S.*

gynerioides (gramínea de baja palatabilidad) se observó que el sitio no afectó la tasa de descomposición de las raíces (la velocidad de descomposición de las raíces de cada especie en su sitio de origen vs. en el sitio de origen de la otra especie fue similar), pero sí afectó la tasa de descomposición de las hojas (que fue mayor en sitios dominados por *P. ligularis*) (Moretto y Distel, 2003).

La dinámica del N y el P en las hojas y raíces en descomposición de las dos especies puso de manifiesto la predominancia de la mineralización neta de nutrientes, salvo la inmovilización de P observada en las hojas (Figuras 4.2). Estos resultados contrastan con la elevada capacidad de inmovilización de nutrientes observada en las gramíneas sucesionales tardías de ambientes húmedos (Wedin, 1995; 1999).

La tendencia a inmovilizar P en hojas, más marcada en la gramínea de baja palatabilidad, estuvo asociada con concentraciones relativamente bajas de P en el material inicial (Tablas 4.1). Concentraciones bajas de P en los tejidos requieren de una considerable inmovilización de este elemento para la descomposición de los mismos (Swift, 1979; Gijman et al., 1997). No obstante, la inmovilización fue más marcada hacia el final del período de incubación, cuando la tasa de descomposición fue relativamente baja, lo cual sugiere que la inmovilización de P no fue solamente causada por inmovilización microbiana. Mecanismos tales como la traslocación de P a través de hifas fúngicas podrían haber estado operando (Aerts y Chapin III, 2000).

Inicialmente la mineralización neta de N en hojas en descomposición fue superior a la mineralización neta de P (Figuras 4.2), lo que sugiere que el P es más importante que el N como determinante de la descomposición inicial de las hojas en ambos tipos de especies (alta y baja palatabilidad). La relación N:P de las hojas varió entre 27 y 45 y de las raíces varió entre 18 y 28 para las

gramíneas de alta y baja palatabilidad respectivamente. Dichos valores sugieren una limitación de P para la actividad de los microorganismos descomponedores (Koerselman y Meuleman,1996), dado que la relación N:P en las células bacterianas y fúngicas varía entre 10 y 15 (Swift, 1979).

La gramínea de baja palatabilidad mostró una baja capacidad de inmovilización de nutrientes, particularmente en las raíces. Esto hecho adquiere relevancia en los pastizales en estudio, donde la biomasa subterránea puede ser hasta siete veces mayor que la biomasa aérea (Distel y Fernández, 1986).

Capítulo 5

*Concentración y mineralización neta de nitrógeno en el suelo subyacente a *Poa ligularis* y *Stipa tenuissima**

INTRODUCCION

La concentración de N en el suelo en un momento dado refleja el balance entre los procesos de (i) mineralización de la materia orgánica del suelo (residuos recientemente incorporados, residuos en diverso estado de descomposición y biomasa microbiana), (ii) inmovilización en la biomasa microbiana del suelo, (iii) absorción por las plantas, (iv) deposiciones atmosféricas y (v) pérdidas (denitrificación, lixiviación). La calidad del material vegetal que se incorpora al suelo tiene un efecto substancial sobre los procesos de mineralización/inmovilización de N (Jarvis et al. 1996). El material vegetal de relación C:N baja y baja concentración de lignina promueve la mineralización y aumenta el concentración de N en el suelo, mientras que el material vegetal de relación C:N alta y alta concentración de lignina promueve la inmovilización y disminuye el contenido de N en el suelo. En el suelo, el N puede ser retenido a través de una variedad de mecanismos, pero el más significativo

correspondería a la inmovilización microbiana (Barret y Burke, 2002). El valor umbral de la relación C:N que separa la mineralización de la inmovilización sería de aproximadamente 30 (Aber y Melillo, 1991); por debajo de 30 el N se mineralizaría y por encima de 30 se inmovilizaría.

En los pastizales del Caldenal el material vegetal de las gramíneas de alta palatabilidad es de mayor calidad que el material vegetal de las gramíneas de baja palatabilidad, lo cual en general queda reflejado en una mayor velocidad de descomposición y de liberación de nutrientes en las primeras que en las últimas (Capítulo 4; Moretto y Distel, 2003). Dichas diferencias en calidad cabría esperar se trasladen a la calidad de la materia orgánica del suelo. De ser así, la concentración y la mineralización neta del N deberían ser mayores en el suelo subyacente a gramíneas de alta palatabilidad, que en el suelo subyacente a gramíneas de baja palatabilidad.

La hipótesis en esta parte de la tesis establece que la concentración y mineralización neta de N son mayores en el suelo subyacente a gramíneas de alta palatabilidad que en el suelo subyacente a gramíneas de baja palatabilidad. El objetivo fue comparar la concentración y la mineralización neta de N en el suelo subyacente a *P. ligularis* y a *S. tenuissima*. Adicionalmente se determinó el N retenido en la biomasa microbiana del suelo subyacente a las dos especies y se evaluaron propiedades químicas y físicas del suelo subyacente a las mismas.

Materiales y Métodos

Incubaciones de suelo in Situ

La mineralización neta de N *in situ* se cuantificó mediante la técnica de incubación con tubos (Raison et al. 1987), que impiden la absorción de

nutrientes por las raíces de las plantas. Las determinaciones se realizaron en el otoño y la primavera de 1998, 1999 y 2000. Dichas estaciones representan los picos de crecimiento de las plantas en los pastizales del Caldenal. El método consiste en determinar la mineralización neta de N a través de las diferencias entre la concentración de N al inicio y al final de períodos de incubación de 30 días. En cada oportunidad de medición se enterraron dos tubos de PVC (15 cm de largo y 3.5 cm de diámetro) por planta, en el suelo subyacente a 10 plantas de *P. ligularis* y a 10 plantas de *S. tenuissima*. En cada planta, uno de los tubos se retiró de inmediato y el restante permaneció en incubación durante 30 días. Para cada período de incubación se eligieron nuevas plantas de cada especie. En 1998 los tubos contuvieron suelo intacto y permanecieron sin tapa en su parte superior, en 1999 contuvieron suelo tamizado (tamiz de 2x2 mm) y permanecieron con tapa en la parte superior, y en el 2000 contuvieron suelo intacto y permanecieron con tapa en la parte superior y en la inferior. El tamizado del suelo elimina las raíces y con ello una fuente de inmovilización de nutrientes, la cobertura superior de los tubos evita la deposición de nutrientes y la cobertura inferior la lixiviación de los mismos. El cambio de metodología de un año a otro respondió a la necesidad de probar variantes, ya que ninguna de las técnicas está libre de errores. Las muestras iniciales y finales de cada período de incubación se transportaron refrigeradas (hielo seco) al laboratorio. Una vez en el laboratorio el primer paso consistió en tamizar las muestras para separar restos de material vegetal y partículas de suelo > 2 mm de diámetro. Luego se pesó una submuestra de 10 g y se sumergió en 50 mL de KCl 2M para la extracción del N inorgánico (NO_3^- y NH_4^+). El extracto se filtró y se analizó mediante microdestilación por arrastre de vapor (Keeney y Nelson, 1982). Una submuestra adicional (20 g) permaneció en estufa (105 °C) por 48

h para determinar el contenido de humedad, y poder expresar la concentración de N en base a suelo seco. La tasa de mineralización neta correspondiente a cada período de incubación (30 días) se calculó como la diferencia entre el concentración de N al final del período de incubación y la concentración de N al inicio del período de incubación. La concentración de N informado para el suelo subyacente a cada una de las especies en estudio corresponde al medido al inicio de cada período de incubación correspondiente.

Incubaciones de suelo en el laboratorio

La mineralización neta potencial de N se determinó siguiendo la metodología propuesta y detallada por Mazzarino et al. (1998). En el otoño y primavera de 2000 se extrajeron muestras de suelo (0-15 cm de profundidad) subyacente a 10 plantas de *P. ligularis* y a 10 plantas de *S. tenuissima*. En cada estación se eligieron nuevas plantas de las dos especies. En el laboratorio las muestras fueron primero tamizadas para separar restos de material vegetal y partículas de suelo > 2 mm de diámetro. Una submuestra se utilizó para determinar la concentración inicial de N siguiendo el procedimiento descrito con anterioridad (ver *Incubaciones de suelo in situ*). El resto del suelo de cada muestra se dispuso en recipientes plásticos de 250 ml de capacidad, a razón de 50 g por recipiente, y se incubó a 25 °C y 15% de humedad del suelo (cercano a capacidad de campo). Los períodos de incubación duraron 7, 14, 28, 49, 56, 84 y 112 días. Se trabajó con 10 repeticiones por especie y período de incubación. Semanalmente se controló la humedad por gravimetría y se dejaron las cajas expuestas al aire durante una hora. Al final de cada período de incubación se determinó la concentración de N en el suelo. El N neto mineralizado en cada período de incubación se calculó como la diferencia entre

la concentración de N al final del periodo en consideración menos la concentración de N al inicio de la incubación. Los datos fueron corregidos por su factor de humedad correspondiente a fin de expresarlos en base suelo seco.

Inmovilización del N

Para determinar el nitrógeno retenido en la biomasa microbiana del suelo subyacente a las dos especies (*P. ligularis* y *S. tenuissima*) se siguió el método de Vitousek y Matson (1985). El método consiste en provocar la muerte de las células microbianas, mediante la aplicación de un biocida (cloroformo), y luego de 10 días determinar el NH_4^+ producido por el ataque de los microorganismos sobrevivientes a la biomasa de microorganismos muertos.

En abril y septiembre de 2000 y en abril y octubre de 2001 se extrajeron muestras de suelo (0-15 cm de profundidad) subyacente a 10 plantas de *P. ligularis* y a 10 plantas de *S. tenuissima*. En cada ocasión se eligieron nuevas plantas de las dos especies. En el laboratorio las muestras fueron primero tamizadas para separar restos de material vegetal y partículas de suelo > 2 mm de diámetro. Seguidamente se pesaron 25 g de suelo de cada muestra y se colocaron en recipientes de 50 ml. A continuación la mitad de las muestras fueron fumigadas con 1 ml de cloroformo líquido, permaneciendo en oscuridad y a temperatura ambiente durante 24 hs. Terminada esta etapa los vapores de cloroformo se extrajeron con una bomba de vacío. Seguidamente, tanto las muestras fumigadas como los controles sin fumigar se incubaron a 25 °C y 15% de humedad del suelo (cercano a capacidad de campo) durante 10 días. Finalizado dicho período se procedió a la extracción del NH_4^+ con 50 mL de KCl 2M. El nitrógeno retenido en la biomasa microbiana se calculó como la diferencia

entre el NH_4^+ de las muestras fumigadas menos el NH_4^+ de las muestras sin fumigar.

Propiedades edáficas

Muestras (n=10) del suelo subyacente a las dos especies en estudio fueron analizadas para la determinación del C orgánico total por combustión seca, del N total por la técnica semi-micro Kjeldahl, y por fósforo (P) extractable por la metodología de Bray y Kurtz (1945). La textura del suelo se determinó por el método de la pipeta (Green, 1981).

Análisis estadístico

Todas las comparaciones entre las dos especies se realizaron mediante la prueba *t* de Student. Cada período de incubación o fecha de muestreo se analizó por separado.

RESULTADOS

La concentración de N total y de P extractable fue mayor en el suelo subyacente a *P. ligularis* que en el suelo subyacente a *S. tenuissima*, mientras que la relación C:N del suelo fue menor en la primera que en la última especie (Tabla 5.1). No hubo diferencia entre las especies en el C orgánico total, pH y textura del suelo subyacente a las mismas (Tabla 5.1). Tampoco se registraron diferencias entre ambas especies en el contenido hídrico del suelo subyacente a las mismas, excepto en el mes de abril de 1999 cuando la humedad del suelo fue mayor bajo *P. ligularis* (Figura 5.1).

Propiedades del suelo <i>Poa ligularis</i> <i>Stipa tenuissima</i>		
C (%)	1,4 ± 0,07 a	1,4 ± 0,08 a
N (%)	0,17 ± 0,07 a	0,13 ± 0,004 b
C:N	8,5 ± 0,23 a	11,0 ± 0,70 b
P (ppm)	20,1 ± 1,60 a	9,8 ± 1,10 b
pH	7,6 ± 0,30 a	7,7 ± 0,50 a
Arena (%)	62,0 ± 1,00 a	63,0 ± 1,80 a
Limo (%)	26,5 ± 1,00 a	26,0 ± 0,90 a
Arcilla (%)	11.5 ± 0.50 a	11.0 ± 1.30 a

Tabla 5.1: Concentración de carbono y nitrógeno, relación carbono:nitrógeno, fósforo disponible, pH, y concentración de arena, limo y arcilla del suelo subyacente a las especies usadas en el estudio. Los valores son medias ($n=10$) \pm 1 E.E. Para cada fila, letras diferentes indican diferencias significativas ($P<0,05$).

La concentración de N disponible en el suelo subyacente a *P. ligularis* fue superior o similar al del suelo bajo *S. tenuissima*, excepto durante junio de 1998 (Figura 5.1). El NH_4^+ - N fue la forma de N inorgánico predominante en el suelo bajo ambas especies.

La mineralización neta de N *in situ* bajo *P. ligularis* fue inferior o similar a la registrada en el suelo bajo *S. tenuissima*, excepto en septiembre de 2000 (Figura 5.1). Contrariamente, la mineralización potencial de N medida bajo condiciones de laboratorio fue siempre superior en el suelo colectado bajo *P. ligularis*, tanto en las mediciones de otoño (abril) como en las mediciones de primavera (septiembre/octubre) (Figura 5.2).

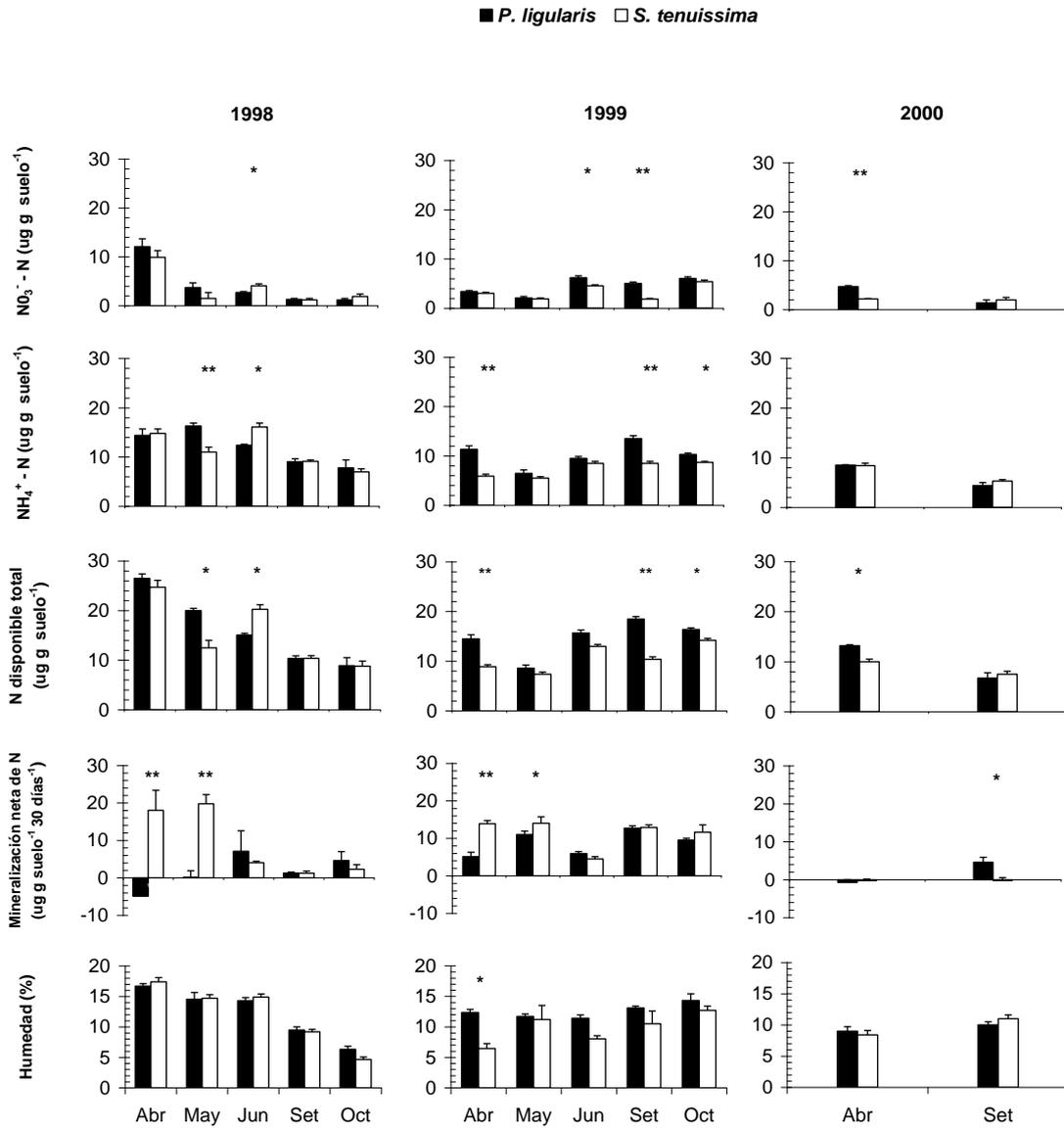


Figura 5.1: Variación temporal en la concentración de amonio ($\text{NH}_4^+ \text{ - N}$), nitratos ($\text{NO}_3^- \text{ - N}$), nitrógeno (N) inorgánico total, y en la mineralización neta de N y la humedad del suelo (%) (0-15 cm). Las barras verticales representan ± 1 E.E. de la media ($n=10$) Para cada fecha, los asteriscos indican diferencia significativa a $P < 0,05$ (*) o $P < 0,01$ (**).

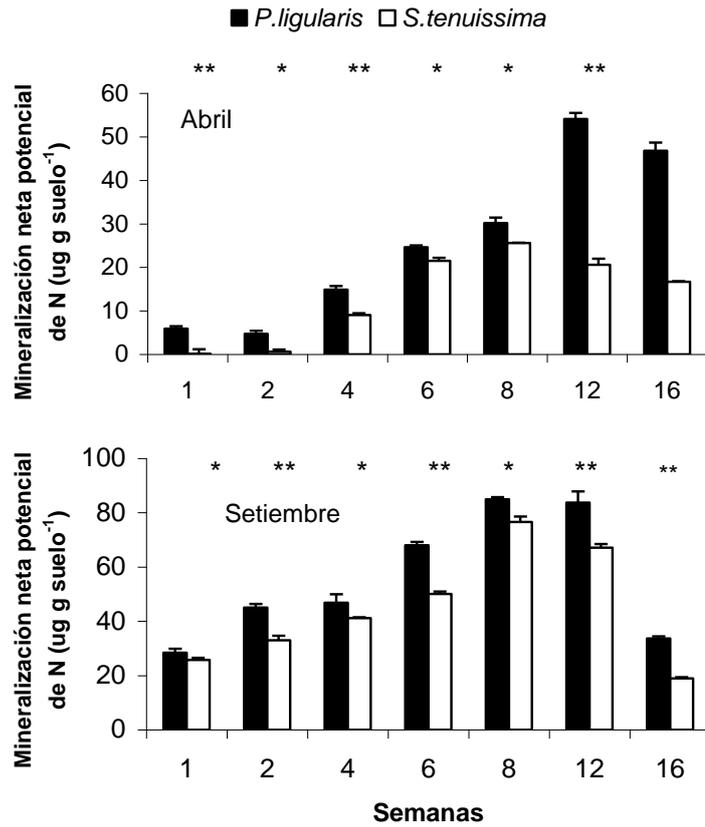


Figura 5.2: Mineralización neta potencial de nitrógeno (N) a través del tiempo de incubación, en muestras de suelo tomadas en otoño y en primavera. Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media ($n=10$) Para cada fecha, los asteriscos indican diferencia significativa a $P < 0,05$ (*) o $P < 0,01$ (**).

El nitrógeno retenido en la biomasa microbiana fue mayor en el suelo subyacente a *S. tenuissima* que en suelo subyacente a *P. ligularis*, excepto en septiembre de 2000 (Figura 5.3).

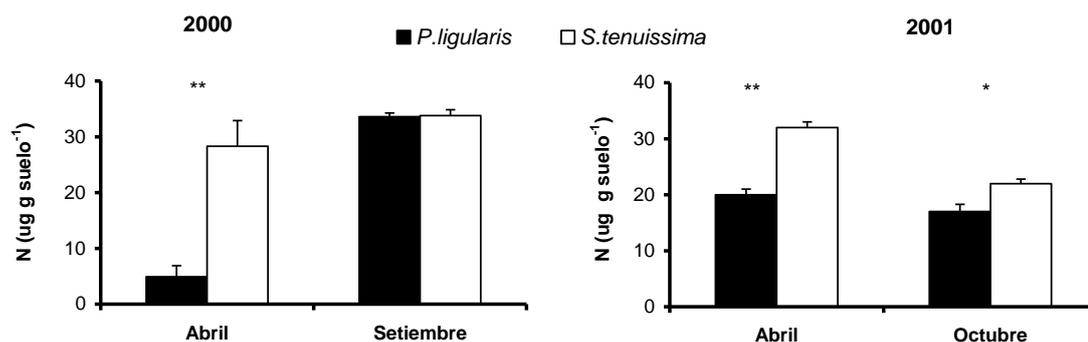


Figura 5.3: Nitrógeno (N) retenido en la biomasa microbiana en muestras de suelo tomadas en otoño y en primavera. Las barras verticales representan ± 1 E.E de la media ($n=10$) Para cada fecha, los asteriscos indican diferencia significativa a $P < 0,05$ (*) o $P < 0,01$ (**).

DISCUSION

Los resultados confirmaron en forma parcial la hipótesis de una mayor concentración y mineralización neta de N en el suelo subyacente a la gramínea de alta palatabilidad que en el suelo subyacente a la gramínea de baja palatabilidad. Tanto en otoño como en primavera, cuando las gramíneas del Caldenal presentan picos de crecimiento y de utilización de los nutrientes (Distel & Peláez 1985), la concentración de N fue frecuentemente más alto en el suelo bajo la especie de alta palatabilidad (*P. ligularis*) (cinco registros sobre un total de 12) que en el suelo bajo la especie de baja palatabilidad (*S. tenuissima*) (un registro sobre un total de 12). Estos resultados son particularmente significativos considerando que la concentración de N en hojas verdes, y presumiblemente la absorción de N, es superior en *P. ligularis* que en *S. tenuissima* (Tabla 1.2). Por otra parte, la predominancia del N inorgánico en la forma de NH_4^+ es común en los pastizales naturales de ambientes áridos y semiáridos, debido a la inhibición de la nitrificación por la escasez de agua (Kovda et al. 1979) y a compuestos alelopáticos producidos por los especies sucesionales tardías (Rice, 1984).

Las observaciones de la concentración de N inorgánico fueron en parte consistentes con la mayor producción de broza (aérea y subterránea) de *P. ligularis* (Capítulo 2), la mayor concentración de N total de la misma (Tabla 5.1), las mayores tasas de mineralización potencial de N (Figura 5.2) y la menor retención de N en la biomasa microbiana (Figura 5.3) en el suelo subyacente a la misma. En cambio dichas observaciones (concentración N inorgánico) resultaron inconsistentes con las tasas de liberación de N desde las raíces en descomposición (Capítulo 4) y con las mediciones de mineralización neta de N *in situ* (Figura 5.1). En el experimento descrito en el Capítulo 4 se observó que la gramínea de baja palatabilidad (*S. tenuissima*) liberaba N desde las raíces en descomposición al mismo ritmo que las gramínea de alta palatabilidad (*P. ligularis*). Por otro lado, en un trabajo realizado en el mismo sitio de estudio se observó que la tasa de liberación de N de raíces en descomposición era superior en una gramínea de alta palatabilidad (*P. ligularis*) que en una de baja palatabilidad (*S. gynerioides*) en los primeros 120 días de incubación, y que las diferencias desvanecían con posterioridad (Moretto y Distel, 2003).

En cuanto a la mineralización neta de N *in situ*, esta fue frecuentemente mayor bajo la especie de baja palatabilidad (*S. tenuissima*) (4 registros sobre un total de 12) que bajo la especie de alta palatabilidad (*P. ligularis*) (un registro sobre un total de 12). Diferencias en humedad del suelo subyacente a las especies no habrían influenciado los resultados ya que salvo en una fecha no hubo diferencias significativas en este parámetro (Fig. 5.1). En cambio, problemas asociados con la incubación *in situ* podrían haber influenciado los resultados, dificultando la interpretación de los mismos. La incubación en tubos involucra una serie de artilugios que pueden conducir a errores en la medición de la mineralización neta de N (Binkley y Vitousek, 1991; Hook y Burke, 1995).

Por ejemplo, en los cilindros intactos (usados en 1998 y 2000) la muerte de raíces puede incrementar la inmovilización temporaria de N. La importancia del incremento artificial en la inmovilización de N va a depender de la densidad de las raíces y de la duración del período de incubación. Hook y Burke (1995) recomiendan utilizar períodos de incubación cortos de 15 a 30 días de duración para minimizar dicho efecto. Una alternativa es tamizar el suelo a incubar en los tubos (método utilizado en 1999) para prevenir la inmovilización de N causada por la muerte de raíces. No obstante el tamizado del suelo puede aumentar artificialmente la mineralización neta de N debido a una sobre exposición de la materia orgánica al ataque microbiano (Raison et al., 1987). Por otra parte la incubación en tubos destapados (utilizados en 1998) tiene la ventaja de la exposición al régimen natural de las precipitaciones, pero pueden conducir a errores en la medición debido a procesos de deposición y/o lixiviación de N. No obstante lo mencionado, cabe remarcar que en cada uno de los años de mediciones las especies se compararon bajo la misma técnica de incubación.

Las diferencias observadas entre la gramínea de alta palatabilidad y la gramínea de baja palatabilidad en la dinámica del N del suelo estarían explicadas al menos en parte por la estrechez de las diferencias en la composición química, particularmente en las raíces, y por limitaciones de agua en el sistema. Las gramíneas perennes C₃ del Caldenal presentan una variación limitada en la composición química de hojas secas y raíces (Tabla 4.2), en comparación con las variaciones observadas entre gramíneas C₃ y C₄ (Wedin y Tilman, 1990; Gijssman et al., 1997; Urquiaga et al., 1998). Por ejemplo, la relación C:N de las hojas secas y las raíces de *Schyzachyrium scoparium* (gramínea C₄) puede alcanzar valores de 110 y 100,

respectivamente (Wedin y Tilman, 1990), lo cual está muy por encima del rango de valores de la relación C:N de las hojas secas (29-56) y de las raíces (42-64) de las especies C₃ en estudio (Tabla 4.2). Además, el funcionamiento de los pastizales del Caldenal está frecuentemente limitado por escasez de agua (Distel y Fernández, 1987) y, en dichas condiciones, la influencia de las especies sobre la dinámica del N en el suelo estaría reducida (Burke et al., 1997; Burke et al., 1998; Hooper y Johnson, 1999).

Los resultados de esta parte de la tesis aportaron evidencia parcial en apoyo a la hipótesis de una mayor dinámica del N inorgánico en el suelo subyacente a la gramínea de alta palatabilidad, concordando con las conclusiones de un trabajo llevado a cabo en el mismo sitio de estudio y que involucró cuatro especies de alta palatabilidad y dos de baja palatabilidad (Andrioli, 2008).

Capítulo 6

Síntesis y proyecciones

La especie de alta palatabilidad mostró mayor productividad aérea y subterránea, un recambio radical más rápido, hojas y raíces con tejidos menos densos, similar o menor eficiencia y/o proficiencia de reabsorción de N (particularmente a nivel radical), mayor mineralización neta potencial de N y menor retención de N en la biomasa microbiana en el suelo subyacente a la misma. Por otra parte, y contrariamente a lo esperado, ambas especies no difirieron en la velocidad de descomposición de las raíces y en la tasa de liberación de nutrientes durante dicho proceso. Tampoco difirieron en forma consistente en la concentración y mineralización neta de N in situ en el suelo subyacente a las mismas, mostrando una baja capacidad de inmovilización de N. Dicha contrariedad podría atribuirse a la relativamente escasa diferenciación en la composición química de las raíces de ambas especies y a episodios frecuentes de sequía que limitan la influencia de la especie en la dinámica de los nutrientes.

La relativamente baja capacidad de inmovilización de N en la materia orgánica del suelo observada en ambos tipos de especie (alta palatabilidad y baja palatabilidad) influenciaría la dinámica y estabilidad de las comunidades de pastizales del Caldenal. Cuanto más baja la capacidad de inmovilización de nutrientes en una comunidad, mayor la oportunidad para las especies con altos requerimientos de nutrientes de incrementar su abundancia en la misma (Wedin, 1999). En el Caldenal, pulsos de alta disponibilidad de nutrientes causados por el fuego y/o sequía (factores recurrentes en el sistema; Distel y Bóo, 1996) crearían oportunidades para que las especies con mayor requerimiento de nutrientes mantengan su condición de dominantes en las comunidades. En este tipo de especies las tasas de absorción de nutrientes y de crecimiento, y la capacidad competitiva, son relativamente altas en comparación con especies menos demandantes de nutrientes (Grime, 2001). Consistentemente, los pastizales del Caldenal en su condición prístina están dominados por gramíneas palatables (Llorens, 1995; Distel y Bóo, 1996; Gallego et al., 2004), de alta habilidad competitiva (Moretto y Distel, 1997).

El pastoreo continuo y la alta carga animal predominante en los pastizales del Caldenal inducen el reemplazo de gramíneas C₃ de alta palatabilidad por gramíneas C₃ de baja palatabilidad. Los resultados encontrados sugieren que dicho reemplazo de especies reduce la productividad del pastizal, pero no reduce en forma consistente la disponibilidad de nutrientes en el suelo, particularmente N. No encontré en la literatura universal evidencia a favor o en contra proveniente de estudios realizados en pastizales similares. Si existe evidencia de reducción en la disponibilidad de nutrientes en el suelo cuando se produce el reemplazo de gramíneas perennes C₃ por gramíneas perennes C₄ (Ej. Wedin y Tilman, 1990). Si el reemplazo de gramíneas C₃ de

alta palatabilidad por gramíneas C₃ de baja palatabilidad en los pastizales del Caldenal no tiene mayor implicancia en la disponibilidad de nutrientes en el suelo, la reversibilidad de un estado dominado por gramíneas de baja palatabilidad a uno dominado por gramíneas de alta palatabilidad sería factible a través de prácticas de manejo que favorecieran el establecimiento y la persistencia de las especies de alta palatabilidad.

Bibliografía

- Aber, J.D. y J.M. Melillo .1991. *Terrestrial Ecosystems*. Saunder College Publishing, Philadelphia. USA. pp 430.
- Aerts, R. y F. Berendse. 1989. Above-ground nutrient turnover and net primary production of an evergreen and a deciduous species in a heathland ecosystem. *Journal of Ecology* 77:343–56.
- Aerts, R. 1990. Nutrient use efficiency in evergreens and deciduous species from heathlands. *Oecologia* 84: 391–7.
- Aerts, R., B. Wallen y N. Malm. 1992. Growth-Limiting Nutrients in Sphagnum-Dominated Bogs Subject to Low and High Atmospheric Nitrogen Supply. *Journal of Ecology* 80 (1):131-140.
- Aerts, R. 1995. The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution* 10:402-407.
- Aerts, R.1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns ?. *Journal of Ecology* 84:597–608.
- Aerts, R. y F. Chapin III. 2000. The mineral of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Reserarch* 30:2-67.
- Andrioli, R.J. 2008. Influencia de la especie y del pastoreo sobre la dinámica del nitrógeno en suelos del sur del Caldenal. Tesis de Magíster en Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Sur.
- Archer, S. y F.E. Smeins. 1991. Ecosystem-level Processes. En: *Grazing management: an ecological perspective*. Eds. R.K. Heitschmidt y J.W. Stuth, pp109-139. Timber Press, Portland, Oregon, USA.

- Austin, A.T. y L. Vivanco. 2006. Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature* 442:555-8.
- Barrett, J. y C. Burke. 2002. Nitrogen Retention in Semiarid Ecosystems Across a Soil Organic-Matter Gradient. *Ecological Applications* 12 (3):878-890.
- Baruch, Z., M. Ludlow y R. Davis. 1985. Photosynthetic responses of native and introduced C4 grasses from Venezuelan savannas. *Oecologia* 67 (3):388-393.
- Baruch, Z. y D. Fernández. 1993. Water relations of native and introduced C4 grasses in a neotropical savanna. *Oecologia* 96 (2):179-185.
- Baruch, Z. y J.A. Gómez. 1996. Dynamics of energy and nutrients concentration and construction cost in a native and two alien C4 grasses from two neotropical savannas. *Plant and Soil* 181:175–84.
- Berendse F., H. Oudhof y J. Bol. 1987. A comparative study on nutrient cycling in wet heathland ecosystems. I. Litter production and nutrient losses from the plant. *Oecologia* 74:174–84.
- Berendse, F. 1994. Litter decomposability - a neglected component of plant fitness. *Journal of Ecology* 82:187-190.
- Bertiller M., C. Sain, A. Bisigato, F. Coronato, J. Ares y P. Graff. 2002. Spatial sex segregation in the dioecious grass *Poa ligularis* in northern Patagonia: the role of environmental patchiness. *Biodiversity and Conservation* 11: 69–84.
- Bertiller, M.B, C.L. Sain, A.L. Carrera y D.N. Vargas. 2005. Patterns of nitrogen and phosphorous conservation in dominant perennial grasses and shrubs across an aridity gradient in Patagonia. *Journal of Arid Environment* 62:209–223.
- Binkley, D. y P. Vitousek. 1991. Soil nutrient availability. En: *Plant physiological ecology* Eds. R.W. Pearcy, J. R. Ehleringer, H.A. Mooney y P.W. Rundel, pp 75-96. Chapman & Hall, New York. USA.
- Bohm, W. 1979. *Methods of Studying Root Systems*. Springer –Verlang. New York. USA. pp 188.
- Bray, R.H. y L.T. Kurtz. 1945. Determination of total, organic and available forms of phosphorous in soil. *Soil Science* 59:39-45.
- Bremner, J.M. y C.S. Mulvaney. 1982. Nitrogen total. En: *Methods of Soil Analysis. Part 2*. Eds. A. L. Page, R. H. Miller y D.R. Keeney, pp 595-624. American Society of Agronomy, Madison.USA.
- Briske, D.D. 1991. Developmental morphology and physiology of grasses. En: *Grazing management: an ecological perspective*. Eds. R.K. Heitschmidt y J.W. Stuth, pp 85-108. Timber Press, Portland, Oregon, USA.
- Burke, I., W. Lauenroth y W.J. Parton. 1997. Regional and Temporal Variation in Net Primary Production and Nitrogen Mineralization in Grasslands. *Ecology* 78 (5):1330-1340.

- Burke, I.C., W.K. Lauenroth, J. Steenson, M. Gutmann, W.J. Parton y J.M. Paruelo. 1998. Environmental Controls over Land Use in the Central Grasslands. Region of the United States. Canberra (Australia): Global Change and Terrestrial Ecology Abstracts, Core Project Office.
- Cabrera, A.L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería 2 (1). ACME, Buenos Aires. pp 85.
- Caldwell, M. M. 1979. Root structure: the considerable cost of below ground function. En: Topics in Plant Population Biology. Eds. O. T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson y P. H. Raven, pp 408–32. Columbia University Press.
- Cano, E. 1988. Pastizales naturales de La Pampa. Descripción de las especies más importantes. Tomo 1. Convenio AACREA-Provincia de La Pampa, La Pampa. pp 425.
- Carrera, A.L., C.L. Sain y M.B. Bertiller. 2000. Patterns of nitrogen conservation in shrubs and grasses in the Patagonian Monte, Argentina. *Plant and Soil* 224:185–193.
- Carrera, A.L., M.B. Bertiller, C.L. Sain y M.J. Mazzarino. 2003. Relationship between plant nitrogen conservation strategies and the dynamics of soil nitrogen in the arid Patagonian Monte, Argentina. *Plant Soil* 255:595–604.
- Cepeda-Pizarro, J.G. y W.G. Whitford. 1990. Decomposition patterns of surface leaf litter of six plant species along a Chihuahuan Desert watershed. *American Midland Naturalist* 123: 319-330.
- Cerqueira E., A.M. Sáenz y C.M. Rabotnikof. 2004. Seasonal nutritive value of native grasses of Argentine Calden Forest Range. *Journal of Arid Environments* 54:645–656.
- Chapin III, F. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:233-260.
- Chapin III, F. 1993. Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. En: *Scaling physiological processes: leaf to globe*. Eds. J.R. Ehleringer y C.B. Field, pp 287-312. Academic Press, San Diego. USA.
- Chapin III, F., P. A. Matson, A. Harold y E. Money. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer. New York. USA. pp 436.
- Cornelissen, H. 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology* 84:573-582.
- Couteaux, M., P. Bottner y B. Berg. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Tree* 10:63-66.
- Distel, R.A. y D.V. Peláez. 1985. Fenología de algunas especies del Distrito del Caldén (*Prosopis caldenia* Burk.). *IDIA Sept.-Dic.*:35-40.

- Distel, R.A. y O.A. Fernández. 1986. Productivity of *Stipa tenuis* Phil. and *Piptochaetium napostaense* (Speg) Hach. in semi-arid Argentina. *Journal of Arid Environment* 11:93-6.
- Distel, R.A. y O.A. Fernández. 1987. Leaf water potential trends in three grasses native to semiarid Argentina. *Journal of Range Management* 40:203-207.
- Distel, R. A. y R. M. Bóo. 1996. Vegetation states and transitions in temperate semi-arid rangelands of Argentina. En: *Rangelands in a Sustainable Biosphere*. Ed. N. West, pp. 117-118. Denver: Society for Range Management. USA.
- Distel, R.A., A.S. Moretto y N.G. Didoné. 2003. Nutrient resorption from senescing leaves in two *Stipa* species native to central Argentina. *Austral Ecology* 28:210-215.
- Distel, R., N. Didoné y A. Moretto. 2005. Variations in chemical composition associated with tissue ageing in palatable and unpalatable grasses native to central Argentina. *Journal of Arid Environment* 62:351–357.
- Gallardo, J.F., J. Saavedra, T. Martín-Patino y A. Millan. 1987. Soil organic matter determination. *Communication in Soil Science and Plant Analysis* 18:699-707.
- Gallego, L., R.A. Distel, R. Camina y R.M. Rodríguez Iglesias. 2004. Soil phytoliths as evidence for species replacement in grazed rangelands of central Argentina. *Ecography* 27:725-732.
- Garnier, E. y G. Laurent. 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist* 128:725-736.
- Gijsman, A.J., H.F. Alarcón y R.J. Thomas. 1997. Root decomposition in tropical grasses and legumes, as affected by soil texture and season. *Soil Biology and Biochemistry* 29:1443-1450.
- Giulietti, J.D. 2007. Flora: Importancia de la Fenología Vegetal. *Informativo rural INTA* 4(12):3-9.
- Goering, H. K. y P. J. Van Soest. 1970. Forage fiber analyses. *Agronomy Handbook* No. 379. Denver: ARS USDA. pp 20.
- Green, A.J. 1981. Particle – size analysis. En: *Manual on soil sampling and methods of analysis*. Ed. J. A. McKeague, pp. 4-29. Canadian Society of Soil Science, Ottawa.
- Griffin, K.L. 1994. Calorimetric estimates of construction cost and their use in ecological studies. *Functional Ecology* 8:551–562.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley & Sons, Chichester. UK. pp 222.
- Grime, J.P., J.H. Cornelissen, K. Thompson y J.G. Hodgson. 1996. Evidence of a casual connection between anti-herbivore defense and the decomposition rate of leaves. *Oikos* 77:489-494.

- Grime, J.P. 2001. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Wiley New York, NY . pp 417.
- Hartmann, M. 1999. Species dependent root decomposition in rewetted fen soils. *Plant and Soil* 213:93-98.
- Herms, D. y W. Mattson. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67:283–335.
- Hobbie, S. E. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 7:336-339.
- Hodgson, J.P. y R.E. Booth. 1993. Longevity. En: *Methods in Comparative Plant Ecology*. Eds. G. A. F. Hendry y J. P. Grime, pp. 115–117. Chapman & Hall, London.
- Hook, P.B. y I.C. Burke. 1995. Evaluation of methods for estimating net nitrogen mineralization in a semiarid grassland. *Soil Science Society of America Journal* 59:831-7.
- Hooper, D.U. y L. Johnson. 1999. Nitrogen limitation in dryland ecosystems: responses to geographical and temporal variation in precipitation. *Biogeochemistry* 46:247–293.
- INTA. Provincia de la Pampa y Universidad Nacional de La Pampa. 1980. Inventario integrado de los recursos naturales de la Provincia de La Pampa . INTA, Buenos Aires. pp 493.
- Jarvis, S.C., E.A. Stockdale, M.A. Shepherd y D.S. Powlson. 1996. Nitrogen mineralization in temperate agricultural soils: Processes and measurement. *Advances Agronomy* 57: 187-235.
- Jonasson, S. y F. Chapin III. 1985. Significance of sequential leaf development in nutrient balance of cotton sedge, *Eriophorum vaginatum* L. *Oecologia* 67:511–518.
- Jones, C.G., J.H. Lawton y M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-86.
- Keeney, D.R. y D.W. Nelson. 1982. Nitrogen inorganic forms. En: *Methods of Soil Analysis* (2nd Edn Ed). Eds. A.L. Page, R.H. Miller y D.R. Keeney, pp 643-698. American Society of Agronomy, Madison Part 2.
- Killingbeck, K. 1986. The terminological jungle revisited: making a case for use of the term resorption. *Oikos* 46:263-264.
- Köchy, M. y S.D. Wilson. 1997. Litter decomposition and nitrogen dynamics in Aspen Forest and Mixed-Grass Prairie. *Ecology* 78:732-739.
- Koerselman, W y Meuleman, A. 1996. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology* 33(6):1441-1450
- Koike, T. 1988. Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession of deciduous broad-leaved trees. *Plant Species Biology* 3:77-87.

- Koukoura, Z. 1998. Decomposition and nutrient release from C3 and C4 plant litters in a natural grassland. *Acta Oecologica* 19:115-123.
- Kovda, V.A., E.M. Samailova, J.L. Charley y J.J. Skujins. 1979. Soil process in arid lands. En: *Arid-Land Ecosystems Vol. I*. Eds. D.W. Goodall, R.A. Perry y K.M.W. Howes, pp. 439-470. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lambers, H., F. Chapin III y T. Pons. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Berlin: Springer. pp 356.
- Lindroth, R. L. 1989. Mammalian herbivore–plant interactions. En: *Plant–Animal Interactions*. Ed. W. G. Abrahamson, pp. 163–206. McGraw-Hill, NewYork.
- Llorens, E.M. 1995. Viewpoint: The state and transition model applied to the herbaceous layer of Argentina's caldén forest. *Journal of Range Management* 48:442-447.
- Mazzarino, M., M. Bertiller, C. Sain, P. Satti y F. Coronato. 1998. Soil nitrogen dynamics in northeastern Patagonia steppe under different precipitation regimes. *Plant and Soil* 202:125-131.
- Milchunas, D.G. y W.K. Lauenroth. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63:327-366.
- Milton, S., W. Dean, M. du Plessis y W. Siegfried. 1994. A conceptual model of arid rangeland degradation. *BioScience* 44:70-76.
- Montaña, C., E. Ezcurra, A. Carrillo y J.P. Delhoume. 1988. The decomposition of litter in grasslands of northern Mexico: a comparison between arid and non-arid environments. *Journal of Arid Environments* 14: 55-60.
- Mooney, H.A. y S.L. Gulmon. 1982. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. *BioScience* 32: 198-206.
- Moore, R.P. 1962. Tetrazolium as a universally accepted quality test for viable seed. *Proceedings of the International Seed Testing Association* 27: 795–805.
- Moorhead, D.L. y J.F Reynolds. 1989. Mechanisms of surface litter mass loss in the northern Chihuahuan desert: a reinterpretation. *Journal of Arid Environments* 16:157-163.
- Moretto, A.S. y R.A. Distel. 1997. Competitive interactions between palatable and unpalatable grasses native to a temperate semi-arid grassland in Argentina. *Plant Ecology* 130:155-161.
- Moretto, A.S. y R.A. Distel. 2003. Decomposition of and nutrient dynamics in leaf litter and roots of *Poa ligularis* and *Stipa gynerioides*. *Journal of Arid Environments* 55:503-514.
- Mtambanengwe, F. y H. Kirchmann. 1995. Litter from a tropical savanna woodland (Miombo): Chemical composition ad C ad N mineralization. *Soil Biology and Biochemistry*. 27:1639-1651.

- Mun, H.T. y W.G. Whitford,. 1998. Changes in mass and chemistry of plant roots during long-term decomposition on a Chihuahuan Desert watershed. *Biology and Fertility of Soils* 26:16-22.
- Nagel, J.M. y K.L. Griffin. 2001. Construction cost and invasive potential: Comparing *Lythrum salicaria* (Lythraceae) with co-occurring native species along pond banks. *American Journal of Botany* 88:2252-2258.
- Noy-Meir, I. and B. Walker.1986. Stability and resilience in rangelands. En: *Rangelands: a resource under siege*. Eds. P. Joss, P. Lynch y O. Williams, pp 21-25. Aust Acad Sci, Camberra, Australia.
- Oestertag, R. y S.E. Hobbie. 1999. Early stages of root and leaf decomposition in Hawaiian forest: effects of nutrient availability. *Oecologia* 121:564–573.
- Olsen, S. R. y L. Dean.1965. Phosphorus. En: *Methods of Soil Analysis, Part 2*. Ed. C.A., pp 1044-1047. Black American Society of Agronomy, Madison. USA.
- Olson, J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331.
- Pastor, J., M.A. Stillwell y D. Tilman. 1987. Little bluestem litter dynamics in Minnesota old fields. *Oecologia* 72:327-330.
- Perez, M.T., M.A. Gomez y M.A. Sagardoy. 1987. Cambios en la densidad de los microartrópodos y de las bacterias en un suelo de la zona semiárida que contiene restos de *Eragrostis curvula* (Schrad.) Nees como agregado orgánico. *Anales de Edafología y Agrobiología* 46:559-568.
- Perez-Harguindeguy, N., Z. Díaz, J.H.C Cornelissen, F. Vendramini, M. Cabido yA. Castellanos. 2000. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* 218: 21-30.
- Pisani, J.M., R.A. Distel y E.E. Bontti. 2000. Diet selection by goats on a semi-arid shrubland in central Argentina. *Ecología Austral* 10:103-108.
- Poorter, H y M. Bergkotte. 1992. Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Cell and Environment* 15:221–229.
- Pugnaire, F.I. y F.S. Chapin. 1993. Controls over nutrient resorption from leaves evergreen Mediterranean species. *Ecology* 74:124-129.
- Raison, R.J., M.J. Connell y P.K. Khanna. 1987. Methodology for studying fluxes of soil mineral-N in situ. *Soil Biology and Biochemistry* 19:521-30.
- Reich, P.B., M.B. Walters y D.S. Ellsworth.1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62:365–392.
- Rice, E.L. 1984. Allelopathy. 2nd edición. Academic Press, Orlando. USA. pp 316.
- Rosenthal J. P. y P. M. Kotanen .1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 9:145–8.

- Rúgolo de Agrasar, Z.E., P.E. Steibel y H.O. Troiani. 2005. Manual ilustrado de las Gramíneas de la Provincia de La Pampa. UNLPam/UNRC.
- Ryser, P. y H. Lambers. 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.
- Ryser, P. 1996. The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasted grasses. *Functional Ecology* 10: 717-723.
- Ryser, P. y U. Aeschlimann. 1999. Proportional dry-mass content as an underlying trait for the variation in relative growth rate among 22 Eurasian populations of *Dactylis glomerata* s.l. *Functional Ecology* 13: 473-482.
- Schaefer, D., Y. Steinberger y W.G. Whitford. 1985. The failure of nitrogen and lignin control of decomposition in a North American desert. *Oecologia* 65:382-386.
- Schlaepfer, B. y P. Ryser,. 1996. Leaf and root turnover of three ecologically contrasting grass species in relation to their performance along a productivity gradient. *Oikos* 75:398-406.
- Schulte, E.E. y B.G Hopkins. 1996. Estimation of soil organic matter by weight loss-on-ignition. En: *Soil Organic Matter: Analysis and Interpretation*, Ed. F. Magdoff, pp. 21-31. Madison: American Society of Agronomy Inc. Publishers.
- Seastedt, T.R. 1988. Mass, nitrogen, and phosphorous dynamics in foliage and root detritus of tallgrass prairie. *Ecology* 69:59-65.
- Simms, E.L. 1992. Costs of plant resistance to herbivory. En: *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens*. Eds R. Fritz y E. Simms, pp. 392–425. University of Chicago Press, Chicago.
- Singh, J.S. y P.S. Yadava. 1974. Seasonal variation in composition, plant biomass, and net primary productivity of a tropical grassland at Kurukshetra, India. *Ecological Monographs* 44:351-376.
- Strauss, S.Y. y A.A. Agrawal. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 14:179–85.
- Suffling, R. y D. Smith. 1974. Litter decomposition studies using mesh bags: spillage, inaccuracies and the effects of repeated artificial drying. *Canadian Journal of Botany* 52:2157-63.
- Swift, M.J., O.W. Heal y J.M. Anderson. 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. pp 372.
- Thomas, H. y J.L. Stoddart. 1980. Leaf senescence. *Annual Review of Plant Physiology* 31:83-111.
- Urquiaga, S., G. Cadish, B.J. Alves, R.M. Boddey y K.E. Giller. 1998. Influence of decomposition of tropical forage species on the availability of soil nitrogen. *Soil Biology & Biochemistry* 30 (14):2099-2106.

- Van Arendonk, J.C. y M.H Porter. 1994. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant Cell Environment* 17:963-970.
- Van der Meijden E., H. Wijn y J.Verkaar. 1988. Defence and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores. *Oikos* 51:355–63.
- Van Vuuren, M., F. Berendse y W. De Visser. 1993. Species ad Site differences in the decomposition of litters ad roots from wet heathlands. *Canadian Journal of Botany* 71:167-173.
- Vitousek, P. y P. Matson. 1985. Disturbance, N-availability and N-losses: An experimental study in an intensively managed loblolly pine plantation. *Ecology* 66:1360-1376.
- Vitousek, P.1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist* 119:553-572.
- Vivanco, L. y A.T. Austin. 2006. Intrinsic species effects on leaf litter and root decomposition: a comparison of temperate grasses from North and South America. *Oecologia* 150:97-107.
- Wedderburn, M.E. y J. Carter. 1999. Litter decomposition by four functional tree types for use in silvopastoral systems. *Soil Biology and Biochemistry* 31:455-461.
- Wedin, A. y D. Tilman. 1990. Species effects on nitrogen cycling: a test with perennial grasses. *Oecologia* 84:433-441.
- Wedin, D.A. 1995. Species, nitrogen, and grassland dynamics: the constraint of stuff. En: *Linking Species and Ecosystems*. Eds. C.G. Jones y L.H. Lawton, pp. 253-262. Chapman & Hall, New York.
- Wedin, D.A. 1999. Nitrogen availability, plant-soil feedbacks and grassland stability. En: *People and Rangelands Building the Future*. Eds. D. Eldridge & D. Freudenberger, pp. 193-197. Townsville: Proceedings of the VI International Rangeland Congress, Volume 1, Townsville, Australia.
- Westoby, M., B. Walker y I. Noy-Meir. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42:266-74.
- Wilson, P.J., K. Thompson y J.G. Hodgson. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143:155-162.
- Yuan, Z.Y., L.H. Li, X.G. Han, S.Q. Wan y W.H. Zhang. 2005. Variation in nitrogen economy of two *Stipa* species in the semiarid region of northern China. *Journal of Arid Environment* 61:13–25.