

Mejoramiento del pastizal en el ecotono austral de la Región Pampeana y el Caldenal

Tesis presentada para optar al título de Magíster en Ciencias
Agrarias de la Universidad Nacional del Sur



Tesista: Ing. Agr. Gastón Puthod

Director de tesis: Dr. Roberto Distel

Año 2018

Prefacio

Esta tesis se presenta como parte de los requisitos para optar al grado académico de Máster en Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semiárida (CERZOS) durante el periodo comprendido entre el 1 de Abril de 2015 y el 31 de enero de 2018, bajo la dirección del Dr. Roberto A. Distel, Profesor Titular del Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur.

Gastón Puthod

gastonputhod@gmail.com

Bahía Blanca, enero 2018

Universidad Nacional del Sur
Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

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

Agradecimientos

Esta tesis fue posible gracias al aliento y apoyo de muchas personas. Agradezco sinceramente a mi director, Dr. Roberto A. Distel, que permitió mi crecimiento en el plano académico y científico. A mis compañeros de oficina y laboratorio Dr. Alejandro Loydi y Lic. Andrés García por su colaboración y enseñanza. Al personal del Laboratorio de Nutrición Animal del Departamento de Agronomía de la UNS que me recibieron sin dudarlos. Al CERZOS y Departamento de Agronomía de la UNS, por haberme facilitado las instalaciones para trabajar como el uso de laboratorios, oficinas, maquinarias, además de vehículos y el campo utilizado como área de estudio. La realización de esta tesis fue posible gracias al otorgamiento de una beca por parte de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CIC). A los muchos que me acompañaron a tomar datos de campo o analizar datos registrados en el mismo. Por último, a todos mis amigos que, consciente o inconscientemente, me acompañaron en este proceso. A mi familia, por su cariño y apoyo incondicional.

Resumen

Desde el comienzo de la actividad agropecuaria en el ecotono austral de la Región Pampeana y el Caldenal, los cambios de uso de la tierra han provocado la degradación del pastizal prístino. En términos de composición florística, la situación queda reflejada en la escasa representatividad o ausencia de las gramíneas perennes preferidas (GPP). La importancia de restaurar el pastizal al menos en partes de estas tierras radica en su conservación, y al rol que podría tener en la alimentación del ganado doméstico. La hipótesis de trabajo de mi tesis establece que la baja riqueza de especies y abundancia relativa de GPP en pastizales del ecotono austral de la Región Pampeana y el Caldenal, se debe a la escasa disponibilidad de semillas para el establecimiento de nuevos individuos y al sobrepastoreo de las plantas establecidas. Para la prueba de hipótesis, en un sitio representativo del pastizal en estudio se cuantificó el banco de semillas del suelo, se determinó el establecimiento de GPP a lo largo de dos ciclos anuales de crecimiento luego de un evento de adición de semillas de cinco especies del grupo, y se comparó la respuesta productiva de *Nassella neesiana* sin defoliar y defoliada a intensidad alta o baja. La disponibilidad de semillas germinables de GPP en el banco del suelo fue similar a las del grupo de gramíneas perennes no preferidas, y en ambos casos menor a las del resto de las especies (gramíneas anuales y dicotiledoneas), aunque la mayor parte (83%) de las semillas germinables del primer grupo (GPP) estuvo concentrada en dos especies. El agregado de semillas de GPP resultó en el establecimiento exitoso de una especie (*Poa ligularis*) únicamente. La intensidad de defoliación alta afectó en forma negativa la producción de biomasa aérea y subterránea y la producción de semilla de *N. neesiana*. En general los resultados obtenidos fueron consistentes con la hipótesis que la baja representación de las GPP en pastizales del ecotono austral de la Región Pampeana y del Caldenal se debe a la baja disponibilidad de semillas en el banco del suelo y al sobrepastoreo de las plantas establecidas.

Palabras clave: pastizales, defoliación, gramíneas perennes preferidas, banco de semillas del suelo, degradación, mejoramiento.

Abstract

Since the beginning of agricultural activities in the austral ecotone of the Región Pampeana and the Caldenal, land use change has caused rangeland degradation. In floristic terms, degradation is reflected in the scarcity or even absence of preferred perennial grasses (PPG). The importance of rangeland restoration at least in part of the land is because conservation purposes, and also for domestic livestock feeding. The hypothesis of my thesis is that low species richness and relative abundance of PPG in the austral ecotone of the Región Pampeana and the Caldenal, is due to low seed availability for seedling recruitment and overgrazing of established plants. To test the hypothesis, in a representative site of the studied rangeland I quantified soil seed bank, determined PPG establishment along two annual growing cycles after seed addition of five PPG, and compared the productive responses of *Nassella neesiana* without defoliation and defoliated at high or low intensity. Germinable seed availability of PPG in the soil bank was similar to that of non-preferred perennial grasses, and lower than the rest of species (annual grasses and dicotyledonous species), although most (83%) of the germinable seeds of PPG were accounted by two species. Seed addition of PPG resulted in successful establishment of one species (*Poa ligularis*) only. High defoliation intensity was detrimental for above-belowground biomass and seed production of *N. neesiana*. In general the results were in agreement with the hypothesis that low species richness and relative abundance of PPG in the studied rangeland, is due to low seed availability for seedling recruitment and overgrazing of established plants.

Keywords: rangelands, defoliation, preferred perennial grasses, soil seed bank, degradation, restoration.

Índice general

Contenido

Capítulo 1

Introducción General	1
Descripción del problema	1
Antecedentes sobre el tema	2
Hipótesis y Objetivos.....	9
Área de estudio	10
Geología y suelos.....	10
Clima.....	10
Vegetación.....	11
Sitio de muestreo	11

Capítulo 2

Análisis del banco de semillas, y adición de semillas como práctica de mejoramiento del pastizal	13
Introducción	13
Materiales y Métodos	14
Resultados	17
Discusión	25

Capítulo 3

Respuesta de <i>Nassella neesiana</i> a diferentes intensidades de defoliación.....	28
Introducción	28
Materiales y Métodos	30
Resultados	33
Discusión	41

Capítulo 4

Conclusión general, proyecciones y pautas generales de manejo del pastizal	45
--	----

Bibliografía	49
--------------------	----

Índice de Figuras

- Figura 2.1.** Biomasa aérea acumulada a nivel de grupo de especies al inicio del experimento. GPP: gramíneas perennes preferidas, GPNP: gramíneas perennes no preferidas y OTRAS SPP.: gramíneas anuales y dicotiledóneas. Cada valor representa el promedio de los 10 pares de parcelas experimentales. La línea por encima de la barra representa +1 desvío estándar de los datos.....18
- Figura 2.2.** Disposición de las parcelas muestreadas en el espacio de los dos primeros componentes principales del ACP. En negro se marcan las parcelas con agregado de semillas y en blanco las parcelas sin agregado de semillas. ●○: censos de octubre de 2015, ▲▲: censos de diciembre de 2015, □■: censos de diciembre de 2016.....21
- Figura 2.3.** Histograma de distribución de frecuencias de las parcelas con y sin agregado de semillas a lo largo de la función discriminante. Las barras rayadas representan las parcelas sin agregado de semillas y las negras las parcelas con agregado de semillas.....22
- Figura 2.4.** Biomasa aérea acumulada a nivel de grupo de especies al final del experimento (diciembre de 2017). GPP: gramíneas perennes preferidas, GPNP: gramíneas perennes no preferidas y OTRAS SPP.: gramíneas anuales y dicotiledóneas. Cada valor representa el promedio de 20 parcelas experimentales. La línea por encima de la barra representa +1 error estándar de la media de los datos. Para la biomasa Total, y dentro de cada grupo florístico, letras distintas indican diferencia significativa ($p \leq 0,05$).....24
- Figura 3.1.** Producción de biomasa aérea de *Nassella neesiana* bajo distintos tratamientos de defoliación (T: testigo, BI: baja intensidad de defoliación, AI: alta intensidad de defoliación) y de competencia (C: con competencia, NC: sin competencia). Los valores representan el promedio de 15 plantas. La línea por encima de la barra representa +1 error estándar de la media de los datos. Letras distintas indican diferencia significativa entre las medias comparadas ($p \leq 0,05$).....33
- Figura 3.2.** Cantidad de macollos por planta de *Nassella neesiana* para los dos niveles de competencia (C: con competencia, NC: sin competencia). Los valores representan el promedio de 45 plantas. La línea por encima de la barra representa +1 error estándar de la media de los datos. Letras distintas indican diferencia significativa ($p \leq 0,05$).....34
- Figura 3.3.** Cantidad de macollos por planta (A) y de biomasa por macollo (B) de *Nassella neesiana* bajo distintos tratamientos de defoliación (T: testigo, BI: baja intensidad de defoliación, AI: alta intensidad de defoliación) y de competencia (C: con competencia, NC: sin competencia). Los valores representan el promedio de 15 plantas. La línea por encima de la barra representa +1 error estándar de la

media de los datos. Letras distintas indican diferencia significativa entre las medias comparadas ($p \leq 0,05$).....35

Figura 3.4. Producción de biomasa radical de *Nassella neesiana* bajo distintos tratamientos de defoliación (T: sin defoliación, BI: baja intensidad de defoliación, AI: alta intensidad de defoliación), sin competencia de plantas vecinas. Los valores representan el promedio de 15 trampas de raíces (2,0 cm de diámetro x 5,8 cm de largo). La línea por encima de la barra representa +1 error estándar de la media de los datos. Letras distintas indican diferencia significativa entre las medias comparadas ($p \leq 0,05$).....36

Figura 3.5. Producción de semillas por planta de *Nassella neesiana* en función de los tratamientos de defoliación (T: sin defoliación, BI: baja intensidad de defoliación, AI: alta intensidad de defoliación) y competencia (C: con competencia, NC: sin competencia). Los valores representan el promedio de 15 plantas. La línea por encima de la barra representa +1 error estándar de la media de los datos. Letras distintas indican diferencia significativa ($p \leq 0,05$).....37

Figura 3.6. Producción de panojas por planta (A) y de semillas por panoja (B) de *Nassella neesiana* en los tratamientos sin defoliación con competencia (TC) y sin competencia (TNC). Los valores representan el promedio de 15 plantas. La línea por encima de la barra representa +1 error estándar de la media de los datos. Letras distintas indican diferencia significativa entre las medias comparadas ($p \leq 0,05$).....38

Figura 3.7. Elongación foliar promedio de la última hoja aparecida en el macollo de *Nassella neesiana*, en función de la temperatura media diaria de exposición, para determinar la temperatura base.....39

Índice de Tablas

Tabla 2.1. Listado de especies presentes en el pastizal al inicio del experimento. GPP: perenne preferida; GPNP: perenne no preferida; OTRAS SPP.: gramíneas anuales y dicotiledóneas	18
Tabla 2.2. Densidad de semillas germinables en los primeros 10 cm del suelo. Cada valor es la media de 20 muestras. GPP: perenne preferida; GPNP: perenne no preferida; OTRAS SPP.: gramíneas anuales y dicotiledóneas. Para cada fecha, las medias con letra diferente difieren ($p < 0,05$) entre sí.	19
Tabla 2.3. Densidad de semillas germinables de cada especie presente en el banco del suelo. Cada valor es el promedio de 20 mediciones y dos fechas de muestreo (marzo 2016 y agosto 2016)	19
Tabla 2.4. Coeficiente de las diferentes especies en la función discriminante. Los valores negativos se asocian con parcelas sin agregado de semillas, y los positivos con parcelas con agregado de semillas.....	22
Tabla 2.5. Densidad de plantas establecidas en las parcelas experimentales con y sin agregado de semillas en diciembre 2016 (transcurridos 21 meses desde el agregado de semillas). Cada valor es el promedio de 10 mediciones \pm 1 desvío estándar.....	23
Tabla 3.1. Concentración de proteína, fibra y lignina de <i>Nassella neesiana</i> para los diferentes tratamientos de defoliación (AI: alta intensidad, BI: baja intensidad, T: testigo sin defoliación). PB: proteína bruta; FDN: fibra detergente neutro; FDA: fibra detergente ácido; LDA: lignina detergente ácido; LIG: lignina. Los valores corresponden a muestras compuestas del material cosechado, y son el promedio de análisis realizados por quintuplicado.....	39

Capítulo 1

Introducción general

Descripción del problema

Los pastizales constituyen sistemas complejos, muy diversos y variables en el espacio y en el tiempo (Hooper *et al.*, 2005). Cuando se los utiliza para la producción animal, el disturbio causado por el pastoreo puede influenciar en forma marcada la estructura y funcionamiento de los mismos (Mc Naughton, 1983). Uno de los cambios más notables se observa en la composición botánica, producto del reemplazo de gramíneas perennes preferidas (GPP) por gramíneas perennes no preferidas (GPNP) y/o especies anuales (Westoby *et al.*, 1989; Briske, 1991). Las GPP son de mayor valor nutritivo que las GPNP, en términos de energía, proteína y minerales (Cerqueria *et al.*, 2004; Distel *et al.*, 2005). Por otro lado, luego de un disturbio (Ej., fuego) el rebrote de las GPNP pierde calidad rápidamente, por lo que el tiempo de utilización de las mismas es breve (Distel *et al.*, 2005).

En la región pampeana los cultivos agrícolas y/o forrajeros han reemplazado en gran medida a los pastizales (Soriano, 1992). No obstante, en la parte austral de la región los pastizales han permanecido en áreas con características edáficas (Ej., escasa profundidad de suelo) que impiden el laboreo de los suelos, y en tierras abandonadas al cultivo en forma temporal o permanente. Se los utiliza comúnmente para el pastoreo del ganado, y no constituyen una excepción en cuanto al reemplazo de las especies mencionado anteriormente. Se los observa comúnmente dominados por GPNP y/o Otras spp. (gramíneas anuales y dicotiledoneas herbáceas), lo cual impacta en forma negativa en su receptividad ganadera.

Las preguntas que se intentan responder con el presente trabajo de tesis realizado en un pastizal del ecotono austral de la Región Pampeana y el Caldenal fueron: (1) ¿Cuál es el nivel de disponibilidad de semillas germinables de GPP en el banco del suelo, (2) ¿La eliminación de la vegetación establecida seguida del

agregado de semillas de GPP resulta en el establecimiento exitoso de nuevos individuos de este grupo de especies?, y (3) ¿Cómo afecta la intensidad de defoliación la productividad de biomasa y de semillas de las GPP?.

Antecedentes sobre el tema

Los pastizales, con y sin presencia de especies leñosas, ocupan aproximadamente dos tercios de la superficie terrestre y proveen alimento al ganado silvestre y doméstico (FAOSTAT, 2017). En Argentina los pastizales ocupan alrededor de 174 millones de hectáreas, lo cual representa aproximadamente el 75% de la superficie continental del país, contribuyendo de manera significativa en la alimentación de numerosas cabezas de ganado (Deregibus, 1988).

El cambio de uso de la tierra puede impactar en forma marcada sobre la vegetación. Tal es el caso del reemplazo de pastizales por cultivos agrícolas o forrajeros y de animales silvestres por ganado doméstico. En el primer caso, de producirse el abandono del cultivo de la tierra, lo cual es frecuente en ambientes áridos y semiáridos, varios factores pueden potencialmente influenciar la dinámica de la vegetación post-abandono del cultivo.

La vegetación existente en el lugar durante el periodo de cultivo determina en buena medida las especies presentes al comienzo del abandono (Milton, 1995). Comúnmente se trata de especies ruderales (*sensu* Grime, 2001), caracterizadas por ciclos de vida cortos (típicamente anual), adaptadas para colonizar ambientes que presentan condiciones favorables para el crecimiento en forma intermitente. Otras características de las especies ruderales son el alto potencial de crecimiento y de producción de semillas. También la vegetación presente en áreas aledañas contribuye al *pool* de especies presentes al comienzo del abandono, particularmente si las especies presentan mecanismos de dispersión que les permiten alcanzar nuevas zonas (Mouquet *et al.*, 2003). Por otra parte, la escasez de semillas de ciertas especies puede limitar la sucesión vegetal (Foster, 2002). Un buen ejemplo de limitación del progreso sucesional por insuficiencia de

semillas lo constituyen los pastizales disturbados del Valle Central de California (Seabloom *et al.*, 2003). En estos pastizales, la escasez de semillas de GPP contribuye a la persistencia de comunidades dominadas por gramíneas exóticas anuales.

La competencia entre las plantas por recursos, si bien puede que sea menos frecuente en los ambientes áridos o semiáridos que en los ambientes húmedos, no por eso es menos importante como mecanismo determinante de la composición botánica de las comunidades (Fowler, 1986). Cuando la competencia interespecífica es a nivel de plántulas, en general se espera que las GPP prevalezcan en la competencia con las GPNP y las especies anuales, y que con el progreso del tiempo aumenten su abundancia en la comunidad (Corbin y D'Antonio, 2004; Distel *et al.*, 2008). No obstante, la identidad de las especies y el contexto ambiental pueden determinar un resultado diferente. Por ejemplo, en condiciones de baja temperatura del suelo al momento de establecimiento de las plántulas, la gramínea anual *Bromus tectorum* presenta una mayor habilidad en la competencia por agua que la gramínea perenne *Agropyron spicatum*, pero similar a la gramínea perenne *Agropyron desertorum* (Harris y Wilson, 1970).

Al comienzo del periodo de abandono del cultivo la alta disponibilidad de nutrientes, particularmente Nitrógeno, favorece el crecimiento y la dominancia de las especies anuales (Bazzaz, 1979). Pero, comúnmente la tasa de absorción de nutrientes supera a la tasa de liberación de los mismos por descomposición de la biomasa, generando una deficiencia temporaria de nutrientes (Vitousek, 1983). Dichas condiciones limitan la expresión del potencial de crecimiento y de producción de semillas de las especies anuales, aunque favorecen el crecimiento y la reproducción de las gramíneas perennes, dado el menor requerimiento de nutrientes de las mismas. Dicho proceso subyace en la dinámica de la vegetación luego del abandono del cultivo, pudiendo resultar en el reemplazo de especies anuales por gramíneas perennes. Una forma de alterar dicha dinámica es

mediante fertilización con Nitrógeno, lo cual tiende a perpetuar la dominancia de las especies anuales (Mc Lendon y Redente, 1991, 1992).

El pastoreo del ganado doméstico constituye un determinante primario de la composición botánica de los pastizales (Milchunas *et al.*, 1988; Westoby *et al.*, 1989). A intensidades de pastoreo creciente comúnmente se observa el reemplazo de GPP por GPNP y/o especies anuales (Briske, 1991; Archer y Smeins, 1991). Si bien las GPP pueden presentar mayor habilidad competitiva que las GPNP (Moretto y Distel, 1997) debido a características que promueven un crecimiento rápido tales como alto contenido de nitrógeno en hojas, alta área foliar específica y baja densidad de tejidos (Poorter y Garnier, 1999), el pastoreo intenso y selectivo de las mismas relaja la competencia (Moretto y Distel, 1999) favoreciendo el establecimiento y la dominancia de las GPNP (Moretto y Distel, 1998). Además, el pastoreo selectivo de las GPP puede agotar el banco de semillas y producir la extinción localizada de las mismas (O'Connor, 1991). Se alcanza así un estado de degradación del pastizal que resulta difícil de revertir mediante la disminución o aún la completa eliminación del pastoreo (Noy-Meir and Walker, 1986; Westoby *et al.*, 1989). La reversibilidad de un estado dominado por GPNP a un estado dominado por GPP requeriría de un disturbio distinto (Ej., fuego, disturbio mecánico) al causante del cambio (Distel, 2013).

Las plantas, a lo largo de la historia evolutiva han desarrollado mecanismos de evitación y de tolerancia a la herbívora (Lindroth, 1989; Briske, 1991). Los mecanismos de evitación reducen la probabilidad y la cantidad de biomasa removida por defoliación, mientras que los mecanismos de tolerancia aumentan la habilidad de la planta para crecer y recuperarse luego de un evento de defoliación. Ejemplos de mecanismos de evitación son la acumulación y producción de compuestos secundarios tóxicos y/o astringentes, espinas, aguijones, silificación celular, esclerificación de las hojas y desarrollo de tejidos meristemáticos basales. Mientras que en el caso de la tolerancia se puede citar la capacidad fotosintética, de generación de macollas y de translocación de fotoasimilados desde los órganos

basales hacia los puntos de crecimiento. Los mecanismos de evitación se relacionan de manera negativa con la preferencia animal (Laca *et al.*, 2001), mientras que los mecanismos de tolerancia lo hacen de manera positiva (Augustine y McNaughton, 1998). Debido a que los mecanismos de evitación compiten por recursos disponibles para el crecimiento, debería esperarse una menor tolerancia a la defoliación en las plantas que los posean (van der Meijden *et al.*, 1988; Herms y Mattson, 1992; Simms, 1992). No obstante, el potencial de tolerancia a la defoliación está modulado por la disponibilidad de recursos (agua, nutrientes), y por la intensidad de pastoreo en términos de severidad (cantidad de biomasa removida) y frecuencia de defoliación (Hilbert *et al.*, 1981; Maschinski and Whitham, 1989; Oesterheld y McNaughton, 1991).

El crecimiento de las gramíneas depende de variables morfogenéticas (tasa de aparición de hojas, tasa de elongación foliar, vida media foliar), que determinan los procesos de intercepción lumínica - asimilación (fotosíntesis) y pérdida de carbono (respiración), y de partición de asimilados a órganos aéreos y subterráneos (Monteith, 1972). Dentro de éstos, la asimilación y la partición de carbono son los procesos con mayor influencia sobre la producción primaria.

Los procesos fisiológicos y morfogenéticos que determinan la producción de tejido foliar están modulados por factores de carácter ambiental y genotípico, variables que controlan su magnitud y dinámica estacional. Las condiciones ambientales afectan en forma directa el proceso de asimilación de carbono, particularmente la temperatura, la radiación incidente y el nivel de nutrición mineral e hídrica. Los dos primeros factores definen su variación estacional, mientras que los últimos afectan la magnitud del mismo (Labreveux, 1998). La influencia es ejercida a través de un efecto directo sobre el desarrollo del área foliar, y sobre la cantidad de radiación interceptada capaz de ser convertida en tejido vegetal.

La temperatura ejerce su efecto a través de la influencia sobre las tasas metabólicas de los procesos. Generalmente la respuesta de los procesos a la temperatura es lineal en el rango comprendido entre la temperatura base

(temperatura a la cual el proceso de asimilación es mínimo o nulo) y una temperatura óptima (a la cual se alcanza la máxima velocidad). Por encima de la temperatura óptima, la velocidad del proceso considerado se reduce hasta alcanzar un mínimo en el límite de temperatura máxima (Treharne y Nelson, 1975). Si bien la forma de la curva de respuesta de la asimilación de carbono a la temperatura no varía, los valores de temperatura mínima, óptima y máxima, cambian en función de la especie y del ambiente térmico en el cual crecieron las hojas (Charles-Edwards *et al.*, 1971).

Las variaciones en las condiciones climáticas que ocurren durante el crecimiento de las gramíneas perennes, sumados a los cambios en el estado de desarrollo de las plantas (vegetativo, reproductivo), determinan variaciones en la partición de asimilados a órganos aéreos y subterráneos. Los asimilados poseen varios destinos potenciales pudiendo ser utilizados en los centros de actividad meristemática, para producir nuevo tejido y crecer, o ser acumulados como reservas (Robson *et al.*, 1988). Su ubicación definitiva dependerá de la relación fuente-destino, la cual está principalmente determinada por la actividad de los destinos (Gifford y Evans, 1981). En las gramíneas, durante una gran parte del año, los principales destinos lo constituyen los meristemas responsables del crecimiento de los órganos foliares y de las raíces. La proporción de carbono asignado a raíces decrece generalmente durante la primavera, coincidentemente con los períodos de activo crecimiento y alrededor de la etapa reproductiva (Parsons y Robson, 1981). La defoliación produciría un efecto similar, priorizando el uso de los asimilados en la recuperación del área foliar (Briske y Richards, 1995; Ferraro y Oosterheld, 2002; Frank *et al.*, 2002).

En síntesis, los flujos de crecimiento y muerte de tejido foliar ocurren en forma simultánea y continua. Bajo condiciones nutricionales e hídricas no limitantes dichos flujos son determinados por las condiciones ambientales, particularmente temperatura y radiación, y por el genotipo. Desde un punto de vista ecofisiológico este funcionamiento involucra procesos de intercepción lumínica, asimilación de

carbono y respiración (Parsons, 1988). Los mismos definirán la oferta de asimilados para asistir la demanda potencial requerida por las plantas para el crecimiento y el desarrollo de sus órganos aéreos y subterráneos (Lemaire y Gastal, 1997).

Las áreas de vegetación natural del sudoeste de la provincia de Buenos Aires comprenden pastizales del Caldenal, pastizales serranos del Sistema Ventania, pastizales pampeanos australes, y ecotonos entre dichas unidades de vegetación (Cabrera, 1976). El principal uso de los pastizales es para la producción bovina, y su importancia como fuente de alimentación del ganado aumenta a medida que las condiciones edáficas y climáticas se tornan más limitantes. En la actualidad los pastizales de la Argentina por lo general presentan un grado de degradación media a severa, atribuible en gran parte al pastoreo intenso y continuo en combinación con sequía (Fundación Vida Silvestre Argentina, 2017). Como consecuencia, la receptividad ganadera está reducida, haciendo necesaria la búsqueda de alternativas técnicas que permitan el mejoramiento del pastizal.

En el ecotono austral de la Región Pampeña y el Caldenal, con el inicio de la actividad agropecuaria el pastizal que ocupaba ambientes con menos limitaciones edáficas (particularmente mayor profundidad de suelo) fue reemplazado por cultivos de cosecha (trigo principalmente) o para pastoreo (avena y sorgo) (Loewy *et al.*, 2015). Desde entonces una práctica común es el abandono del cultivo por periodos prolongados de tiempo, durante el cual la superficie se usa para el pastoreo del ganado. Tal lo esperado, al comienzo de la sucesión vegetal secundaria hay un establecimiento rápido de gramíneas y dicotiledóneas herbáceas anuales, y un establecimiento más lento de gramíneas perennes. No obstante, y debido a la escasez de semillas y/o sobrepastoreo, la evolución a un pastizal diverso dominado por GPP no llega a concretarse. En poco tiempo estas tierras son invadidas y dominadas por GPNP, las cuales constituyen comunidades estables, de muy bajo valor forrajero y de escasa receptividad ganadera (INTA

Bahía Blanca, 2017). Un reemplazo similar de especies ocurre en ambientes no incorporados al cultivo por escasa profundidad de suelo.

Si bien en el ecotono austral de la Región Pampeña y el Caldenal se está promoviendo la siembra de pasturas perennes (pasto llorón, mijo perenne, agropiro) para sustentar la producción ganadera, existen motivos para justificar el mejoramiento del pastizal al menos en parte de las tierras abandonadas al cultivo y en los ambientes con escasa profundidad de suelo. Uno de los motivos primarios es el mejoramiento del pastizal con fines de conservación, pero también existen motivos productivos. Entre los últimos están la adaptación de las especies nativas al ambiente local, la época del año en la que aportan forraje (otoño-invierno-primavera), y la diversidad de las mismas. Lo último aumenta y estabiliza la producción, contribuyendo a la resiliencia del sistema (Hooper *et al.*, 2005). Además, y desde el punto de vista de la nutrición animal, la ingestión de los nutrientes requeridos en la proporción adecuada es más probable en un pastizal diverso que en una pastura monofítica (Distel y Villalba, 2007).

Hipótesis y Objetivos

La hipótesis de trabajo propuesta es que la baja riqueza de especies y abundancia relativa de GPP en pastizales del ecotono austral de la Región Pampeana y el Caldenal, se debe a la escasa disponibilidad de semillas para el establecimiento de nuevos individuos y al sobrepastoreo de las plantas establecidas.

Dicha hipótesis implica las siguientes predicciones:

1. Las gramíneas perennes preferidas están escasamente representadas en el banco de semillas del suelo.
2. La remoción de la vegetación establecida seguido de la adición de semillas de gramíneas perennes preferidas resulta en el establecimiento exitoso de las mismas.
3. La defoliación intensa disminuye la productividad aérea y subterránea y la producción de semillas de *N. neesiana* (GPP).

En función de las predicciones, los objetivos específicos del trabajo de tesis fueron:

1. Cuantificar el banco de semillas germinables del suelo antes de la germinación de las especies otoño-invierno-primaverales (fines de verano) y antes de la germinación de las especies estivales (fines de invierno).
2. Determinar el establecimiento de gramíneas perennes preferidas luego de la eliminación de la vegetación establecida seguida de adición de semillas de las mismas.
3. Evaluar la producción de biomasa aérea y radical y la producción de semillas de *N. neesiana* (GPP) en respuesta a distintos niveles de severidad y frecuencia de defoliación. Adicionalmente determinar la temperatura base, el filocrono y la calidad nutritiva de la misma, con el fin de enriquecer la interpretación de los resultados.

Área de estudio

El área de estudio corresponde a un nivel de planación general, que se extiende desde el pie del Sistema Ventania (400msnm) hasta la ruptura de la pendiente que marca el contacto con las terrazas marinas (60msnm). Dicha llanura esta surcada por cursos de agua permanentes y paleocauces, que generan un relieve ondulado y determinan diferentes tipos de suelo.

Geología y suelos

De acuerdo a Sánchez y Amiotti (1991) los suelos de la región varían en función de tres unidades geomorfológicas:

- Los suelos de los “planos interfluviales”, o superficies extendidas del nivel de planación general, comprenden la mayor parte del área de estudio. Son suelos moderadamente profundos a someros, lo cual está determinado por la presencia de un horizonte petrocálcico. Algunos suelos presentan un solum lavado de carbonatos, y un horizonte cálcico encima de la tosca. Otros son calcáreos en todo el perfil, sin horizonte cálcico. Son suelos moderadamente fértiles, de texturas medias, desarrollados sobre sedimentos eólicos loésicos.
- Los suelos presentes en las ladera de valles o planos altos conforman las vertientes de las geoformas fluviales funcionales y no funcionales. Pertenecen al orden de los molisoles o entisoles. Son suelos de textura más gruesa que los anteriores, y también presentan un horizonte petrocálcico que determina profundidades que varían desde unos pocos centímetros (afloramiento de tosca) hasta más de 1 metro.
- En las llanuras de inundación hay presencia de suelos aluviales (hidromórficos), salinos y sódicos.

Clima

El clima de la región es templado-semiárido, con estaciones térmicas bien diferenciadas. La temperatura media anual del aire es de 15°C, siendo la

temperatura media del mes más cálido (enero) de 23°C y la del mes más frío (julio) de 8°C. El número medio de días con heladas es de 35, y se concentran en el periodo junio-agosto. Los vientos predominantes son del sector N-NW. La mayor intensidad se registra en los meses de primavera y verano, cuando el aumento de la velocidad y frecuencia pueden desencadenar procesos erosivos importantes. Las precipitaciones totalizan en promedio 553 mm por año (CV= 26 %) (1901-2014), se concentran en otoño y primavera, y le otorgan a la región un clima de carácter subhúmedo seco o de transición (según la clasificación climática de Thornthwaite) (Mormeneo y Castellví, 2001). Según la Bolsa de Cereales de Bahía Blanca, en el periodo de estudio, las precipitaciones estuvieron por encima de lo normal, totalizando 769, 653 y 805 mm para los años 2015, 2016 y 2017, respectivamente.

Vegetación

La flora corresponde al Distrito Pampeano Austral de la Provincia Fitogeográfica Pampeana, en su transición con el Distrito del Caldén de la Provincia del Espinal (Cabrera, 1971). La vegetación dominante es la estepa gramínea, constituyendo el pastizal de flechillas la comunidad climax. La nomenclatura utilizada en este trabajo sigue a Cialdella *et al.* (2007) y Flora Argentina (2017).

La fisonomía original de la vegetación es la estepa de gramíneas, denominada localmente “flechillar”. El género más destacado es *Nassella*, pero también abundan especies de los géneros *Piptochaetium*, *Melica*, *Briza* y *Poa*. Dentro del género *Nassella*, algunas especies son GPP (Ej., *N. clarazii*, *N. tenuis*, *N. neesiana*), y otras son GPNP (Ej., *N. trichotoma*, *N. filiculmis*, *N. tenuissima*). Otras GPNP importantes pertenecen al género *Amelichloa*: *A. ambigua* y *A. caudata*. El grupo de GPNP es denominado localmente “pajas”.

Sitio de muestreo

El estudio se llevó a cabo en el establecimiento “Napostá”, administrado por el Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur, ubicado 35 km al norte de la ciudad de Bahía Blanca (38° 25' 42" L S, 62° 17' 22" L O, 170 msnm),

Dentro de un área abandonada al cultivo y sin pastoreo por un periodo de 10 años se seleccionó y cercó un sitio representativo de pastizal de aproximadamente 1 ha, donde se realizaron las tareas conducentes a la prueba de la hipótesis de trabajo. El sitio se corresponde con un relieve de media loma, con pendientes del 2 al 4%, y gran heterogeneidad en la profundidad del suelo.

Capítulo 2

Análisis del banco de semillas, y adición de semillas como práctica de mejoramiento del pastizal

Introducción

El banco de semillas es un componente clave para la persistencia de las comunidades, particularmente cuando están sujetas a disturbios (Thompson, 1987; Bakker *et al.*, 1996; Thompson, 2000; Klaus *et al.*, 2018). En general, las especies más abundantes en el banco de semillas del suelo son las que más probabilidades tienen de establecerse luego de algún evento de estrés o disturbio, estando esto sujeto además a la disponibilidad de sitios seguros para el crecimiento y la supervivencia de las plántulas emergidas (Olf y Ritchie, 1998).

Los factores de estrés y disturbio pueden alterar el banco de semillas del suelo (Simpson *et al.*, 1989; Fenner y Thompson, 2005). El pastoreo, disturbio característico de los pastizales, cuando no se lo controla de manera adecuada produce cambios en la abundancia de las especies y en la producción de semillas, alterando la densidad, riqueza y composición del banco de semillas del suelo (Watt y Gibson, 1988; Oesterheld y Sala, 1990; Bertiller, 1992; Milberg, 1995; Peco *et al.*, 1998; Márquez *et al.*, 2002; Kassahun *et al.*, 2009). En los pastizales sobrepastoreados las gramíneas perennes preferidas (GPP) están comúnmente pobremente representadas en la vegetación establecida (Morici *et al.*, 2003) y en el banco de semillas (O'Connor y Pickett, 1992). Debido a ello, un aumento en la abundancia de GPP requiere de la implementación de prácticas activas de mejoramiento (Society for Ecological Restoration, 2004). Entre las prácticas posibles de usar se encuentra el agregado de semillas de GPP dominantes en las comunidades de pastizal previo su degradación (Tilman, 1997; Wilsey y Polley, 2003; Lawson *et al.*, 2004).

En el caso particular de pastizales invadidos por gramíneas perennes no preferidas (GPNP), el agregado de semillas de GPP debe ir acompañado de la

aplicación de un disturbio que elimine o debilite las GPNP establecidas. El disturbio es condición necesaria por el tamaño que comúnmente desarrollan las GPNP, y la elevada acumulación de biomasa en pie y mantillo (Wilsey y Polley, 2003), ya que esta situación reduce la disponibilidad de sitios seguros para el establecimiento de plántulas. Además, el mantillo es refugio de plagas predatoras de semillas y plántulas, y puede contener compuestos químicos inhibidores de la germinación (Hulme 1996, Edwards y Crawley, 1999). Por ejemplo, el disturbio mecánico de GPNP en un pastizal degradado del sur del Caldenal, seguido del agregado de semillas de *Poa ligularis* (GPP), resultó en el establecimiento exitoso de la última especie y en el mejoramiento del pastizal (Distel *et al.*, 2008). En otros pastizales, sin presencia de GPNP, el disturbio por pastoreo acompañado del agregado de semillas de especies pobremente representadas en las comunidades alcanzó para el establecimiento exitoso de las mismas (Martin y Wilsey, 2006).

Los objetivos del estudio desarrollado en el presente capítulo fueron (1) cuantificar el banco de semillas del suelo antes de la germinación de las especies otoño-invierno-primaverales (fines de verano) y antes de la germinación de las especies estivales (fines de invierno), y (2) determinar el establecimiento de plántulas de GPP luego de un evento de eliminación de la vegetación establecida seguido de la adición de semillas de las mismas.

Materiales y Métodos

En marzo de 2015, se seleccionaron y marcaron en forma permanente 10 pares de parcelas (3 x 3 m cada una) en el sitio de estudio, que sirvieron como unidades experimentales (N=20). Las parcelas se aparearon con el fin de contrarrestar la variabilidad en la vegetación establecida y en el tipo y profundidad del suelo. La profundidad de suelo efectiva, es decir, aquella a la cual las raíces pueden explorar se midió con un “pinche” de acero, introduciéndolo en el suelo mediante presión manual hasta llegar a la tosca. La profundidad promedio del suelo fue de 84 cm, y en ningún caso estuvo por debajo de los 55 cm de profundidad.

Al inicio del estudio, la vegetación presente en cada parcela se caracterizó mediante un listado de especies y la estimación de la abundancia relativa de GPP, GPNP y Otras spp. (gramíneas anuales y dicotiledóneas). Para lo último se cosechó la biomasa aérea (cortando al ras del suelo) en un marco de 2 x 0,5 m ubicado en el centro de cada parcela, separando por grupo de especies. Finalmente, el material cosechado se secó en estufa (55°C) hasta peso constante.

Para dar cumplimiento al objetivo 1, a fines de verano e invierno se evaluó el banco de semillas germinables del suelo siguiendo la metodología detallada en Thompson y Grime (1979). En cada una de las 20 unidades experimentales (10 pares de parcelas de 3 x 3 m) se tomaron cuatro muestras de suelo con un cilindro de 3,5 cm de diámetro, hasta 10 cm de profundidad, en: marzo 2015, inmediatamente antes de la germinación de las especies otoño-invierno-primaverales, y agosto 2016 inmediatamente antes de la germinación de las especies primavero-estivales. En el laboratorio, las cuatro muestras de suelo provenientes de cada unidad experimental se mezclaron formando una muestra compuesta, la cual se esparció en una bandeja formando una capa de suelo de aproximadamente 1 cm de espesor. Finalmente las bandejas se depositaron en un invernadero donde recibieron condiciones propicias para la germinación de las semillas contenidas en el suelo. Para ello, se mantuvo la humedad del suelo a capacidad de campo y a una temperatura superior a 15°C. A partir de dicho momento, y por un periodo de cuatro meses, se registró la emergencia de plántulas a nivel de especie, cuya identificación se realizó mediante la observación de cotiledones y primeras hojas (Petetín y Molinari, 1982). Luego las especies fueron agrupadas en los tres grupos florísticos anteriormente mencionados: GPP, GPNP y Otras spp. Con los datos obtenidos se calculó la densidad de semillas germinables por metro cuadrado en cada parcela.

En cumplimiento del objetivo 2, las semillas de GPP a utilizar se recolectaron en la primavera y el verano precedentes al comienzo del trabajo, en áreas de la región de estudio excluidas al pastoreo. De las especies otoño-invierno-primaverales se cosecharon semillas de *Poa ligularis*, *Nasella clarazii*, *Nasella*

tenuis y *Piptochaetium napostaense*. En tanto de las especies primavero-estivales se cosecharon semillas de *Pappophorum caespitosum*. Las semillas de las especies otoño-invierno-primaverales se mantuvieron en bolsas de arpillera al aire libre durante todo el verano. De esta manera quedaron expuestas a oscilaciones térmicas que favorecen la ruptura de la dormición que presentan las semillas recién formadas (Distel *et al.*, 1992). Al final del verano se determinó el poder germinativo de las semillas, que fue de 55% para *P. ligularis*, 59 % para *P. napostaense*, 29% para *N. tenuis*, 19% para *N. clarazii* y 58% para *P. caespitosum*.

A comienzos del otoño 2015, en cada unidad experimental (parcela de 3 x 3 m) se delimitaron en forma permanente cuatro subparcelas (1 x 1 m). Seguidamente, en cada una de las mismas se procedió a eliminar toda la vegetación presente, y a remover superficialmente el suelo hasta dejarlo mullido y sin restos vegetales (coronas, raíces gruesas). Luego, en cada par de parcelas se asignó al azar la parcela en la que se realizaría la adición de semillas en cada una de las cuatro subparcelas. La parcela restante, que recibió el mismo disturbio pero permaneció sin agregado de semillas, sirvió de control. La adición de semillas (antecios) se realizó en forma manual en cada subparcela (1 x 1 m), a razón de 9 gramos por m² y por especie. Agregadas las semillas se esparció sobre las mismas una capa fina de mantillo con el fin de limitar el movimiento del suelo y el planchado del mismo por impacto del agua de lluvia. Lo mismo se hizo en cada subparcela de la parcela control. Las sub-parcelas se monitorearon en la primavera de 2015 (octubre y diciembre) y de 2016 (diciembre) con el fin de registrar el establecimiento de plántulas, tanto las originadas de semillas de las gramíneas perennes preferidas agregadas como las originadas de semillas naturalmente presentes en el banco del suelo. El conteo se realizó en un marco de 12x12 cm ubicado al azar en cada sub-parcela de 1x1 m. Con los datos obtenidos se calculó la densidad de plántulas establecidas por m² para las tres fechas de muestreo (octubre y diciembre de 2015, y diciembre 2016). Finalmente, en diciembre de 2017 se cosechó la biomasa aérea (cortando al ras del suelo) en una

unidad de muestreo circular (60 cm de diámetro) ubicada al azar en cada subparcela de 1 x 1 m, separando por grupo de especies. El material cosechado se secó en estufa (55°C) hasta peso constante.

Los datos de densidad de semillas en el banco del suelo se analizaron mediante pruebas t para muestras apareadas ($\alpha=0,05$), mientras que los datos de densidad de plantas establecidas en las parcelas con y sin agregado de semillas de GPP se analizaron mediante análisis de componentes principales (ACP). En el último caso se descartaron los datos de especies que aparecieron en menos del 10% de los registros, por considerarlas casuales. La matriz de datos bruta contó con 60 muestras y 18 variables (especies). Estos datos fueron llevados a porcentaje y transformados al $\ln(x+1)$ para mejorar la normalidad. El ACP se realizó empleando la matriz de covarianza. Posteriormente se realizó un análisis discriminante para evaluar diferencias entre parcelas sembradas ($n= 30$) y no sembradas ($n =30$), usando a las especies como variables predictoras. Por otra parte, la biomasa aérea a nivel de grupo de especies presente al inicio del experimento se sometió a un análisis descriptivo (media y desvío estándar), mientras que la biomasa aérea a nivel de grupo de especies y total presente al final del experimento se analizó mediante ANOVAs simples. Todos los análisis se realizaron empleando el programa Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2012).

Resultados

Al comienzo del estudio la biomasa aportada por las GPNP y Otras spp. (gramíneas anuales + dicotiledóneas), en conjunto y en promedio representó el 73% de la biomasa total. El resto de la biomasa fue aportada por las GPP, representadas principalmente por *N. neesiana* y *Eragrostis lugens* (Fig. 2.1). La Tabla 2.1 contiene el listado de especies de cada grupo (GPP, GPNP y Otras spp.).

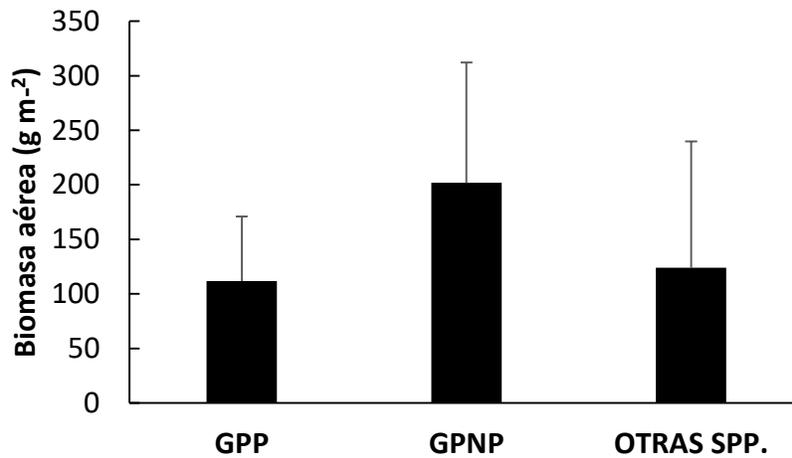


Figura 2.1. Biomasa aérea acumulada a nivel de grupo de especies al inicio del experimento. GPP: gramíneas perennes preferidas, GPNP: gramíneas perennes no preferidas y OTRAS SPP.: gramíneas anuales y dicotiledóneas. Cada valor representa el promedio de los 10 pares de parcelas experimentales. La línea por encima de la barra representa +1 desvío estándar de los datos.

Tabla 2.1. Listado de especies presentes en el pastizal al inicio del experimento. GPP: perenne preferida; GPNP: perenne no preferida; OTRAS SPP.: gramíneas anuales y dicotiledóneas.

GPP	GPNP	OTRAS SPP.	
<i>Nassella neesiana</i>	<i>Nassella tenuissima</i>	<i>Centaurea solstitialis</i>	<i>Solanum eleagnifolium</i>
<i>Nassella clarazii</i>	<i>Aristida pallens</i>	<i>Diptaxis tenuifolia</i>	<i>Baccharis ulicina</i>
<i>Eragrostis lugens</i>		<i>Petrorhagia nanteuilli</i>	<i>Baccharis crispa</i>
<i>Pappophorum caespitosum</i>		<i>Lolium multiflorum</i>	<i>Glandularia pulchella</i>
<i>Cynodon dactylon</i>		<i>Plantago lanceolata</i>	<i>Oxalis crysantha</i>
<i>Nassella tenuis</i>		<i>Coniza bonariensis</i>	<i>Pseudognaphalium gaudichaudianum</i>
<i>Jarava papposa</i>		<i>Rumex crispus</i>	<i>Bouteloua megapotamica</i>
		<i>Bromus catharticus</i>	<i>Trogopogon dubius</i>
		<i>Cirsium arvense</i>	<i>Digitaria californica</i>

La densidad de semillas germinables (totales y a nivel de grupo de especies) presentes en el banco del suelo no difirió ($p > 0,10$) entre las parcelas sembradas y no sembradas, en ambas fechas de evaluación (marzo 2015 y agosto 2016). Por otra parte, la densidad de semillas germinables de GPP y GPNP resultaron similares ($p > 0,05$) y menores ($p < 0,05$) que la densidad de semillas germinables de Otras spp., en ambas fechas de evaluación (Tabla 2.2).

Tabla 2.2. Densidad de semillas germinables a una profundidad de 10 cm del suelo. Cada valor es la media de 20 muestras. GPP: gramíneas perennes preferidas; GPNP: gramíneas perennes no preferidas; OTRAS SPP.: gramíneas anuales y dicotiledóneas. Para cada fecha, las medias con letra diferente difieren ($p < 0,05$) entre sí.

	Marzo 2015	Agosto 2016
	Semillas germinables m ⁻²	
GPP	1974 a	2650 a
GPNP	3430 a	4469 a
OTRAS SPP.	17722 b	33211 b
Error estándar de la media	810	2414

La Tabla 2.3 contiene la densidad de semillas germinables de cada especie presente en el banco del suelo.

Tabla 2.3. Densidad de semillas germinables de cada especie presente en el banco del suelo. Cada valor es el promedio de 20 mediciones y dos fechas de muestreo (marzo 2016 y agosto 2016).

Especie	Semillas m⁻²	Especie	Semillas m⁻²
<i>Avena barbata</i>	1403	<i>Pappophorum caespitosum</i>	207
<i>Bromus catharticus</i>	1611	<i>Panicum bergii</i>	155
<i>Nassella neesiana</i>	831	<i>Veronica persica</i>	311
<i>Eragrostis lugens</i>	727	<i>Bowlesia incana</i>	935
<i>Gamochoeta spicata</i>	6548	<i>Nassella tenuis</i>	51
<i>Centaurea solstitialis</i>	415	<i>Diploaxis tenuifolia</i>	51
<i>Stipa caudata</i>	51	<i>Salsola kali</i>	51
<i>Nassella tenuissima</i>	675	<i>Nassella clarazii</i>	51
<i>Nassella trichotoma</i>	2546	<i>Amilochloa ambigua</i>	51
<i>Hordeum leporinum</i>	103	<i>Ammi majus</i>	1299
<i>Stellaria media</i>	103	<i>Lithospermum arvense</i>	1559
<i>Conyza bonariensis</i>	1923	<i>Jarava plumosa</i>	103
<i>Medicago minima</i>	103	<i>Lolium multiflorum</i>	1091
<i>Sonchus oleraceus</i>	103	<i>Heteroteca subaxillaris</i>	51

El ACP realizado con los datos de densidad de plantas establecidas en las parcelas con agregado de semillas y sin agregado de semillas explicó un 38% de la varianza total empleando los dos primeros componentes principales, siendo estos valores mayores ($p < 0,05$) que los esperados por azar (Figura 2.2). El primer componente principal separó aquellas muestras con altas proporciones de las especies anuales *L. multiflorum* y *A. majus*, de las muestras con mayores abundancias de *N. neesiana*, *C. solstitialis* o *P. nanteuillii*. Por otra parte, el segundo componente separó a las muestras con mayores abundancia de *P. ligularis*. Esto generó una clara separación entre el grupo de parcelas con

agregado de semillas con respecto a las parcelas sin agregado de semillas, con la excepción que dos de las parcelas con agregado de semillas (parcela 3 y parcela 10) se ubicaron en la misma zona que las parcelas sin agregado de semillas.

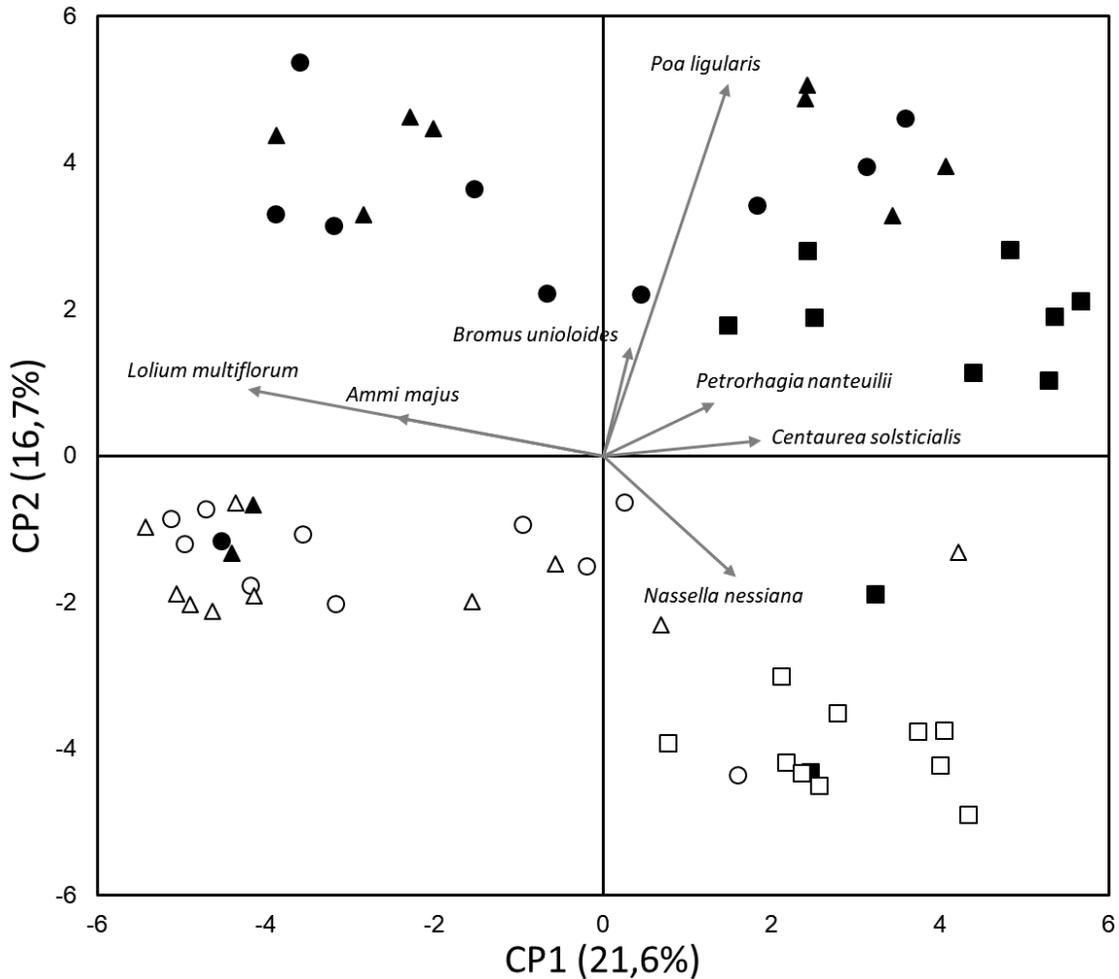


Figura 2.2. Disposición de las parcelas muestreadas en el espacio de los dos primeros componentes principales del ACP. En negro se marcan las parcelas con agregado de semillas y en blanco las parcelas sin agregado de semillas. ●○: censos de octubre de 2015, ▲▲: censos de diciembre de 2015, □■: censos de diciembre de 2016.

Consistente con los resultados del ACP, el análisis discriminante creó una función que separa a las parcelas con y sin agregado de semillas (Figura 2.3). La

variable más influyente para el grupo de parcelas con agregado de semillas fue *P. ligularis*, y para el grupo de parcelas sin agregado de semillas las variables más influyentes fueron *C. bonariensis* y *A. majus* (Tabla 2.4). Sin embargo, la reclasificación de las muestras falló en discriminar los pares de parcelas 3 y 10, en coincidencia con una escasa abundancia de *P. ligularis* en las parcelas con agregado de semillas en dichos pares.

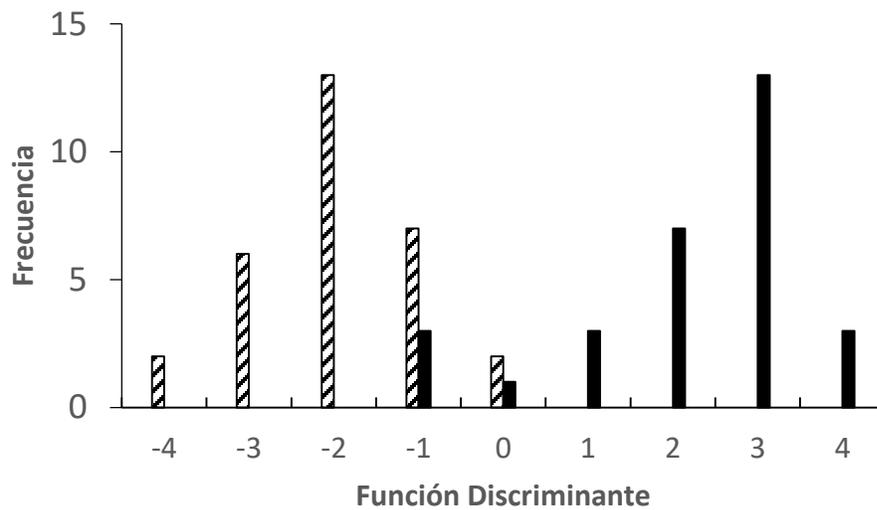


Figura 2.3. Histograma de distribución de frecuencias de las parcelas con y sin agregado de semillas a lo largo de la función discriminante. Las barras rayadas representan las parcelas sin agregado de semillas y las negras las parcelas con agregado de semillas.

Tabla 2.4. Coeficiente de las diferentes especies en la función discriminante. Los valores negativos se asocian con parcelas sin agregado de semillas, y los positivos con parcelas con agregado de semillas.

Especie	Función Discriminante
<i>Lolium multiflorum</i>	-0,029
<i>Poa ligularis</i>	1,127
<i>Ammi majus</i>	-0,132
<i>Conyza bonariensis</i>	-0,240
<i>Centaurea solstitialis</i>	0,069
<i>Petrorhagia nanteuilii</i>	0,059
<i>Nassella neesiana</i>	-0,101
<i>Avena barbata</i>	-0,106
<i>Bromus catharticus</i>	0,159
<i>Diplotaxis tenuifolia</i>	-0,039
<i>Gamochaeta sp.</i>	-0,108
<i>Centaurea solstitialis</i>	-0,107
<i>Baccharis ulicina</i>	0,004
<i>Solanum elaeagnifolium</i>	-0,005
<i>Nassella clarazii</i>	0,122
<i>Bowlesia incana</i>	0,039
<i>Lactuca serriola</i>	-0,094
<i>Nassella tenuissima</i>	-0,094

La Tabla 2.5 muestra la densidad final de plantas establecidas en el experimento de agregado de semillas.

Tabla 2.5. Densidad de plantas establecidas en las parcelas experimentales con y sin agregado de semillas en diciembre 2016 (transcurridos 21 meses desde el agregado de semillas). Cada valor es el promedio de 10 mediciones \pm 1 desvío estándar.

Parcelas con agregado de semillas		Parcelas sin agregado de semillas	
Especie	Plantas m ⁻²	Especie	Plantas m ⁻²
<i>Centaurea solstitialis</i>	47 \pm 65	<i>Conyza bonariensis</i>	40 \pm 37
<i>Poa ligularis</i>	246 \pm 140	<i>Nassella neesiana</i>	48 \pm 35
<i>Nassella neesiana</i>	31 \pm 49	<i>Lactuca serriola</i>	3 \pm 7
<i>Petrorhagia nanteuillii</i>	16 \pm 26	<i>Diploaxis tenuifolia</i>	7 \pm 12
<i>Baccharis ulicina</i>	10 \pm 22	<i>Baccharis ulicina</i>	21 \pm 60
<i>Cirsium vulgare</i>	2 \pm 5	<i>Petrorhagia nanteuillii</i>	5 \pm 11
<i>Avena barbata</i>	5 \pm 11	<i>Centaurea solstitialis</i>	36 \pm 51
<i>Carduus nutans</i>	1,7 \pm 5,3	<i>Nassella tenuissima</i>	5 \pm 8
<i>Diploaxis tenuifolia</i>	5,1 \pm 11,47	<i>Avena barbata</i>	21 \pm 23
<i>Solanum elaeagnifolium</i>	2 \pm 5	<i>Ammi majus</i>	9 \pm 19
<i>Conyza bonariensis</i>	7 \pm 17	<i>Nassella trichotoma</i>	2 \pm 5
<i>Ammi majus</i>	3 \pm 11	<i>Solanum elaeagnifolium</i>	2 \pm 5
<i>Lolium multiflorum</i>	68 \pm 86	<i>Bromus unioloides</i>	12 \pm 38

En diciembre de 2017 (luego de 33 meses del agregado de semillas) la biomasa total y de GPP fue mayor, y la de Otras spp. menor, en las parcelas con agregado de semillas que en las parcelas sin agregado de semillas (Figura 2.4). En el grupo GPP, *P.ligularis* contribuyó en promedio con el 90% de la biomasa, y *N. neesiana* con el resto.

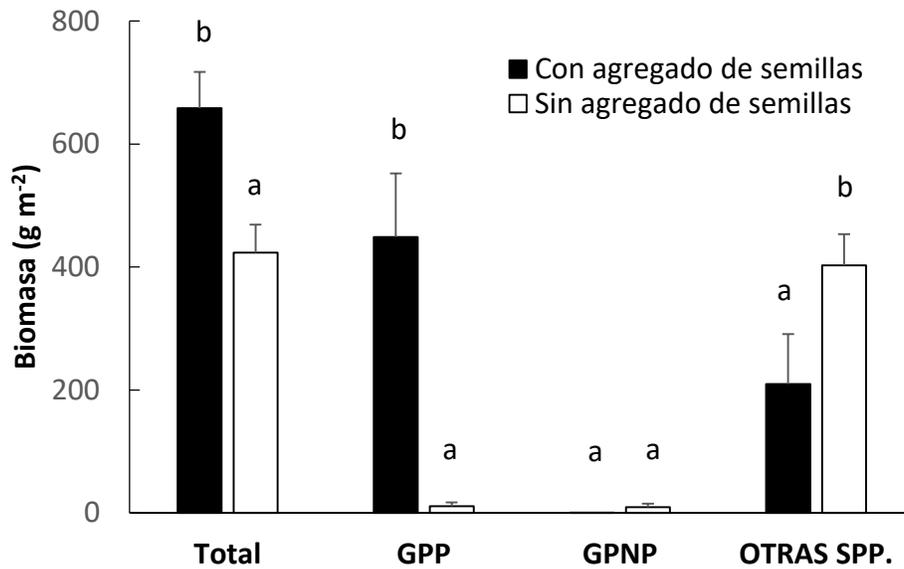


Figura 2.4. Biomasa aérea acumulada a nivel de grupo de especies al final del experimento (diciembre de 2017). GPP: gramíneas perennes preferidas, GPNP: gramíneas perennes no preferidas y OTRAS SPP.: gramíneas anuales y dicotiledóneas. Cada valor representa el promedio de 20 parcelas experimentales. La línea por encima de la barra representa +1 error estándar de la media de los datos. Para la biomasa Total, y dentro de cada grupo florístico, letras distintas indican diferencia significativa ($p \leq 0,05$).

Discusión

El pastizal del sitio de estudio presentó una relativamente baja representatividad de GPP, lo cual implicaría cierto grado de degradación de la vegetación. Estudios de la vegetación llevados a cabo en otros sitios de la región arribaron a conclusiones similares (Distel y Bóo, 1996; Long y Grassini, 1997, Loydi et. al., 2010; Distel, 2016). La pérdida de GPP y el incremento en GPNP y especies anuales constituye una observación común -evidente a simple vista- en los pastizales del ecotono austral entre el pastizal pampeano y el pastizal del Caldenal, razón por la cual los resultados obtenidos en el presente trabajo serían extrapolables a los pastizales de la región.

El pastizal estudiado mostró valores de densidad de semillas totales en el banco del suelo similar o levemente superiores a los hallados en trabajos realizados en otros pastizales de la región de estudio o de otras regiones de la República Argentina (Bertiller, 1992; Ghermandi, 1995; Loydi et. al., 2012). Discriminando en grupo de especies, los resultados fueron consistentes con la hipótesis de una baja representatividad de las GPP en la vegetación establecida y en el banco de semillas del suelo, en términos de riqueza de especies y abundancia relativa. La representatividad de las GPP en el banco de semillas del suelo (7,7% del total) estuvo mayormente limitada a dos especies solamente (*N. neesiana* y *E. lugens*); mientras que, el pastizal prístino era rico en GPP de los generos *Nassella*, *Piptochaetium*, *Melica*, *Briza* y *Poa* (Cabrera, 1976). La baja riqueza de especies en el banco de semillas del suelo, particularmente de GPP, constituye una evidencia de la degradación del pastizal (Kinucan y Smeins, 1992; Kinloch y Friedel, 2005; Kassahun et al., 2009; Morici et. al., 2009). Esta situación valida la necesidad de enriquecer el banco de semillas del suelo de las GPP, como alternativa para incrementar su representatividad en pastizales degradados.

Por otra parte, la remoción de la vegetación presente seguida del agregado de semillas de GPP, contrario a lo esperado resultó en el establecimiento exitoso de solo una de las especies sembradas, *P. ligularis*. La remoción del suelo (Bassett et. al., 2005), la eliminación de la competencia con la vegetación establecida (Gordon et. al., 1989; Harrington, 1991; Adams et. al., 1992; Foster y Gross, 1997), y la presencia de mantillo (Fowler, 1986; Donath y Eckstein, 2008), son factores que contribuyen en forma positiva al establecimiento de plántulas. Por lo tanto, es posible que la competencia de las especies anuales y/o de *P. ligularis* haya impedido el establecimiento del resto de las GPP sembradas. *Poa ligularis* reúne características (alto contenido de N foliar, alta área foliar específica y baja densidad tejidos; Flemmer y Distel, 2001) que promueven un crecimiento rápido (Flemmer y Distel, 2003), lo cual la habría favorecido en la competencia interespecífica.

Cuando la competencia interespecífica es a nivel de plántula, en general se espera que las gramíneas perennes prevalezcan en la competencia con las especies anuales, y que con el progreso del tiempo aumenten su abundancia en la comunidad (Corbin y D'Antonio, 2004). Inmediatamente después de un disturbio importante que elimine la vegetación establecida (tal como ocurrió en el presente estudio), la alta disponibilidad de recursos (nutrientes, agua) favorece a las especies anuales (Bazzaz, 1979). No obstante, con el paso del tiempo y la disminución en la disponibilidad de recursos, resultan favorecidas las gramíneas perennes. En dicho proceso subyace la dinámica de la vegetación post-disturbio, resultando en el reemplazo de especies anuales por gramíneas perennes. Dicho comportamiento se observó en *P. ligularis*, como lo puso en evidencia su amplia dominancia en las parcelas con agregado de semillas al final del estudio (diciembre 2017). No obstante, la identidad de las especies y el contexto ambiental pueden determinar un resultado diferente. Por ejemplo, en condiciones de baja temperatura del suelo al momento de establecimiento de plántulas, la gramínea anual *Bromus tectorum* presenta una mayor habilidad en la competencia por agua en comparación a la gramínea perenne *Agropyron spicatum*, pero similar a la gramínea perenne *Agropyron desertorum* (Harris y Wilson, 1970).

El alto potencial de exclusión competitiva de *P. ligularis* también se pondría de manifiesto en interacciones con GPNP. Por ejemplo, en un ensayo realizado en un pajonal del sur del Caldenal, la eliminación de la vegetación establecida (quema + disturbio mecánico) seguida del agregado de semillas de *P. ligularis* resultó en la exclusión competitiva de las pajas tanto de plántulas originadas a partir del banco de semillas del suelo como de plantas establecidas que sobrevivieron la quema y el disturbio mecánico, conviniendo un pajonal en un pastizal de *P. ligularis* (Distel *et al.*, 2008).

Capítulo 3

Respuesta de *Nassella neesiana* a diferentes intensidades de defoliación

Introducción

La defoliación es el mecanismo del pastoreo. Su intensidad está definida por dos variables. La severidad, determinada por la biomasa aérea removida, y la frecuencia, determinada por el intervalo de tiempo transcurrido entre dos defoliaciones sucesivas. En general las defoliaciones afectan en forma negativa el crecimiento, siendo menor el efecto cuanto mayor es el tiempo de recuperación entre eventos de defoliación y cuanto más adecuada es la disponibilidad de recursos para el crecimiento durante el periodo de recuperación (Ferraro y Oosterheld, 2002). La proporción de biomasa removida por la defoliación mantendría una relación inversa con el crecimiento, ya que a mayor severidad de defoliación menor es la disponibilidad de meristemas para iniciar el rebrote luego de la defoliación (Briske, 1991).

Asimismo, las defoliaciones pueden afectar en forma negativa la producción de raíces y su distribución en el perfil del suelo, lo cual es particularmente relevante en ambientes con limitaciones en recursos. La reducción de la biomasa radical con el incremento de la intensidad de defoliación (combinación de severidad y frecuencia de defoliación) es comúnmente observada a nivel de planta (McNaughton *et al.*, 1983; Richard, 1984; Ruess, 1988). Además de la biomasa, el largo de las raíces, la tasa de elongación y la ramificación de las mismas también pueden disminuir a causa de la defoliación (Evans, 1971; Dawson *et al.*, 2004; McInenly *et al.*, 2010). Si bien la disminución del crecimiento radical luego de una defoliación ha sido señalada como un mecanismo efectivo para la recuperación rápida del área foliar y del balance raíz : follaje (Richards, 1984), en situaciones de alta intensidad de pastoreo se produciría un debilitamiento del sistema radical, limitando la capacidad de exploración del suelo por recursos.

Las defoliaciones también pueden afectar en forma negativa la producción de semillas de las GPP, empobreciendo su representación en el banco de semillas del suelo (O'Connor y Pickett, 1992). Las GPP suelen estar caracterizadas por la alta longevidad de los individuos establecidos, reproducción obligada por semilla, relativamente baja producción de semillas grandes y banco de semilla transitorio, atributos que en condiciones de alta intensidad de pastoreo y sequía pueden provocar la extinción localizada de las mismas (O'Connor, 1991).

No obstante, los atributos morfológicos y fisiológicos de cada especie determinan el grado de tolerancia a la defoliación, que a la vez depende de la presión competitiva de plantas vecinas (Caldwell, 1984). Por ejemplo, *A. spicatum* toleró mejor una alta intensidad de defoliación sin competencia que con competencia de plantas vecinas (Mueggler, 1972). Similarmente, en pastizales del Caldenal y en años con lluvias normales, *S. clarazii* mostró mayor tolerancia a la defoliación sin competencia que con competencia de plantas vecinas de *S. trichotoma* (Distel *et al.*, 2007).

En los pastizales del ecotono austral de la Región Pampeana y el Caldenal, *Nassella neesiana* se presenta con alta frecuencia y abundancia en el pastizal pristino (Cabrera, 1971). Se trata de una gramínea perenne C₃, de ciclo otoño-invierno-primaveral (Flora Argentina, 2017). Las láminas foliares miden 25-30 cm x 2-3 mm, y las cañas florales pueden alcanzar 1 m de altura. Las bajas temperaturas invernales no dañan los tejidos pero disminuyen el crecimiento; mientras que, las altas temperaturas estivales detienen el crecimiento. Es una especie de vida media foliar relativamente alta (Labreveux, 1998). Posee semillas cleistógamas que se localizan en la base de los tallos de la planta, lo que le conferiría ventajas adaptativas en condiciones de pastoreo. Por otra parte, las semillas presentan un alto poder germinativo, y pueden permanecer viables transitoriamente en el banco del suelo (Muyt, 2001). *Nassella neesiana* es una especie preferida por el ganado, y ha sido clasificada como decreciente con incrementos en la intensidad de pastoreo (Formoso y Colucci, 2003; Rodríguez *et al.*, 2003; Altesor *et al.*, 2006).

El objetivo del estudio informado en el presente capítulo fue evaluar la producción de biomasa aérea, radical y de semillas de plantas de *N. neesiana* en respuesta a distintos niveles de severidad y frecuencia de defoliación. Adicionalmente, y a los efectos de enriquecer la interpretación de los resultados, se determinó la temperatura base (temperatura por debajo de la cual el crecimiento se detiene) y el filocrono (intervalo de tiempo entre la aparición de dos hojas sucesivas en un macollo, expresado en °C día) de misma. Si bien estos parámetros han sido medidos para *N. neesiana*, se trata de una especie con amplia diferenciación genética entre poblaciones (Vidal *et al.*, 2011), lo cual justifica su medición en el material en estudio. Con la misma intención se realizó una valoración de la calidad nutritiva de *N. neesiana*.

Materiales y Métodos

En marzo 2016, se seleccionaron y marcaron en forma permanente 90 plantas de *N. neesiana* de similar tamaño (8 cm de diámetro basal promedio) en el sitio de estudio. En primera instancia, todas las plantas recibieron un corte de limpieza (5 cm sobre el nivel del suelo) y se las protegió del daño por fauna silvestre a través de una malla de alambre reticulado (50mmx50mm) de 55 cm de diámetro y 40 cm de alto. Seguidamente se contó el número de macollos por planta. Luego las plantas se asignaron al azar a uno de seis tratamientos (n=15), resultantes de la combinación de dos factores aplicados a diferentes niveles: defoliación (tres niveles) y competencia (dos niveles). Los niveles de defoliación fueron de “alta intensidad” (AI; cuando las plantas alcanzaban 15 cm de altura se cortaban a 5 cm sobre el nivel del suelo), “baja intensidad” (BI; cuando las plantas alcanzaban 30 cm de altura se cortaban a 10 cm sobre el nivel del suelo), y “testigo” (T; sin cortes). Una intensidad de defoliación alta o baja implicaría una biomasa residual post-corte por debajo o a nivel del valor apropiado para la rápida recuperación de las plantas, y una frecuencia de defoliación insuficiente o suficiente para la recuperación de la plantas post-corte, respectivamente. Por otra parte, los niveles de competencia fueron “con competencia” (C, la vegetación establecida dentro de la jaula de protección permaneció intacta) y “sin competencia” (NC, la vegetación

establecida dentro de la jaula de protección se eliminó). En cada ocasión de la realización de cortes el material cosechado se secó en estufa a 60°C hasta peso constante.

Al final del ciclo anual de crecimiento (diciembre 2016) se contó el número de panojas por planta y el número de semillas por panoja sobre 5 panojas elegidas al azar, lo cual permitió calcular la producción de semillas por planta. Luego, cada planta recibió un corte a 5 cm sobre el nivel del suelo, incluida la vegetación espontánea dentro de las jaulas de protección en los tratamientos con competencia. Finalmente se contaron los macollos por planta.

La cuantificación de la producción de biomasa radical se realizó en plantas de *N. neesiana* que crecieron sin competencia únicamente, debido a la dificultad de discriminar raíces por especie en los tratamientos con competencia. Para ello, a fines del invierno se enterraron trampas de raíces (una por planta) en la zona de influencia radical de todas las plantas (N= 45), a 1 cm de la corona y a 5 cm de profundidad. Las trampas de raíces consistieron en tubos de plástico, con perforaciones, de 2 cm de diámetro x 5,8 cm de largo, rellenos con suelo libre de raíces. A fines de la primavera se retiraron los tubos, y las raíces contenidas en las mismas se separaron del suelo por lavado, flotación y tamizado, y finalmente se secaron en estufa a 60°C hasta peso constante.

La medición de la temperatura base y del filocrono de *N. neesiana* se realizó sobre cuatro plantas provenientes del sitio de estudio, en cámara de crecimiento y manteniendo la humedad del suelo a capacidad de campo durante todo el periodo de mediciones. Todas las plantas se expusieron a temperatura constante durante períodos de 21 días. La temperatura inicial fue de 10°C, y se fue aumentando de a 5°C en cada período consecutivo hasta alcanzar los 25 °C. La exposición lumínica inicial fue de 10 h por día, y se incrementó en 1 h con cada cambio de temperatura. Dichas condiciones térmicas y lumínicas son representativas de la marcha de las condiciones ambientales a las que comúnmente están expuestas las especies C3 durante su ciclo anual de crecimiento. En cada planta se

marcaron 5 macollos, sobre los que se realizaron mediciones semanales de largo de hoja en crecimiento y número de hojas totales, a lo largo de los 84 días que abarcó el periodo de observación. Para la determinación de la temperatura base se realizó una regresión lineal entre la tasa de elongación foliar y la temperatura promedio del periodo, y se prolongó la recta hasta cortar el eje x ($y=0$) quedando definida la temperatura base. Por otra parte, el filocrono se determinó mediante las sumas térmicas acumuladas en el periodo transcurrido entre la aparición de hojas sucesivas en el macollo. Para ello se calculó de manera diaria la temperatura disponible para crecimiento (a la temperatura media diaria se le restó la temperatura base de la especie) y se sumó a lo largo del intervalo de tiempo entre la aparición de hojas sucesivas. De esta manera se obtuvo la suma térmica en grados días de crecimiento dentro del intervalo. Con los datos de las hojas de cada macollo y el número de macollos se obtuvo el promedio por planta, y luego considerando el total de plantas se obtuvo el filocrono promedio de la especie expresado en °C día.

Para la valorización de la calidad nutritiva de *N. neesiana*, con la biomasa recolectada en cada tratamiento de corte (AI, BI, T) y secada a estufa se formó una muestra compuesta, y se molió con un molino Wiley (Thomas Scientific, Swedesboro, NJ. USA) utilizando una malla de 1 mm. El contenido de fibra detergente neutro (FDN), fibra detergente ácido (FDA), lignina detergente ácido (LDA) y lignina se determinó según el método de los detergentes, empleando la tecnología ANKOPM (Ankom Technology Corp., Fairpoint, NY, USA). En tanto el contenido de proteína cruda se obtuvo mediante la concentración de nitrógeno obtenida por el método macro-Kjeldahl, multiplicada por el factor 6,25. Todas las determinaciones químicas se realizaron por quintuplicado, y los resultados se expresaron sobre base seca (material secado a 105 °C durante 24 h). Estos resultados no fueron analizados estadísticamente ya que formaron parte de un comportamiento descriptivo de la especie en cuestión, con el simple objetivo de tener un valor orientativo de calidad nutricional para usar como referencia.

Los datos de biomasa aérea de *N. neesiana* se analizaron mediante un ANOVA de dos factores completamente aleatorizado; mientras que, los datos de biomasa radical y de la vegetación espontánea en los tratamientos con competencia se analizaron mediante un ANOVA de un factor completamente aleatorizado. El número de macollos por planta al final del ensayo se analizó mediante un ANOVA de dos factores completamente aleatorizado, usando el número de macollos por planta al inicio del experimento como covariable. Las medias se compararon mediante la prueba Tukey ($\alpha=0,05$). Los datos de biomasa radical, biomasa aérea por macollo y biomasa aérea total requirieron de transformación (raíz cuadrada los dos primeros casos y logaritmo natural en el último caso), para satisfacer los requerimientos de normalidad y de homocedasticidad de la varianza del ANOVA. Todos los análisis se realizaron empleando el programa Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2012).

Resultados

Producción de biomasa aérea

La producción de biomasa aérea por planta fue afectada ($p < 0,01$) por la defoliación y la competencia (Figura 3.1). Asimismo la interacción entre ambos factores tendió a ser significativa ($p=0,08$). Los tratamientos con defoliación (AI y BI) no tuvieron efecto de la competencia; mientras que, el testigo produjo menos biomasa con competencia de plantas espontáneas vecinas. Con competencia, la producción de biomasa aérea de *N. neesiana* en T y BI fue similar ($p > 0,05$), y mayor ($p < 0,05$) que en AI. Sin competencia, la producción de biomasa aérea de *N. neesiana* fue mayor ($p < 0,05$) en T que en BI y AI. La menor ($p < 0,05$) producción de biomasa aérea se registró en AI (Fig. 3.1).

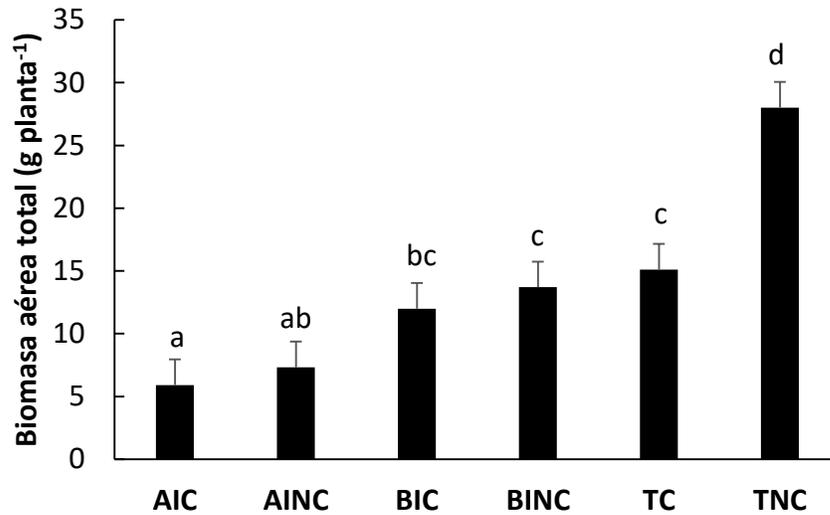


Figura 3.1. Producción de biomasa aérea de *Nassella neesiana* bajo distintos tratamientos de defoliación (T: testigo, BI: baja intensidad de defoliación, AI: alta intensidad de defoliación) y de competencia (C: con competencia, NC: sin competencia). Los valores representan el promedio de 15 plantas. La línea por encima de la barra representa +1 error estándar de la media de los datos. Letras distintas indican diferencia significativa entre las medias comparadas ($p < 0,05$).

La cantidad de macollos por planta al final del ensayo fue mayor ($p < 0,05$) sin competencia que con competencia de plantas vecinas (Figura 3.2), a todos los niveles de defoliación (Figura 3.3a); mientras que, los tratamientos de defoliación no afectaron ($p > 0,05$) la cantidad de macollos por planta (Figura 3.2A). Solo en el tratamiento AI, la menor cantidad de macollos por planta en condiciones de competencia con plantas espontáneas vecinas resultó en una mayor ($p < 0,05$) acumulación de biomasa por macollo (Figura 3.3B).

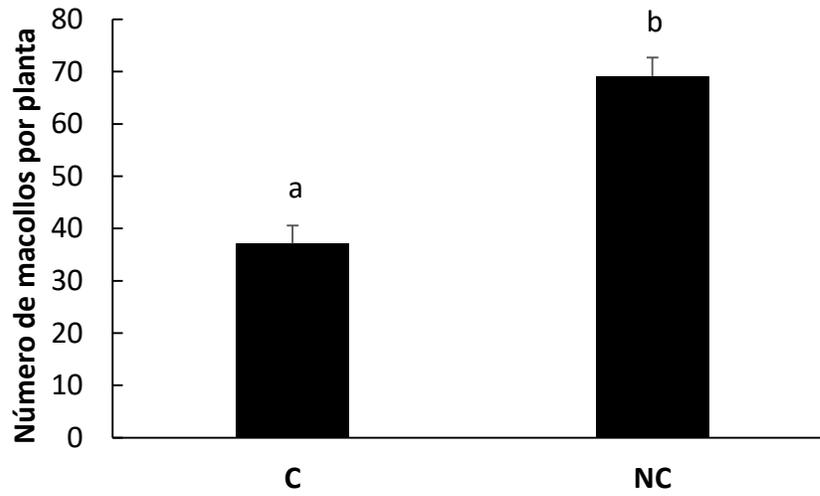


Figura 3.2. Cantidad de macollos por planta de *Nassella neesiana* para los dos niveles de competencia (C: con competencia, NC: sin competencia). Los valores representan el promedio de 45 plantas. La línea por encima de la barra representa +1 error estándar de la media de los datos. Letras distintas indican diferencia significativa ($p \leq 0,05$).

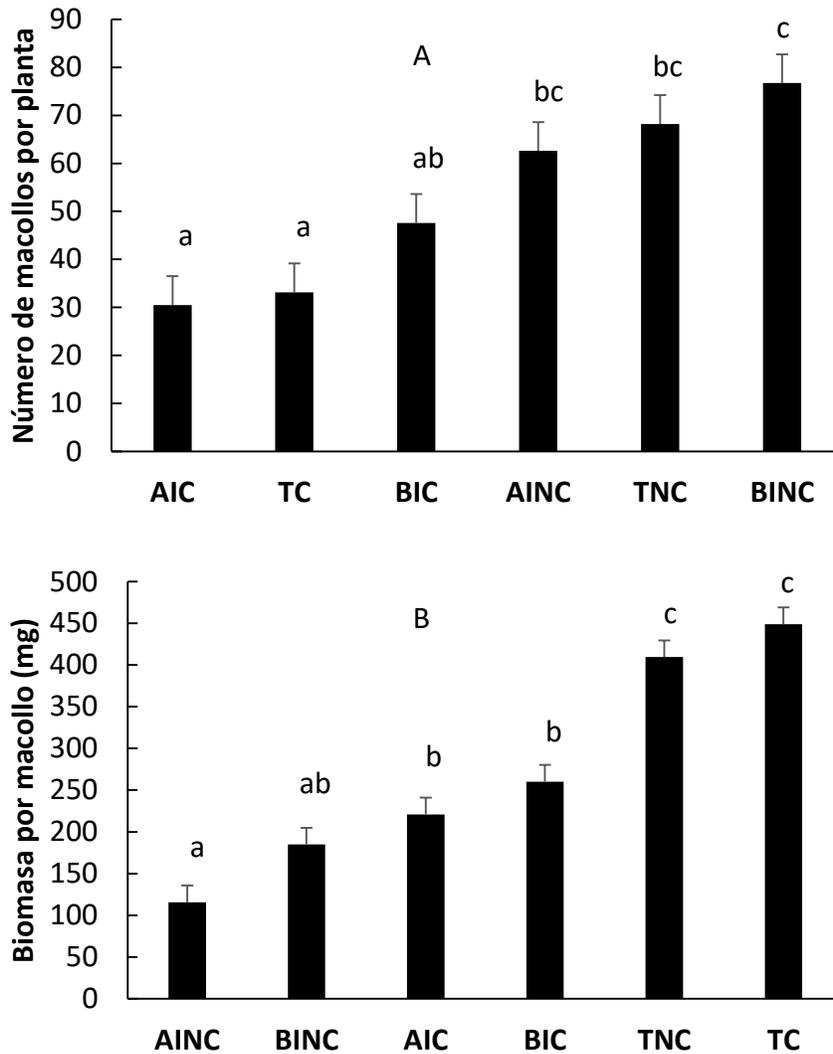


Figura 3.3. Cantidad de macollos por planta (A) y de biomasa por macollo (B) de *Nassella neesiana* bajo distintos tratamientos de defoliación (T: testigo, BI: baja intensidad de defoliación, AI: alta intensidad de defoliación) y de competencia (C: con competencia, NC: sin competencia). Los valores representan el promedio de 15 plantas. La línea por encima de la barra representa +1 error estándar de la media de los datos. Letras distintas indican diferencia significativa entre las medias comparadas ($p \leq 0,05$).

En los tratamientos con competencia la producción de biomasa de la vegetación espontánea creciendo en las jaulas de protección (55 cm de diámetro) no difirió entre niveles de defoliación ($p > 0,05$). Los valores promedios fueron 24,5 g, 30,8 g y 32,4 g (EEM=2,4 g), en AI, BI y T, respectivamente. La vegetación espontánea estuvo representada por gramíneas anuales y dicotiledóneas.

Producción de biomasa radical

La producción de biomasa radical fue reducida por los tratamientos de defoliación ($p < 0,01$), siendo máxima en T, intermedia en BI y mínima en AI (Fig. 3.4).

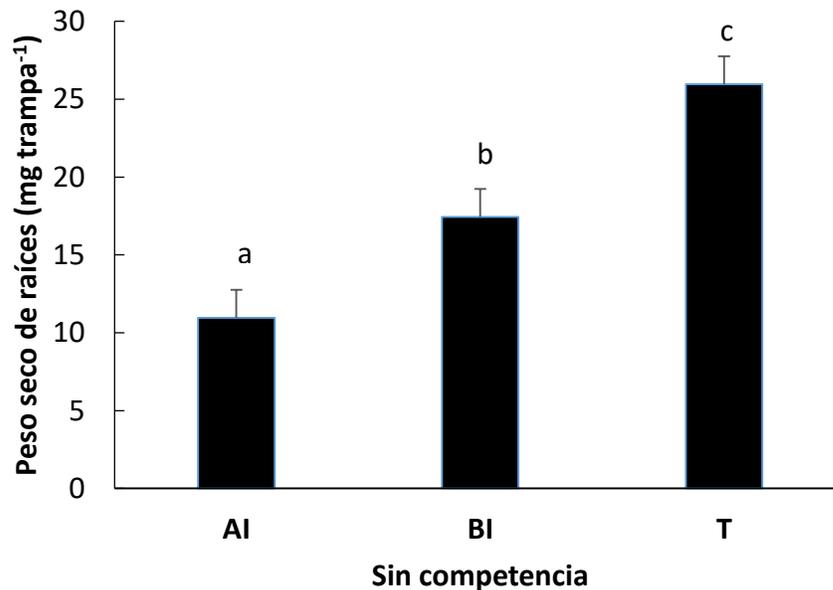


Figura 3.4. Producción de biomasa radical de *Nassella neesiana* bajo distintos tratamientos de defoliación (T: sin defoliación, BI: baja intensidad de defoliación, AI: alta intensidad de defoliación), sin competencia de plantas vecinas. Los valores representan el promedio de 15 trampas de raíces (2,0 cm de diámetro x 5,8 cm de largo). La línea por encima de la barra representa +1 error estándar de la media de los datos. Letras distintas indican diferencia significativa entre las medias comparadas ($p \leq 0,05$).

Producción de semillas

La producción de semillas por planta fue reducida por la defoliación ($p < 0,01$) y la competencia ($p < 0,01$) (Figura 3.5). Asimismo, la interacción entre ambos factores fue significativa ($p < 0,05$). La producción de semillas fue mayor en T que en BI y AI; mientras que, la competencia de la vegetación espontánea vecina impactó en forma negativa en T, pero no así en BI y AI (Figura 4). La cantidad de panojas por planta, y de semillas por panoja, fue superior en T sin competencia, que en T con competencia (Figura 3.6).

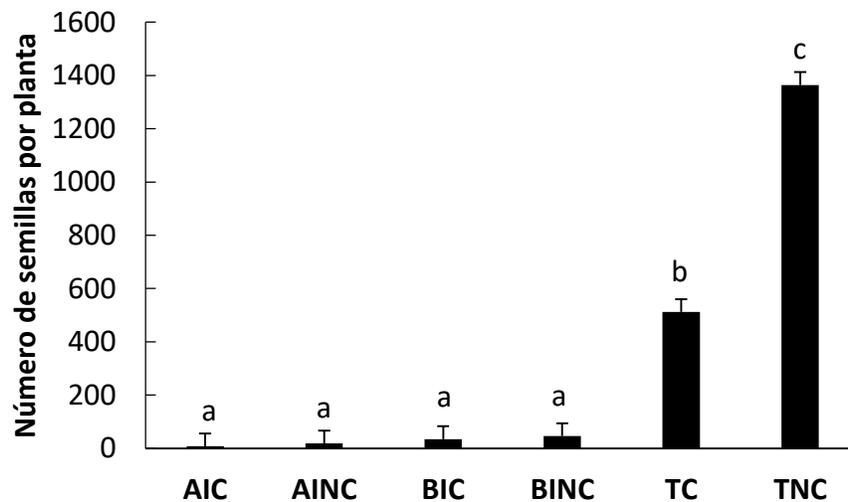


Figura 3.5. Producción de semillas por planta de *Nassella neesiana* en función de los tratamientos de defoliación (T: sin defoliación, BI: baja intensidad de defoliación, AI: alta intensidad de defoliación) y competencia (C: con competencia, NC: sin competencia). Los valores representan el promedio de 15 plantas. La línea por encima de la barra representa +1 error estándar de la media de los datos. Letras distintas indican diferencia significativa ($p \leq 0,05$).

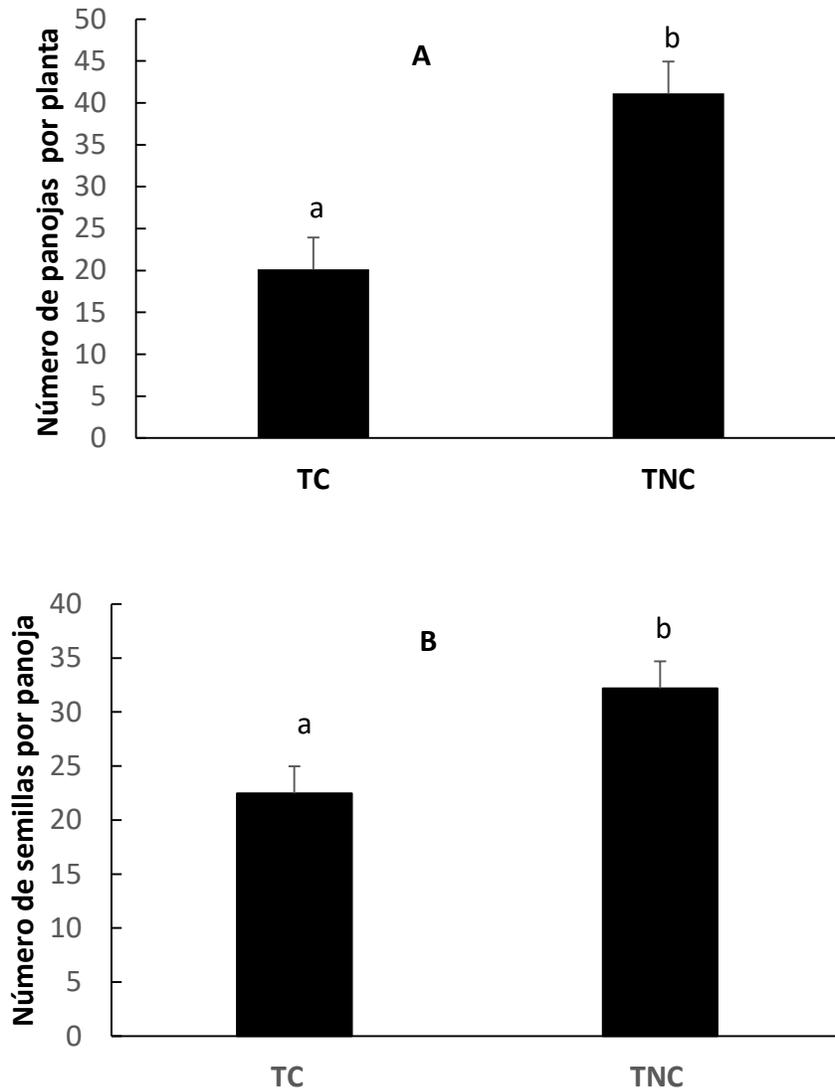


Figura 3.6. Producción de panojas por planta (A) y de semillas por panoja (B) de *Nassella neesiana* en los tratamientos sin defoliación con competencia (TC) y sin competencia (TNC). Los valores representan el promedio de 15 plantas. La línea por encima de la barra representa +1 error estándar de la media de los datos. Letras distintas indican diferencia significativa entre las medias comparadas ($p \leq 0,05$).

Temperatura base y filocrono

La temperatura base de la especie fue de 6,5°C (Figura 3.7), y su filocrono fue de 172,8 °C día.

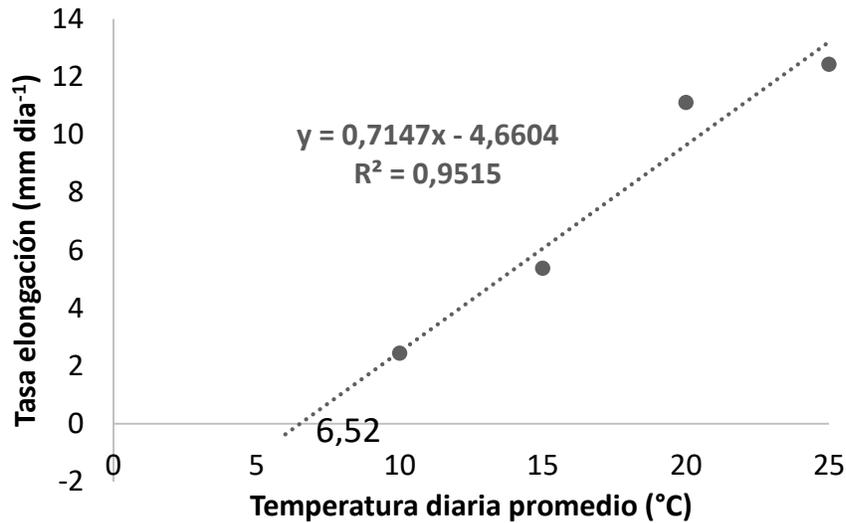


Figura 3.7. Elongación foliar promedio de la última hoja aparecida en el macollo de *Nassella neesiana*, en función de la temperatura media diaria de exposición, para determinar la temperatura base.

Calidad nutricional

Las defoliaciones mostraron una tendencia a mejorar la calidad nutricional de *N. neesiana* (Tabla 3.2). La mayor diferencia entre los tratamientos de defoliación se observó en el contenido proteico, que en AI fue 1,4 veces más que en BI y 4,4 veces más que en T. El contenido de fibra y lignina fue numéricamente similar en AI y BI, y menor que en T.

Tabla 3.1. Concentración de proteína, fibra y lignina de *Nassella neesiana* para los diferentes tratamientos de defoliación (AI: alta intensidad, BI: baja intensidad, T: testigo sin defoliación). PB: proteína bruta; FDN: fibra detergente neutro; FDA: fibra detergente ácido; LDA: lignina detergente ácido; LIG: lignina. Los valores corresponden a muestras compuestas del material cosechado, y son el promedio de análisis realizados por quintuplicado.

Tratamiento	PB	FDN	FDA	LDA	LIG
			%		
AI	15,0	66,7	30,9	3,3	2,3
BI	10,5	67,1	32,2	3,5	3,0
T	3,4	75,8	42,0	5,6	5,3

Discusión

Los resultados de producción de biomasa aérea y radical y de semillas de *N. neesiana* sugieren que el comportamiento decreciente de ambas en pastizales pastoreados del ecotono austral de la Región Pampeana y el Caldenal es atribuible al menos en parte al sobrepastoreo. El nivel de defoliación más intenso (AI) fue el que produjo el efecto más negativo en la producción de biomasa aérea y radical, y de semillas.

Si bien el efecto de la defoliación sobre la producción de biomasa aérea de *N. neesiana* fue el esperado, no fue así el efecto de la competencia que redujo la producción de biomasa aérea en el testigo sin defoliación, únicamente. Una explicación posible del efecto neutral de la competencia en los tratamientos de defoliación (AI y BI) es la identidad de las plantas espontáneas vecinas. En el caso en estudio fueron mayoritariamente especies anuales, que en general poseen menor habilidad competitiva en comparación con las especies perennes (Grime, 1977). Además, en los tratamientos con competencia la biomasa aérea acumulada de la vegetación espontánea no difirió entre los niveles de defoliación, sugiriendo que los recursos no fueron limitantes para sostener el crecimiento de *N. neesiana* y de las plantas vecinas. Por otra parte, en el tratamiento T el esfuerzo

reproductivo fue mayor que en los tratamientos con defoliación, función que en las gramíneas perennes es particularmente sensible al déficit hídrico (O'Connor, 1991). Si bien el total de las precipitaciones del año de estudio (2016) estuvo por encima del promedio histórico de la región, a fines de invierno – comienzos de primavera las lluvias estuvieron por debajo del promedio, lo cual podría explicar al menos en parte la menor producción de biomasa aérea acumulada en el tratamiento sin defoliación con competencia que sin competencia de plantas espontáneas vecinas. En el tratamiento sin defoliación con competencia el número promedio de panojas reproductivas por planta se redujo a la mitad, en comparación con el tratamiento sin defoliación y sin competencia (20 y 40, respectivamente).

En los tratamientos con defoliación, las plantas de *N. neesiana* produjeron una cantidad de biomasa similar con y sin competencia de vegetación espontánea vecina, lo cual estuvo determinado por menos macollos, pero de más peso, en condiciones de competencia. La reducción del macollaje en presencia de plantas vecinas intactas podría explicarse al menos en parte por variaciones en la calidad de la luz en la base de las plantas, particularmente una disminución en la relación rojo : rojo-lejano que deprime el macollaje (Deregibus *et al.*, 1983). Por otra parte, el mayor peso de los macollos podría estar relacionado a la competencia por luz. La competencia por luz es asimétrica, por lo que una elongación foliar rápida que contribuya a mayor largo de hoja aumenta la probabilidad de intercepción de la radiación fotosintéticamente activa (Gautier *et al.*, 1999). Similar al macollaje, el alargamiento foliar en condiciones de canopeo denso también estaría determinado por la calidad de la luz (Quail *et al.*, 1995). Cuando la luz incidente comienza a ser difusa, el fitocromo se desactiva y comienzan a elongarse los órganos de las plantas posicionando mejor a las hojas para la intercepción de la radiación fotosintéticamente activa (Legris *et. al.*, 2016).

El sistema radical resulta vital para la producción y la supervivencia de las especies vegetales, particularmente en ambientes limitados en recursos. Por otra

parte, la recuperación rápida del área foliar luego del disturbio por defoliación representa una estrategia de tolerancia (Donaghy y Fulkerson, 1998). En este sentido, las especies más tolerantes a la defoliación priorizarían la recuperación del área foliar en detrimento de la producción de raíces (Ryle y Powell, 1975; Richards, 1984, 1993). De esta manera se comportó *N. neesiana*. No obstante, el sobrepastoreo magnifica la reducción del crecimiento radical (Donaghy y Fulkerson, 1998), tal como se observó en el presente estudio, lo cual limita la capacidad de exploración del suelo por recursos, y atenta contra la productividad y persistencia aún de especies forrajeras tolerantes a la defoliación.

Si bien es conocido que la defoliación retarda la inducción floral (Parsons, 1988) y disminuye la producción de semillas (O'Connor y Pickett, 1992), la producción de semillas de *N. neesiana* mostró ser particularmente sensible al disturbio por defoliación, aún a baja intensidad. No obstante, es necesario tener en cuenta que la selectividad de los animales (por ej. evitación de las cañas florales) en una situación real de pastoreo podría atenuar el efecto observado cuando el pastoreo se simula mediante cortes. Igualmente, considerando que la especie en estudio presenta características propias de especies con banco de semilla transitorio tales como semillas grandes con aristas, dormancia estival, germinación sincronizada en el otoño (Thompson y Grime, 1979; Distel *et al.*, 1992), el sobrepastoreo combinado con sequía pondría en riesgo su persistencia en el pastizal (O'Connor, 1991).

La temperatura base y el filocrono de *N. neesiana* determinan que se trata de una especie de crecimiento y recambio de hojas lentos cuando la temperatura promedio diaria del aire es baja, como comúnmente ocurre durante los meses de invierno en la región de estudio (alrededor de 8 °C). Debido a esta característica de la especie, debieron pasar casi cuatro meses desde el comienzo del ensayo hasta realizar el primer corte de las plantas del tratamiento de defoliación más intenso. Los valores de temperatura base (6,5 °C) y filocrono (172,8 °C día) de *N. neesiana* determinados en el presente estudio estuvieron cercanos o en el rango

de valores de temperatura base promedio de gramíneas C₃ de crecimiento otoño-invierno-primaveral (0-5 °C) (Cooper, 1964; Bartholomew y Williams, 2005) y de filocrono de la misma especie pero de distinto ecotipo (185 °C día) (Labreveux, 1998).

Los parámetros de calidad nutricional de *N. neesiana* determinados en el presente estudio reflejan en buena medida la relación hoja / tallo del material analizado. Las defoliaciones aumentaron dicha relación, lo cual quedó reflejado en mayores concentraciones de proteína, y menores de fibra y lignina. Considerando una intensidad baja de defoliación, compatible con un uso sostenible de la especie, los valores de proteína, fibra y lignina fueron similares a valores promedios de otras gramíneas perennes preferidas (*N. clarazii*, *P. napostaense*, *P. ligularis*) de la región de estudio (Cerqueira *et al.*, 2004; Distel *et al.*, 2005). En cambio, sin defoliaciones la calidad nutricional de *N. neesiana* se aproxima a la que comúnmente presentan gramíneas perennes no preferidas como, por ejemplo, *Stipa eryostachia* (Distel *et al.*, 2005).

Capítulo 4

Conclusión general, proyecciones y pautas generales de manejo del pastizal

En general, los resultados obtenidos en el presente trabajo fueron consistentes con la hipótesis que la baja representación de las gramíneas perennes preferidas en pastizales del ecotono austral de la Región Pampeana y el Caldenal se debe a la escasa disponibilidad de semillas en el banco del suelo y al sobrepastoreo de las plantas establecidas. Las gramíneas perennes preferidas tuvieron baja representatividad en la vegetación establecida y en el banco de semillas del suelo, en términos de riqueza de especies y abundancia relativa. La remoción de la vegetación establecida combinada con el disturbio del suelo superficial resultó en el establecimiento exitoso de *P. ligularis*. Por otra parte, la defoliación intensa redujo marcadamente la producción de biomasa aérea y radical, y la producción de semillas de plantas establecidas de *N. neesiana*.

Frente al escenario actual de degradación de los pastizales del ecotono austral de la Región Pampeana y el Caldenal, resulta necesario investigar alternativas de mejoramiento de los mismos. A partir de lo observado en el presente estudio, el agregado de semillas de GPP nativas representaría una alternativa potencial para el mejoramiento del pastizal. Previamente, y debido a que las GPNP tienen una alta estabilidad, la práctica requeriría la aplicación de algún tipo de disturbio (mecánico, químico, fuego) para aumentar la disponibilidad de sitios seguros para el establecimiento de las GPP agregadas. Por otra parte, la práctica genera interrogantes y alumbró potenciales líneas de investigación para el futuro. Una de las líneas que cobra sentido ante la inexistencia de semillas de GPP disponible a nivel comercial, gira en torno a la idea de generar islas de GPP protegidas del pastoreo, con el fin de explorar el potencial de las mismas como fuentes de propágulos para el establecimiento de nuevos individuos en sitios aledaños. Los resultados de esta tesis indican la necesidad de poner a prueba otras especies de GPP, ya que de las cinco especies sembradas *P. ligularis* fue la

única que logró establecerse exitosamente. Complementariamente, debería comenzar un proceso de domesticación de GPP para facilitar la cosecha de semillas y la siembra mecanizada de las mismas.

El estudio de las respuestas a la defoliación de las GPP debería continuar con la inclusión de otras especies, dado que esta información constituye un insumo fundamental en base a la cual planificar el manejo del pastoreo. Más aún, y teniendo en cuenta que el clima de la región está caracterizado por la variabilidad de las precipitaciones, el estudio de las respuestas de las GPP al disturbio por defoliación y al estrés hídrico en forma combinada es claramente relevante.

Otra línea de investigación relevante la constituye el estudio de la relación entre la diversidad del pastizal y la producción, la estabilidad de la producción, y la nutrición animal. Si bien en la región se está promoviendo la siembra de pasturas perennes (pasto llorón, mijo perenne, agropiro) para sustentar la producción ganadera, la importancia de restaurar el pastizal natural radica en la adaptación de las especies nativas al ambiente local, la época del año en la que aportan forraje (otoño-invierno-primavera), y la diversidad de las mismas. Es conocido que la diversidad del pastizal aumenta y estabiliza la producción. Además, desde el punto de vista de la nutrición animal, la ingestión de los nutrientes requeridos, y en la proporción requerida, es más probable en un pastizal diverso que en una pastura monofítica.

El manejo del pastoreo en los pastizales de la región de estudio ha sido, y es, virtualmente inexistente, lo cual ha resultado en la degradación de los mismos. La degradación de la vegetación es claramente evidente en el reemplazo de las GPP por GPNP y especies anuales. Ante esta situación, cualquier esfuerzo de mejoramiento por lógica debería ir acompañado de un manejo adecuado del pastoreo. El manejo del pastoreo debería planificarse en forma tal que las GPP mantengan un estado de vigor que posibilite la expresión de su potencial productivo, capacidad reproductiva y habilidad competitiva. En este sentido resulta clave no sobrepasar un nivel mínimo de biomasa residual a la defoliación, y el

otorgamiento de un periodo de descanso post-defoliación que permita la recuperación plena de los pastos.

El mantenimiento del nivel mínimo de biomasa residual facilita el rebrote post-defoliación porque el nuevo crecimiento se origina en parte a partir de meristemas intercalares ubicados en la base de las láminas foliares y protege al suelo (tanto a través de la biomasa en pie como de la broza). La cantidad de biomasa residual mínima es un valor a determinar para cada pastizal en particular, ya que varía con las especies, la cantidad de precipitación, el tipo de suelo y la pendiente del terreno.

El periodo de descanso después de cada evento de defoliación debería permitir la recuperación plena de las GPP, condición que se alcanza cuando la tasa de crecimiento aéreo promedio llega a su valor máximo. Desde el punto de vista práctico, un buen indicador es la altura del rebrote. Cuando la altura del rebrote en las GPP se aproxima a la altura que alcanzan en ausencia de defoliación, el pastizal estaría en condiciones de recibir un nuevo pastoreo. Hay que tener presente que la velocidad de recuperación depende de las condiciones ambientales (humedad, temperatura). Así, el periodo de descanso necesario para la recuperación será relativamente largo cuando las condiciones ambientales son poco favorables para el crecimiento, y relativamente corto si las condiciones ambientales son favorables para el crecimiento.

Por último, pero no por eso menos importante, es necesario tener en cuenta que la carga animal que posibilita mantener o mejorar la productividad y persistencia de las GPP en los ambientes áridos y semiáridos varía en el tiempo como varían las precipitaciones. Este hecho requiere de ajustes periódicos imprescindibles de la carga animal en base a la disponibilidad de forraje. En regiones con estacionalidad marcada en las precipitaciones los momentos clave para ajustar la carga animal serían durante el periodo de lluvias y al final del periodo de lluvias; mientras que, en regiones con estacionalidad menos marcada en las precipitaciones los momentos clave para el ajuste de la carga animal serían

durante las épocas del año con mayor productividad de pasto. Por ejemplo, en los pastizales de flechilla de la región, con picos de productividad en otoño y primavera, los momentos clave para ajustar la carga serían en dichas estaciones. Dado que la producción vacuna es la actividad ganadera predominante en la región de estudio, la actividad combinada de cría y rekría facilitaría los ajustes de carga necesarios en función de la disponibilidad de forraje. Una estrategia que ha resultado exitosa en pastizales de diferentes partes del mundo es la de trabajar con una carga conservadora de vientres, realizando o no la rekría de los terneros en función de la disponibilidad de forraje. Estudios sobre el tema destacan el beneficio potencial de la estrategia de flexibilización de la carga sobre la productividad y persistencia de los pastizales, la condición corporal de los vientres, la supervivencia de los animales, el peso al destete, los kilos destetados por vientre en producción, el resultado económico y el nivel de riesgo del negocio.

Bibliografía

Adams, T.E., Sands, P.B., Weitkamp, W.H., McDougald, N.K. 1992. Oak seedling establishment on California Rangelands. *Journal of Range Management* 45: 93-98.

Altesor, A., Piñeiro, G., Lezama, F., Jackson, R.B., Sarasola, M., Paruelo, J.M. 2006. Ecosystem changes associated with grazing removal in sub-humid grasslands of South America. *Journal of Vegetation Science* 17: 323-332.

Archer, S., Smeins, F.E. 1991. Ecosystems-level processes. Pp. 109-140. En: R.K. Heitschmidt y J.W. Stuth (Eds.). *Grazing management: An ecological perspective*. Timber Press, Portland.

Augustine, D.J., McNaughton, S.J. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant Communities: Herbivore selectivity and plant tolerance. *The Journal of Wildlife Management* 62: 1165-1183.

Bakker, J.P., Poschlod, P., Strykstra, R.J., Bekker, R.M., Thompson, K. 1996. Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica* 45: 461–490.

Bartholomew, P.W., Williams, R.D. 2005. Cool-season grass development response to accumulated temperature under a range of temperature regimes. *Crop Science* 45: 529-534.

Bassett, I.E., Simcock, R.C., Mitchell, N.D. 2005. Consequences of soil compaction for seedling establishment: Implications for natural regeneration and restoration. *Austral Ecology* 30: 827–833.

Bazzaz, F.A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 351-371.

Bertiller, M.B. 1992. The seed bank of a Patagonian grassland in relation to grazing and topography. *Journal of Vegetation Science* 3: 47–54.

Briske D.D. 1991. Developmental morphology and physiology of grasses. Pp. 85-108. En: R.K. Heitschmidt y J.W. Stuth (eds.). Grazing management: An ecological perspective. Timber Press, Portland.

Briske, D.D., Richards, J.H. 1995. Plant responses to defoliation: a physiological, morphological and demographic evaluation. Pp. 635-710. En: Bedunah, D.J. y Sosebee, R.E. (eds.). Wildland Plants: Physiological Ecology and Developmental Morphology. Society for Range Management, Denver.

Cabrera, A.L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 14: 1-42.

Cabrera, A.L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. En: Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, Tomo 2, Fasc. 1. Acme, Buenos Aires.

Caldwell, M.M. 1984. Plant requirements for prudent grazing. Pp. 117-152. En: Committee on Developing Strategies for Rangeland Management, National Research Council of the National Academy of Sciences (Eds.). Developing strategies for rangeland management. Westview Press, Boulder.

Cerqueira, E.D., Sáenz, A.M., Rabotnikof, C.M. 2004. Seasonal nutritive value of native grasses of Argentine Calden Forest Range. Journal of Arid Environments 59: 645-656.

Charles-Edwards, D.A., Charles-Edwards, J., Cooper, J.P. 1971. The Influence of temperature on photosynthesis and transpiration in ten temperate grasses varieties grown in four different environments. Journal of Experimental Botany 22: 650-662.

Cialdella, A.M., Giussani, L.M., Aagesen, L., Zuloaga, F.O., Morrone, O. 2007. A phylogeny of *Piptochaetium* (Poaceae: Pooideae: Stipeae) and related genera based on a combined analysis including trnL-F, rpl16, and morphology. Systematic Botany 32: 545-559.

Cooper, J.P. 1964. Climatic variations in forage plants. I. Leaf development in climatic races of *Lolium* and *Dactylis*. Journal of Applied Ecology 1: 45-61.

Corbin, J.D., D'Antonio, C.M. 2004. Effects of exotic species on soil nitrogen cycling: implications for restoration. *Weed Technology* 18: 1464–1467.

Dawson, L.A., Thornton, B., Pratt, S.M., Paterson, E. 2004. Morphological and topological responses of roots to defoliation and nitrogen supply in *Lolium perenne* and *Festuca ovina*. *New Phytologist* 161: 811-818.

Deregibus, V.A. 1988. Importancia de los pastizales naturales en la Republica Argentina: Situación presente y futura. *Revista Argentina de Producción Animal* 8:67-78.

Deregibus, V.A., Sanchez, R.A., Casal, J.J. 1983. Effects of light quality on tiller production in *Lolium* spp. *Plant Physiology* 72: 900-902.

Di Rienzo J. A., Casanoves F., Balzarini M. G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C. W. InfoStat versión 2012. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>

Distel, R.A. 2013. Manejo del pastoreo en pastizales de zonas áridas y semiáridas. *Revista Argentina de Producción Animal* 33: 53-64.

Distel, R.A. 2016. Grazing ecology and the conservation of the Caldenal rangelands, Argentina. *Journal of Arid Environment* 134; 49-55.

Distel, R.A., Bóo, R.M. 1996. Vegetation states and transitions in temperate semiarid rangelands of Argentina. Pp. 117-118. En: West, N. (Ed.). *Rangelands in a Sustainable Biosphere*. Society for Range Management, Denver.

Distel, R.A., Didoné, N.G., Moretto, A.S. 2005. Variations in chemical composition associated with tissue aging in palatable and unpalatable grasses native to central Argentina. *Journal of Arid Environments* 62: 351-357.

Distel, R.A., Moretto, A.S., Didoné, N.G. 2007. Regrowth capacity in relation to defence strategy in *Stipa clarazii* and *Stipa trichotoma*, native to semiarid Argentina. *Austral Ecology* 32: 651-655.

Distel, R.A., Peláez, D.V., Fernández, O.A. 1992. Germination of *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hackel and *Stipa tenuis* Phil. and seedling survival under field conditions. *The Rangeland Journal* 14: 49-55.

Distel, R.A., Pietragalla, J., Rodríguez Iglesias, R.M., Didoné, N.G., Andrioli, R.J. 2008. Restoration of palatable grasses: A study case in degraded rangelands of central Argentina. *Journal of arid environments* 72: 1968-1972.

Distel, R.A., Villalba, J.J. 2007. Diversidad vegetal, selección de dieta y producción animal. *Revista Argentina de Producción Animal* 27: 55-63.

Donaghy, D.J., Fulkerson, W.J. 1998. Priority for allocation of water-soluble carbohydrate reserves during regrowth of *Lolium perenne*. *Grass and Forage Science* 53: 211-218.

Donath, T.W., Eckstein, R.L. 2008. Grass and oak litter exert different effects on seedling emergence of herbaceous perennials from grasslands and woodlands. *Journal of Ecology* 96: 272–280.

Edwards, G. R., Crawley, M.J. 1999. Herbivores, seed banks and seedling recruitment in mesic grassland. *Journal of Ecology* 87: 423-435.

Evans, P.S. 1971. Root growth of *Lolium perenne* L. 2. Effects of defoliation and shading. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 14: 552–562.

FAOSTAT, 2017. www.fao.org/faostat/.

Fenner, M., Thompson, K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, Cambridge.

Ferraro, D.O, Oesterheld, M. 2002. Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos* 98: 125–133.

Flemmer, A., Distel, R.A. 2001. Tasa de crecimiento relativo, área foliar específica y densidad de tejidos en gramíneas perennes de distinta palatabilidad nativas del Caldenal. Pp. 107. XX Reunión Argentina de Ecología, San Carlos de Bariloche, 23 al 27 de abril de 2001.

Flemmer, A.C., Distel, R.A. 2003. Capacidad de rebrote de gramíneas de alta y de baja palatabilidad nativas del Caldenal. *Revista Argentina de Producción Animal* 23 (Supl. 1): 144-145.

Flora Argentina. 2017. www.floraargentina.edu.ar/

Formoso, D., Colucci, P. 2003. Vegetation changes in native plant communities in basaltic deep and shallow soils after 10 years of grazing enclosure in Uruguay. Pp. 327-330. En: *Proceedings of the VII International Rangeland Congress*. Ed. ICCO, Durban.

Foster, D.R. 2002. Thoreau Country: a Historical-Ecological Perspective on Conservation in the New England Landscape. *Journal of Biogeography* 29:1537-1555.

Foster, B.L., Gross, K.L. 1997. Partitioning the effects of plant biomass and litter on *Andropogon gerardi* in old-field vegetation. *Ecology* 78: 2091-2104.

Fowler, N.L. 1986. Density-dependent population regulation in a Texas Grassland. *Ecology* 67: 545-554.

Frank, D.A., Kuns, M.M., Guido, D.R. 2002. Consumer control of grassland plant production. *Ecology* 83: 602–606.

Fundación Vida Silvestre Argentina. 2017. www.vidasilvestre.org.ar/

Gautier H., Varlet-Grancher, C., Hazard, L. 1999. Tillering responses to the light environment and to defoliation in populations of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) selected for contrasting leaf length. *Annals of Botany* 83: 423–429.

Ghermandi, L. 1995. The effect of the awn on the burial and germination of *Stipa speciosa* (Poaceae). *Acta Oecologica* 16: 719-728.

Gifford, R.M., Evans, L.T. 1981. Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. *Annual Review of Plant Physiology* 32: 485-509.

Gordon, D.R., Welker, J.M., Menke, J.W. 1989. Competition for soil water between annual plants and Blue Oak seedlings. *Oecología* 79: 533-541.

Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.

Grime, J.P. 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties*, 2nd. Ed. Wiley, Chichester.

Harrington, G.N. 1991. Effects of soil moisture on shrub seedling survival in a semi-arid grassland. *Ecology* 72: 1138–1149.

Harris, G.A., Wilson, A.M. 1970. Competition for moisture among seedlings of annual and perennial grasses as influenced by root elongation at low temperature. *Ecology* 51: 530-534.

Herms, D.A., Mattson, W.J. 1992. The dilemma of plants: To grow or defend. *The Quarterly Review of Biology* 67: 283-335.

Hilbert, D.W., Swift, D.M., Detling, J.K., Dyer, M.I. 1981. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia* 51: 14-18.

Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monograph* 75: 3-35.

Hulme, P.E. 1996. Herbivores and the performance of grass- land plants: a comparison of arthropod, mollusc and rodent herbivory. *Journal of Ecology* 84:43-51.

INTA Bahía Blanca. 2017. <https://inta.gob.ar/bahiablanca>

Kassahun, A., Snyman, H.A., Smit, G.N. 2009. Soil seed bank evaluation along a degradation gradient in arid rangelands of the Somali region, eastern Ethiopia. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 129: 428-436.

Kinloch, J.E., Friedel, M.H. 2005. Soil seed reserves in arid grazing lands of central Australia. Part 1: Seed bank and vegetation dynamics. *Journal of Arid Environments* 60: 133–161

Kinucan, R.J., Smeins, F.E. 1992. Soil seed bank of a semiarid Texas grassland under three long-term (36 years) grazing regimes. *The American Midland Naturalist* 128: 11-21.

Klaus, V., Schäfer, D., Prati, D., Busch, V., Hamer, U., Hoever, C., Kleinebecker, T., Mertens, D., Fischer, M., Hölzel, N. 2018. Effects of mowing, grazing and fertilization on soil seed banks in temperate grasslands in Central Europe. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 256: 211-217.

Labreveux, M.E. 1998. Caracterización de la producción de forraje y de la morfogénesis de ocho especies de gramíneas forrajeras de la Pampa húmeda argentina. Tesis Magister Scientiae, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, Balcarce, Argentina.

Laca, E.A., Shipley, L.A., Reid, E.D. 2001. Structural anti-quality characteristics of range and pasture plants. *Journal of Range Management* 54: 413–419.

Lawson, C.S., Ford, M.A., Mitchley, J. 2004. The influence of seed addition and cutting regime on the success of grassland restoration on former arable land. *Applied Vegetation Science* 7: 259-266.

Legris, M., Klose, C., Burgie, E.S., Costigliolo Rojas Rojas, C., Neme, M., Hiltbrunner, A, Wigge, P.A., Schäfer, E., Vierstra, R.D. y Casal, J.J. 2016. Phytochrome B integrates light and temperature signals in *Arabidopsis*. *Science* 354: 897-900.

Lemaire, G., Gastal, F. 1997. N uptake and distribution in plant canopies. Pp. 3-43. En: G. Lemaire (ed.). Diagnosis of nitrogen status in crops. Springer-verlag, Heidelberg.

Lindroth, R.L. 1989. Mammalian herbivore-plant interactions. Pp. 163-206. En: G.W. Abrahamson (ed.). Plant-animal interactions. Mc.Graw-Hill, New York.

Loewy, T., Milano, F.A., Ángeles, G.R., Saldungaray, M.C., Campaña, D.H., Alamo, M.A. 2015. Buenas Prácticas Agrícolas con Desarrollo Local para el Sudoeste Bonaerense. Serie Extensión. Colección Ciencias y Tecnología. Ediuns, Bahía Blanca.

Long, M. A., Grassini, C.M. 1997. Actualización del conocimiento florístico del Parque Provincial Ernesto Tornquist. Informe Final del Convenio de Colaboración Recíproca entre el Ministerio de Asuntos Agrarios de la Provincia de Buenos Aires y Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina. 257pp. Inédito.

Loydi, A., Distel, R.A., Zalba, S.M. 2010. Large herbivore grazing and non-native plant invasions in montane grasslands of central Argentina. *Natural Areas Journal* 30: 148-155.

Loydi, A., Zalba, S.M., Distel, R.A. 2012. Vegetation change in response to grazing exclusion in montane grasslands, Argentina. *Plant Ecology and Evolution* 145: 313-322.

Martin, L.M., Wilsey, B.J. 2006. Assessing grassland restoration success: relative roles of seed additions and native ungulate activities. *Journal of Applied Ecology* 43: 1098-1110.

Maschinski, J., Whitham, T.G. 1989. The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *American Naturalist* 134: 1-19.

Mc Inenly, L.E., Merrill, E.H., Cahill, J.F., Juma, N.G. 2010. *Festuca campestris* alters root morphology and growth in response to simulated grazing and nitrogen form. *Functional Ecology* 24: 283-292.

Mc Lendon, T., Redente, E.F. 1991. Nitrogen and phosphorus effects on secondary succession dynamics on a semiarid sagebrush site. *Ecology* 72: 2016-2024.

Mc Lendon, T., Redente, E.F. 1992. Effects of nitrogen limitation on species replacement dynamics during early secondary succession on a semiarid sagebrush site. *Oecologia* 91: 312-317.

Mc Naughton, S. J. 1983. Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecological monographs* 53: 291-320

Mc Naughton, S. J., Wallace, L.L., Coughenour, M.B. 1983. Plant adaptation in an ecosystem context: effects of defoliation, nitrogen, and water on growth of an African C4 sedge. *Ecology* 64: 307-318.

Milberg, P. 1995. Soil seed after eighteen years of succession from grassland to forest. *Oikos* 72: 3–13.

Milchunas, D.G., Sala, O.E., Lauenroth, W.K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132: 87-106.

Milton, S.J. 1995. Spatial and temporal patterns in the emergence and survival of seedlings in arid Karoo shrubland. *Journal of applied ecology* 32: 145-156.

Monteith, J.L. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 9: 747-766.

Moretto, A.S., Distel, R.A. 1997. Competitive interactions between palatable and unpalatable grasses native to a temperate semi-arid grassland of Argentina. *Plant Ecology* 130: 155-161.

- Moretto, A.S., Distel, R.A. 1998. Requirement of vegetation gaps for seedling establishment of two unpalatable grasses in a native grassland of central Argentina. *Australian Journal of Ecology* 23: 419-423.
- Moretto, A.S., Distel, R.A. 1999. Effects of selective defoliation on the competitive interaction between palatable and unpalatable grasses. *Journal of Arid Environment* 42: 167-175.
- Morici, E., Ernest, R., Kin, A., Esterlich, D., Mazzola, M., Poey, S. 2003. Efecto del pastoreo en un pastizal semiárido de la Argentina según la distancia a la aguada. *Arch. Zootec*, 52:58-66.
- Morici E., Domenech-García, V., Gómez-Castro, G., Kin, A., Saenz, A., & Rabotnikof, C. 2009. Diferencias estructurales entre parches de pastizal del Caldenal y su influencia sobre el banco de semillas, en la provincia de La Pampa, Argentina. *Agrociencia*, 43:529-537.
- Mormeneo, I. y Castellví, F. 2001. Aplicación de un Modelo en la generación de Precipitaciones diarias. *Revista Brasileira de Agrometeorología*, Santa María, 9: (2): 311-315.
- Mouquet, N., Munguia, P., Kneitel, J.M., Miller, T.E. 2003. Community assembly time and the relationship between local and regional species richness. *Oikos* 103: 618–626.
- Mueggler, W.F. 1972. Influence of competition on the response of bluebunch wheatgrass to clipping. *Journal of Range Management* 25: 88-92.
- Muyt, A. 2001. *Bush Invaders of South-East Australia: A guide to the identification and control of environmental weeds found in south-east Australia*. R.G. y F.J. Richardson, Meredith, Victoria.
- Noy-Meir, I., Walker, B.H. 1986. Stability and resilience in rangelands. Pp. 21-25. En: P.J. Joss, P.W. Lynch, O.B. Williams (eds.). *Rangelands: a resource under siege*. Australian Academy of Science, Canberra.

- O'Connor, T.G. 1991. Local extinction in perennial grasslands: A life-history approach. *The American Naturalist* 137: 753-773.
- O'Connor, T.G., Pickett, G.A. 1992. The influence of grazing on seed production and seed banks of some African savanna grasslands. *Journal of Applied Ecology* 29: 247-260.
- Oesterheld, M., McNaughton, S.J. 1991. Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia* 85: 305–313.
- Oesterheld, M., Sala, O.E. 1990. Effects of grazing on seedling establishment: The role of seed and safe-site availability. *Journal of Vegetation Science* 1: 353-358.
- Olf, H., Ritchie, M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 261-265.
- Parsons, A.J. 1988. The effect of season and management on the growth of temperate grass swards. Pp. 129-177. En: M.B. Jones, A. Lazenby (Eds.). *The Grass Crop: The Physiological Basis of Production*. Chapman and Hall, London.
- Parsons, A.J., Robson, M.J. 1981. Seasonal changes in the physiology of S24 perennial ryegrass (*Lolium perenne*). Partition of assimilates between root and shoot during the transition from vegetative to reproductive growth. *Annals of Botany* 48: 733-744.
- Peco, B., Espigares, T., Levassor, C. 1998. Trends and fluctuations in species abundance and richness in Mediterranean pastures. *Applied Vegetation Science* 1: 21–28.
- Petetín, C.A., Molinari, E.P. 1982. Reconocimiento de semillas de malezas. *INTA* (Colección científica, Tomo XXI), Buenos Aires.
- Poorter, H., Garnier, E. 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. Pp. 81-120. F.I. Pugnaire, F. Valladares (Eds.). *Handbook of Functional Plant Ecology*. Marcel Dekker Inc., New York.

- Quail, P.H., Boylan, M.T., Parks, B.M., Short, T.W., Xu, Y., Wagner, D. 1995. Phytochromes: photosensory perception and signal transduction. *Science* 268: 675-680.
- Richards, J.H. 1984. Root growth response to defoliation in two *Agropyron* bunchgrasses: field observations with an improved root periscope. *Oecologia* 64: 21-25.
- Richards, J.H. 1993. Physiology of plants recovering from defoliation. Pp. 85-93. En: Proceedings of the XVII International Grasslands Conference. Palmerston North, NZ.
- Robson, M.J.; Ryle, G.J.A., Woledge, J. 1988. The grass plant its form and function. Pp. 25-83. En: M.B. Jones, A. Lazenby (Eds.). *The Grass Crop: The Physiological Basis of Production*. Chapman and Hall, London.
- Rodríguez, C., Leoni, E., Lezama, F., Altesor, A. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science* 14: 433-440.
- Ruess, R.W. 1988. The interaction of defoliation and nutrient uptake in *Sporobolus kentrophyllus*, a short-grass species from the Serengeti plains. *Oecologia* 77: 550-556.
- Ryle, W.J.A., Powell, C.E. 1975. Defoliation and regrowth in the graminaceous plant: The role of current assimilates. *Annals of Botany* 39: 297-310.
- Sánchez, L.F., Amiotti, N.M. 1991. Principales series de suelos de los partidos de Villarino y Bahía Blanca (Bs. As.). Pp. 51-52. Actas X Reunión Nacional del Comité Argentino para el Estudio de las Regiones Áridas y Semiáridas, Bahía Blanca, Argentina.
- Seabloom, E.W., Harpole, W.S., Reichman, O.J., Tilman, D. 2003. Invasion, competitive dominance and resource use by exotic and native California

grassland species. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100: 12284–13389.

Simpson, R.L., Allessio Leck, M., Parker, V.T. 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. Pp. 3-8. En: M. Allessio Leck, V.T. Parker, R.L. Simpson (Eds.). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego.

Simms E.L. 1992. Costs of plant resistance to herbivory. Pp. 392-425. En: R. Fritz, E. Simms (Eds.). *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens*. University of Chicago Press, Chicago.

Society for Ecological Restoration, 2004. *SER International Primer on Ecological Restoration*. Society for Ecological Restoration International, Tucson.

Soriano, A. 1992. Río de la Plata grasslands. Pp. 367-407. En: R.T. Coupland (Ed.). *Ecosystems of the world, vol. 8A. Natural grasslands. Introduction and western hemisphere*. Elsevier, Amsterdam.

Tilman, D. 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* 78:81-92.

Thompson, K. 1987. Seeds in seed banks. *New Phytologist* 106: 23-24.

Thompson, K. 2000. The functional ecology of soil seed banks. Pp. 215-236. En: M. Fenner (ed.). *Seeds. The ecology of Regeneration in Plant Communities* (2nd Edition). CABI Publishing, Wallingford, UK.

Thompson, K., Grime, J.P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67: 893-921.

Treharne, K.J., Nelson, C. J. 1975. Effect of growth temperature on photosynthetic and photorespiratory activity in tall fescue. Pp. 61-69. En: R. Marcello (ed.). *Environmental and Biological Control of Photosynthesis*. W. Junk Publishers, The Hague.

Van der Meijden, E., Wijn, M., Verkaar, H.J., 1988. Defence and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores. *Oikos* 51: 355-363.

Vidal, R., González, A., Gutiérrez, L., Umaña, R., Speranza, P. 2011. Distribución de la diversidad genética y sistema reproductivo de *Stipa neesiana* Trin. et Rupr. *Agrociencia* (Uruguay) 15:1-12.

Vitousek, P.M. 1983. Nitrogen turnover in a ragweed-dominated first-year old field in southern Indiana. *American Midland Naturalist* 110: 46-53.

Watt, T.A., Gibson, C.W.D. 1988. The effect of sheep on seedling establishment and survival in grassland. *Vegetatio* 78: 91-98.

Westoby, M., Walker, B., Noy-Meir, I. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42: 266-274.

Wilsey, B., Polley, W. 2003. Effects of seed additions and grazing history on diversity and productivity of subhumid grasslands. *Ecology* 84: 920-931.