



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DOCTOR EN BIOLOGÍA

**RIQUEZA ESPECÍFICA EN PASTIZALES NATURALES: SU RELACIÓN CON EL
CRECIMIENTO Y FACTORES QUE LO DETERMINAN, LOS EFECTOS DE
COMPLEMENTACIÓN Y DE MUESTREO Y LOS MICROORGANISMOS DEL SUELO**

Daniela Solange Cardillo

BAHÍA BLANCA

ARGENTINA

10 de diciembre 2018

PREFACIO

La presente tesis es presentada como parte de los requisitos para optar al grado académico de Doctor en Biología, de la Universidad Nacional del Sur, y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el Laboratorio de Ecología, perteneciente al Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur, el Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semiárida (CERZOS-CONICET) y en la Chacra Experimental Patagones, dependiente del Ministerio de Asuntos Agrarios de la Provincia de Buenos Aires, durante el período comprendido entre el 1 de abril de 2011 y el 6 de mayo de 2016, bajo la dirección del Dr. Carlos Alberto Busso, Investigador Principal del CONICET y Profesor Titular de la cátedra de Ecología en el Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur.

Daniela Solange Cardillo



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR
Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

La presente tesis ha sido aprobada el 10/10/2018, mereciendo la calificación de 10 diez (sobresaliente).

Son muchas las personas que han contribuido al proceso y conclusión de este trabajo. En primer lugar, quiero agradecer a Carlos Alberto Busso, director de esta tesis: él fue el primero que creyó en este proyecto, me apoyó de manera personal e institucional y me alentó para que concluyera esta investigación. A mis compañeras del laboratorio de Ecología del Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur, Yanina Torres, Leticia Ithurrart y Mariela "Tata" Ambrosino, por sus correcciones y el acompañamiento en todo este trayecto. Agradezco además a la "Tata" por las tardes de catarsis y los días en el campo. Sin ella el trabajo no hubiera sido ni la mitad de divertido de lo que terminó siendo. A Guadalupe Peter, por el tiempo que me dedicó y el detallismo extremo con el que leyó la tesis.

A mi familia, en especial a mi hermana Evangelina Cardillo, por la edición de este trabajo. A mi mamá, por iniciarme en el amor por la naturaleza desde los 4 años.

A todos los voluntarios que me acompañaron al campo, y/o colaboraron en el análisis de muestras en el laboratorio: Argañaraz Eugenia, Bettinoti Alejandra, Bou Constanza, Cardillo Fabricio, Cardillo Maximiliano, del Cerro Cintia, Díaz Arias Daniela, Dominguez Ana, Elicer Roy, Entio Lisandro, Ghilardi Carolina, Ledesma Matías, Marbán Leandro, Montani Tomás, Montenegro Oscar, Moreni Nadia, Münch Marcos, Palomo Rosana, Patrignani Leandro, Ponce Damián, Russo Martin, Schneider Sebastián, Trovatelli Mariana, Tucacat Guillermo y Varela Florencia.

A la Universidad Nacional del Sur de Bahía Blanca donde me formé, por una educación pública y gratuita de excelente calidad y al Instituto de Investigación, Centro de Recursos Renovables de la Zona Semiárida- CERZOS (CONICET/ UNS), donde he recibido apoyo de todo tipo.

Muchas gracias a todos. Sin ustedes, esta tesis no hubiese sido posible.

La pérdida de riqueza específica tiene graves consecuencias para la humanidad. Las causas principales de la extinción de especies son la sobreutilización de los recursos naturales renovables y la pérdida, degradación y fragmentación del hábitat. Los ecosistemas naturales proveen de importantes servicios a la humanidad que a menudo no pueden ser provistos por los sistemas agrícolas. Por ejemplo, la reducción de los impactos de las sequías e inundaciones, el control de las características fisicoquímicas de la atmósfera, y la preservación de los suelos. En el suelo, los microorganismos son importantes reguladores de la riqueza de especies vegetales, especialmente en ecosistemas semiáridos pobres en nutrientes, donde los simbiontes vegetales son los responsables de la adquisición de nutrientes limitantes. Los efectos de la diversidad vegetal de las comunidades sobre procesos ecosistémicos han recibido recientemente una gran atención. Sin embargo, los efectos de la riqueza específica en el rendimiento de especies vegetales individuales, han sido descuidados. La mayoría de los estudios sobre la riqueza específica vegetal se han centrado en el rol de la productividad primaria como medida del funcionamiento del ecosistema. Pocos estudios han determinado el desempeño de especies individuales en investigaciones a largo plazo relacionadas con el funcionamiento de los ecosistemas y su relación con la riqueza específica y los microorganismos del suelo.

La fisonomía de la vegetación en el monte es pastizal con plantas leñosas dispersas. La influencia de la herbivoría, el fuego, el suelo y el clima en ambos estratos de vegetación han sido mayor estudiados. En el presente estudio se evaluaron los efectos de la identidad y riqueza de especies vegetales sobre la demografía, componentes del crecimiento, producción de área foliar, biomasa aérea y sus efectos en distintos parámetros microbiológicos del suelo en especies individuales. Para esto se eligieron 5 especies nativas de la Provincia Fitogeográfica del Monte: *Nassella longiglumis*; *Nassella tenuis*; *Amelichloa ambigua*; *Larrea divaricata*; *Sschinus fasciculatus*, y una especie herbácea forrajera naturalizada, *Atriplex semibaccata*. Estas especies pertenecen a 3 grupos funcionales distintos (gramíneas, arbustos y dicotiledóneas herbáceas). El estudio constó de 54 parcelas. En cada uno de los 6 bloques había una parcela para cada una de las 6 especies (monocultivo) y las combinaciones de 2, 4 y 6 especies.

El estudio se llevó a cabo en una clausura ubicada en la Chacra Experimental Patagones (Buenos Aires; 40°39' 49.7"S, 62°53' 6.4"O), en plantas creciendo bajo condiciones de campo. Los objetivos fueron: Determinar las relaciones entre la riqueza específica vegetal y (1) el crecimiento (y sus factores determinantes), (2) los efectos de complementación y muestreo, (3) la respiración y actividad de la enzima deshidrogenasa de los microorganismos en el suelo, y (4) el porcentaje de colonización del sistema radical por hongos formadores de micorrizas en varias especies vegetales.

Los resultados obtenidos, tanto a nivel aéreo como subterráneo, sugieren que la riqueza específica tuvo efectos positivos, neutros y negativos sobre los parámetros estudiados en las especies individuales. Los resultados de demografía y crecimiento no fueron concluyentes. El porcentaje de implantación se redujo en las parcelas con mayor riqueza a diferencia de las parcelas con los monocultivos. El número de macollas y área basal por planta fue mayor en las parcelas con los monocultivos. Estos parámetros compararon especies taxonómica y filogenéticamente muy semejantes entre sí, como lo son las gramíneas, lo que puede haber causado la escasa respuesta a cambios en el número de especies. La tasa relativa de crecimiento y el área foliar no se vieron afectadas por un aumento de la riqueza específica en las parcelas. La producción de biomasa aérea fue mayor a medida que aumentaba la riqueza específica de la parcela. La respiración basal del suelo fue similar o se incrementó cuando aumentó la riqueza específica. La actividad enzimática mostró una gran influencia de la estacionalidad y condiciones climáticas, que enmascararon los efectos de una mayor riqueza específica. Cuando la riqueza específica fue de 6 especies, se observó un mayor porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares en comparación con los monocultivos en las parcelas experimentales.

Loss of species richness has serious consequences for humanity. The major causes of plant species extinctions are overutilization of renewable natural resources and the loss, degradation and fragmentation of habitat. Natural ecosystems provide of important services to humanity which often cannot be provided by agricultural systems. For example, it includes the reduction of impacts from stressful conditions such as drought and flooding, the control of physicochemical characteristics of the atmosphere, and soil preservation. Soil microorganisms are important in regulating plant species richness, particularly in nutrient-poor semiarid ecosystems, where symbionts are responsible for acquisition of limiting nutrients. The effects of plant community diversity on ecosystem processes have recently received special attention. However, the effects of species richness on yield of individual plant species have received little attention. Most studies on plant species richness have focused on the role of net primary productivity as a measure of ecosystem functioning. Few studies have determined the performance of individual species in long-term research related with ecosystem functioning and its relationship with species richness and soil microorganisms.

The physiognomy of the vegetation in the Monte is a grassland with dispersed woody species. The influence of herbivores, fire, soil and climate on both vegetation strata have been studied extensively. The effects of the identity and plant species richness on the demography, growth components, leaf area production, aboveground biomass, and their effects on various soil microbiological parameters were determined in this study at the scale of individual species. With this purpose, five native species of the Phytogeographical Province of the Monte (i.e., *Nassella longiglumis*, *N. tenuis*, *Amelichloa ambigua*, *Larrea divaricata*, *Schinus fasciculatus*) and a herbaceous, naturalized forage species, *Atriplex semibaccata*, were selected for study. These species pertain to three different functional groups (grasses, shrubs and herbaceous dicots). Fifty four plots (9 plots/block x 6 replicates/block) were used in this study. In each of six blocks, there was a plot for each of the six study species (i.e., monocultures) and the combinations of two, four or six species.

The study was conducted within an enclosure to domestic livestock in the Chacra Experimental de Patagones, Province of Buenos Aires (40°39' 49.7"S, 62°53' 6.4"W) on plants growing under field conditions. The study objectives were to determine the relationship between species richness and (1) plant growth and its determinant components, (2) the complementary and sampling effects, (3) the respiration and activity of the dehydrogenase enzyme of the soil microorganisms, and (4) the percentage colonization of fungi forming mycorrhiza in various plant species.

Results obtained above- and belowground plant parts suggest that species richness has positive, neutral and negative effects on the study parameters in the individual species. Results of plant demography and growth were not conclusive. Percentage establishment was reduced on

VII

plots with greater plant species richness; the reverse was true on plots with monocultures. Tiller number and plant basal area were greater on plots with monocultures. These parameters compared very similar taxonomical and phylogenetic species, like the grasses, which might have caused the scarce response to changes in species richness. Relative growth rates and leaf area were not affected by an increasing species richness in the plots. Aboveground biomass increased when species richness also increased. Soil basal respiration was either similar or increased under increasing species richness. Enzymatic activity showed a great influence of the season and climatic conditions which mask the effects of a greater species richness. Percentage root colonization by mycorrhiza was greater when species richness was of six species in comparison to that in monocultures in the experimental plots.

ÍNDICE TEMÁTICO

Prefacio	I
Agradecimientos	II
Resumen	III
Abstract	V
Capítulo 1. Introducción general	
1.1 Introducción.....	1
1.1.1 Relación entre la riqueza específica, el crecimiento y sus factores determinantes..	
1.1.2 Relación entre la riqueza específica y los microorganismos del suelo.	
1.2 Hipótesis de trabajo	4
1.3 Objetivos	5
Capítulo 2. Área de estudio	
2.1 Clima.....	7
2.2 Suelo	7
2.3 Vegetación.....	9
2.4 Caracterización de las especies en estudio.....	10
Capítulo 3. Obtención de plantas, diseño experimental y tratamientos	
3.1 Obtención de plantas.....	15
3.2 Trasplante a parcelas experimentales	18
3.3 Diseño experimental.....	19
3.4 Limitantes en la obtención de plantas en algunas de las especies vía la germinación de sus semillas.....	22
Capítulo 4. Efectos de la identidad y riqueza de especies vegetales sobre parámetros demográficos, de crecimiento, y factores que lo determinan.	
4.1 Introducción.....	24
4.2 Materiales y Métodos.....	27
4.2.1 Identidad y riqueza de especies vegetales en parcelas experimentales	
4.2.1.1 Mediciones	
4.2.2 Análisis estadísticos	
4.3 Resultados.....	29
4.3.1. Porcentajes de implantación y supervivencia	
4.3.2 Componentes de crecimiento	
4.3.2.1 Área basal	
4.3.2.2 Número total de macollas por plantas (verdes + secas)	

4.3.2.3 Tasas relativas de crecimiento para longitud total de hojas en gramíneas y altura total de plantas en arbustos y herbáceas.	
4.3.2.4 Área foliar	
4.4 Discusión	40
Capítulo 5: Efectos de la identidad y diversidad de especies vegetales sobre la biomasa y la proporción de especies sobrevivientes.	
5.1 Introducción.....	44
5.2 Materiales y Métodos.....	46
5.2.1 Mediciones	
5.2.2 Análisis estadísticos	
5.3 Resultados.....	47
5.3.1 Efectos de la identidad y riqueza de especies vegetales sobre la biomasa	
5.3.2 Efectos de la identidad y riqueza de especies vegetales sobre la proporción de plantas sobrevivientes en las distintas especies.	
5.4 Discusión	49
Capítulo 6: Efectos de la identidad y riqueza específica de especies vegetales sobre la respiración microbiana de los microorganismos en el suelo	
6.1 Introducción.....	52
6.2 Materiales y Métodos.....	55
6.2.1 Características del clima	
6.2.2 Mediciones	
6.2.3 Análisis estadísticos.	
6.3 Resultados.....	58
6.3.1 Efectos de la identidad y riqueza de especies vegetales en condiciones de campo natural sobre la respiración microbiana.	
6.3.2 Efectos de la identidad y riqueza de especies vegetales en parcelas experimentales sobre la respiración microbiana.	
6.4 Discusión	62
Capítulo 7. Efectos de la identidad y riqueza específica de especies vegetales sobre la actividad enzimática de los microorganismos en el suelo.	
7.1 Introducción.....	67
7.2 Materiales y Métodos.....	69
7.2.1 Características del clima	
7.2.2 Mediciones	
7.2.3 Análisis estadísticos.	
7.3 Resultados.....	72
7.3.1 Efectos de la identidad y riqueza de especies vegetales en condiciones de campo natural sobre la actividad enzimática de la deshidrogenasa.	
7.3.2 Efectos de la identidad y riqueza de especies vegetales en parcelas experimentales sobre la la actividad enzimática de la deshidrogenasa.	

7.4 Discusión	74
Capítulo 8. Efectos de la identidad y riqueza específica de especies vegetales sobre las micorrizas arbusculares.	
8.1 Introducción.....	80
8.2 Materiales y Métodos.....	82
8.3 Resultados.....	85
8.3.1 Bajo condiciones de campo natural	
8.3.2 En parcelas experimentales	
8.4 Discusión.....	90
Capítulo 9. Síntesis y futuras investigaciones.....	94
Referencias bibliográficas.....	101

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 Introducción

1.1.1 Relación entre la riqueza específica, el crecimiento y sus factores determinantes

Se conoce poco acerca de cómo la riqueza de especies vegetales (de ahora en más riqueza específica) en pastizales naturales afecta la producción a escala de ecosistema (Loreau *et al.*, 2002). Dicha producción puede estar determinada por varios factores, como el área basal, el número de macollas y de hojas por planta, la altura, el área foliar y la velocidad de crecimiento (Busso *et al.*, 2003). En la actualidad, sin embargo, se están produciendo cambios dramáticos en la riqueza de especies (Wilson, 1999). Estos cambios influyen en la pérdida de especies a diferentes escalas, debido principalmente a las actividades humanas, con consecuencia en la estructura de la comunidad y el funcionamiento de los ecosistemas. Dichas pérdidas pueden deberse a la sobreutilización de los recursos naturales renovables y la pérdida, degradación y fragmentación del hábitat (Gaston y Spicer, 2004).

Los ecosistemas naturales proveen importantes servicios a la humanidad que a menudo no pueden ser provistos por los sistemas agropecuarios (Houston, 1994). Entre ellos podemos citar, por ejemplo, la producción de carne y la preservación de los suelos; la reducción de los impactos de las sequías e inundaciones, la purificación del agua y del aire, y el control de las características físico-químicas de la atmósfera. Muchos de estos servicios del ecosistema dependen, por ejemplo, de procesos como la producción vegetal y la descomposición de la materia orgánica (Houston, 1994). Una pregunta crítica entonces es: en qué magnitud las pérdidas dramáticas en la riqueza específica afectarán a dichos procesos a escala de ecosistema.

Los estudios que investigaron la relación entre la riqueza específica y el funcionamiento de los ecosistemas se enfocaron en los efectos de la pérdida en la riqueza de especies sobre la productividad (como una medida de funcionamiento del ecosistema) en pastizales naturales. Se ha informado que la productividad se reduce con la pérdida de la riqueza de especies (Loreau *et al.*, 2002). Sin embargo, otros estudios han informado una falta de respuestas, y diferencias debidas a la idiosincrasia, cuando se reduce la riqueza específica (Schmid *et al.*, 2002; Duffy, 2003; Naeem y Wright, 2003; Díaz y Cabido, 2001).

Interacciones positivas como la diferenciación de nichos, la facilitación y el crecimiento dependiente de la densidad promueven una alta riqueza de especies vegetales, incluyendo a las especies raras (Bruno *et al.*, 2003). Bajo estos mecanismos, un rango de especies (inclusive las raras) puede mostrar un mayor rendimiento al aumentar la riqueza específica, aumentando así la productividad total (Mouquet *et al.*, 2002). Una relación riqueza específica-productividad positiva también se puede producir por interacciones interespecíficas que conducen a la exclusión competitiva local de algunas especies. Esto ocurre cuando especies altamente productivas, que tienen una mayor oportunidad de estar presentes a alta riqueza específica, excluyen a otras especies debido a su mayor capacidad competitiva (Ruijven y Berendse, 2003). Pocos estudios, que incluyeron leguminosas (Hille Ris Lambers *et al.*, 2004), han determinado el crecimiento (y los factores que lo determinan) y su relación con la riqueza específica.

Tanto los modelos como los mecanismos subyacentes que determinan la relación entre la riqueza específica y crecimiento han sido muy discutidos (Loreau *et al.*, 2001). Mecanismos como la facilitación o el uso complementario de recursos podrían determinar una relación positiva entre la riqueza específica, y el crecimiento y sus factores determinantes (Loreau, 2000). La distinción entre el uso complementario de los recursos y la facilitación es difícil, y el término complementario se refiere en realidad a un efecto causado por diferencias en el uso de los recursos y/o interacciones que conllevan a la facilitación (Loreau y Hector, 2001). Varios autores (Kellman, 1979; Sala *et al.*, 1989; Scholes, 1990; Rossi y Villagra, 2003; Bisigato *et al.*, 2009; Ward *et al.*, 2013; Donzelli *et al.*, 2013) informaron que las raíces pivotantes de los arbustos absorben nutrientes de zonas profundas en el suelo y los liberan en zonas poco profundas de la superficie del mismo. Estos nutrientes no solo podían ser absorbidos por los mismos arbustos, sino también por especies herbáceas con sistemas radicales superficiales. El particionamiento de los recursos puede ocurrir en el tiempo, espacio y dependiendo del tipo de recurso (McKane *et al.*, 2002). Algunos autores (Hooper y Dukes, 2004) se han limitado a argumentar simplemente que las oportunidades con respecto a un uso complementario de los recursos es limitado, porque todas las plantas necesitan el mismo grupo de recursos básicos. Las comunidades vegetales con mayor riqueza específica tienen una mayor oportunidad de incluir una especie de rápido crecimiento, muy productiva, que sea dominante en la comunidad (Tilman *et al.*, 1997).

Pocos estudios han enfocado la discusión de la relación entre la riqueza específica y el crecimiento vegetal en pastizales naturales (Tilman *et al.*, 1996, Hooper y Dukes, 2004, Busso *et al.*, 2016). Muchos de estos trabajos, aunque no todos, informaron efectos positivos de la riqueza específica sobre el crecimiento de las plantas (y los factores que lo determinan) (Ruijven y Berendse, 2003).

1.1.2 Relación entre la riqueza específica y los microorganismos del suelo.

Los microorganismos del suelo cumplen roles claves en los ecosistemas y tienen influencia sobre un gran número de procesos ecosistémicos, entre los que se incluyen la adquisición de nutrientes, el ciclo del nitrógeno y el carbono, y la formación y fertilidad de suelo (Van Der Heijden *et al.*, 2008). Por lo tanto, una población activa de microorganismos del suelo se considera a menudo un componente clave de la buena calidad del mismo. En general se puede decir que cuanto mayor es la actividad microbiana, más productivo es el suelo (Dias *et al.*, 2009). Finalmente, cambios en la composición de especies en una comunidad vegetal pueden tener un impacto importante en el funcionamiento del ecosistema, lo que conduciría a cambios en la actividad microbiana total del suelo (Dias *et al.*, 2009). Se ha informado que aumentos en la riqueza específica en una comunidad vegetal son conducentes a un incremento en el tamaño de poblaciones y la actividad de los microorganismos del suelo (Hortal *et al.*, 2015). Una medida del tamaño de las poblaciones microbianas en el suelo puede ser obtenida midiendo su respiración en el mismo (De Boeck *et al.*, 2007). Por otra parte, una medida del grado de la actividad de dichos microorganismos puede obtenerse por la magnitud de la actividad de la enzima deshidrogenasa (Kuhur *et al.*, 2012).

El porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares (MA) está directamente relacionado con la riqueza de especies vegetales (Leon, 2006). Hooper *et al.* (2000) y Waldrop *et al.* (2006) atribuyen el mayor porcentaje de colonización por MA al incrementarse la riqueza específica a un aumento en la variabilidad microclimática y la complejidad del hábitat, por ejemplo en la estructura del suelo y la arquitectura de raíces. Las ventajas de obtener un mayor porcentaje de colonización por hongos formadores de micorrizas arbusculares (HMA) al incrementarse la riqueza específica pueden ser varias. Si las MA reciclan más eficientemente los nutrientes en épocas de mayor actividad, esto debería mejorar su captación de nutrientes del suelo a medida que más sitios de intercambio están disponibles en el mismo (Cavagnaro, 2015). Los hongos MA no sólo influyen en el crecimiento de las plantas y la absorción de nutrientes, sino también su retención (Köhl y van der Heijden, 2016). La simbiosis con las micorrizas es dependiente de la planta huésped (Köhl y van der Heijden, 2016), por lo que es de esperar que comunidades más diversas de plantas tengan una mayor riqueza de HMA.

1.2 Hipótesis

En base a los antecedentes mencionados se formularon las siguientes hipótesis trabajando en ausencia de leguminosas:

H1: La relación entre el crecimiento (y sus determinantes) de plantas de genotipos nativos y naturalizados y la riqueza específica es positiva.

H2: En parcelas experimentales la biomasa y la proporción de individuos sobrevivientes se incrementan cuando la riqueza específica aumenta.

H3: La respiración y actividad de la enzima deshidrogenasa de los microorganismos en el suelo se incrementan con aumentos en la riqueza de especies, y esto a su vez difiere de acuerdo al estadio de crecimiento y desarrollo en el que se encuentren los individuos de las distintas especies.

H4: La actividad microbiana en el suelo difiere entre especies de gramíneas, arbustos y otras herbáceas en el Monte y en parcelas experimentales.

H5: La relación entre la riqueza específica y el porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares es específica de cada especie vegetal en el suelo, y variable entre los distintos estadios fenológicos

H6: En parcelas experimentales, el grado de colonización por hongos micorrícicos es mayor en parcelas con más cantidad de especies que en las parcelas con monocultivos.

1.3 Objetivos

Determinar las relaciones entre la riqueza específica vegetal y (1) el crecimiento (y sus factores determinantes), (2) la respiración y actividad de la enzima deshidrogenasa de los microorganismos en el suelo, y (3) el porcentaje de colonización del sistema radical por hongos formadores de micorrizas en varias especies vegetales.

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo durante las estaciones de crecimiento 2012/ 2013/ 2014 y 2015 en un sector clausurado de 0,025 ha. durante 12 años al acceso de animales domésticos y silvestres, ubicado en la Chacra Experimental Patagones, en el Sudoeste de la Provincia de Buenos Aires ($40^{\circ} 39' 49,7''$ S, $62^{\circ} 53' 6,4''$ O; 40 m snm; Figura 2.1), dentro de la Provincia Fitogeográfica del Monte (Cabrerá, 1976). Dicha Chacra se halla a 260 km aproximadamente del Departamento de Agronomía – CERZOS (CONICET), Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.

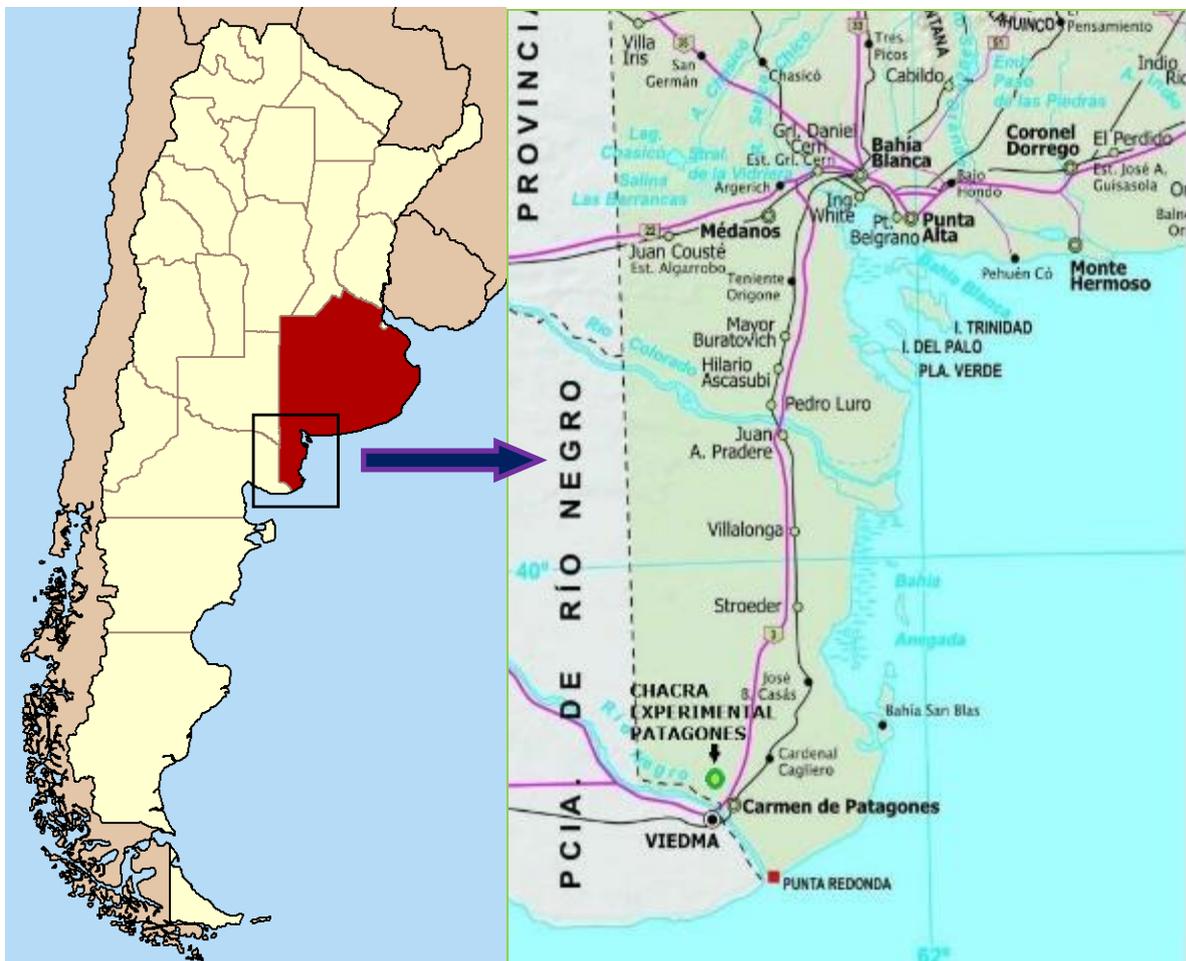


Figura 2.1: Ubicación geográfica del sitio de estudio: Chacra Experimental de Patagones, perteneciente al Ministerio de Asuntos Agrarios de la Provincia de Buenos Aires.

2.1 Clima

El clima es templado semiárido, con precipitaciones concentradas en verano y otoño. Las precipitaciones anuales promedio son de 421 mm (1981-2012) con un máximo de 877 mm (1984) y un mínimo de 196 mm (2009), respectivamente (Ing. Montenegro, Chacra Experimental Patagones, Ministerio de Agroindustria de la Provincia de Bs. As., comunicación personal).

Los datos climáticos de temperaturas del aire y suelo, humedad relativa, precipitaciones y evapotranspiración (Figura 2.2), fueron provistas por una estación meteorológica automática ubicada a 1 km de la clausura. Los valores de precipitación anual para los años 2012, 2013 y 2014 fueron de 513, 422 y 597 mm, respectivamente.

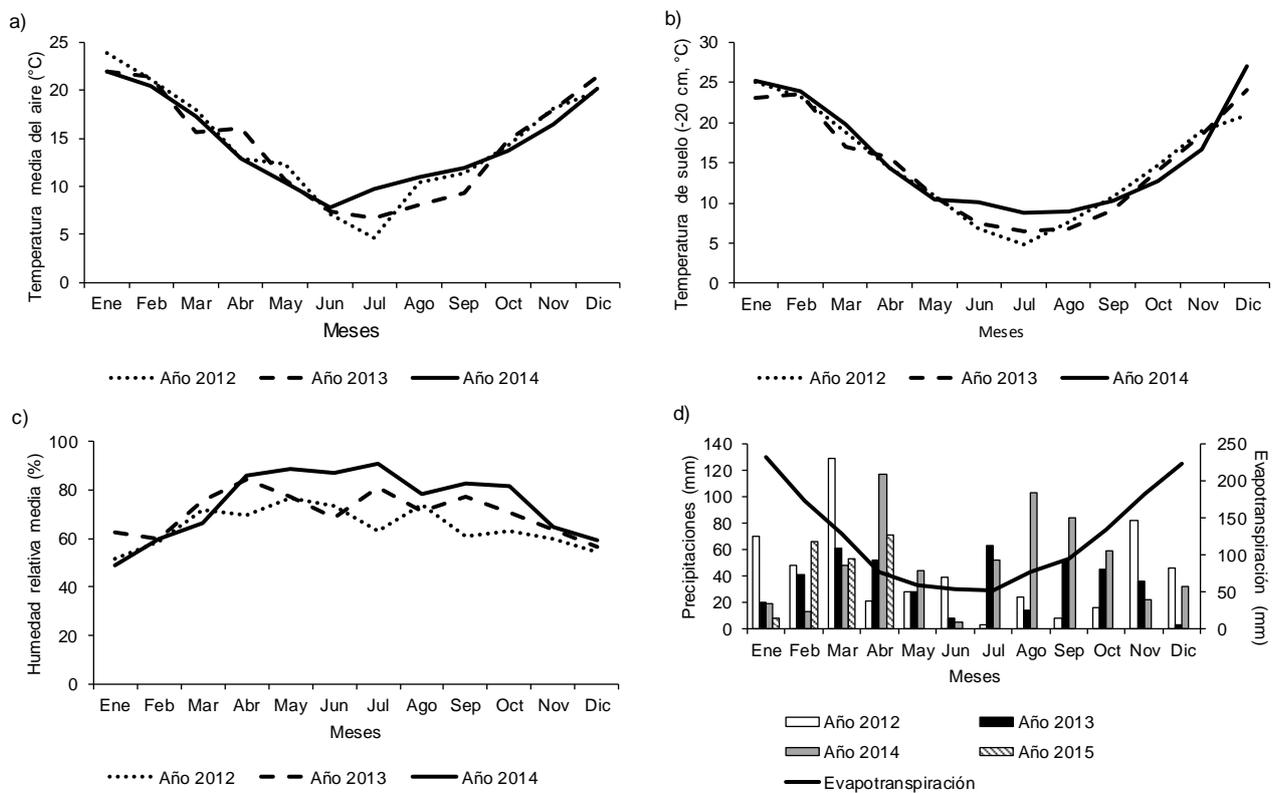


Figura 2.2. Datos climáticos mensuales en la Chacra Experimental Patagones: a) temperaturas medias del aire (°C), b) temperaturas medias del suelo en los primeros 20 cm (°C) c) humedad relativa media (%) y d) precipitaciones y evapotranspiración (mm).

2.2 Suelo

El paisaje de la región comprende vastas llanuras con ondulaciones bien marcadas y microdepresiones aisladas. Los materiales originarios de los suelos predominantes son arenas finas, transportadas por el viento y depositadas sobre tosca, y rodados líticos o materiales limo-arenosos más antiguos, débilmente consolidados (INTA-CIRN, 1989). En la Chacra

Experimental Patagones el suelo fue clasificado como Haplocalcid típico (Nilda Mabel Amiotti, Dpto. de Agronomía UNSur, comunicación personal). El pH promedio es 7 y el perfil no presenta limitantes de profundidad. En la tabla 2.1 se presentan algunas características del perfil del suelo en el área de estudio.

HORIZONTE	A		Bw	Bck	Ck
Características	Pardo (10 YR 5/3) y pardo grisáceo oscuro (10 YR 4/2); franco arenoso; masivo que rompe a laminar grueso; duro; sin reacción al HCl 10%; raíces escasas; claro y plano.		Pardo amarillento oscuro (10 YR 4/4) y pardo a pardo oscuro (10 YR 4/3); franco arcilloso; bloques subangulares, medios y finos, moderados; ligeramente duro a duro; ligera reacción al HCl 10% en la base; raíces escasas; gradual y plano.	Pardo claro (10 YR 6/3) y pardo (10 YR 5/3); franco arcilloso; bloques subangulares, medios, moderados a débiles; duro; fuerte reacción al HCl 10%, raíces escasas; gradual y plano.	Pardo muy claro (10 YR 7/3) y pardo amarillento (10 YR 5/4); franco arcillo arenoso; bloques subangularesmedios y gruesos, débiles; blando; fuerte reacción al HCl 10%, raíces muy escasas.
Profundidad	0-20 cm		20-28 cm	28-43 cm	43 a+ cm
%arcilla	A (0-3 cm)	A (3-20 cm)			
	25,94	28,77	38,28	17,54	24,38
%limo (2-20μ)	9,56	8,23	5,22	10,21	10,62
%limo (2-50μ)	7,88	6,73	7,99	16,88	9,31
%arena	56,62	56,27	48,52	55,37	55,70
Textura	Franco arcillo arenosa	Franco arcillo arenosa	Arcillo arenoso	Franco arenoso	Franco arcillo arenoso
% N total	0,076	0,052	0,053	0,112	0,123
Pextractable (ppm)	28,7	9,9	9,8	5,3	4,0

Tabla 2.1: Características del perfil del suelo de la clausura en donde se llevó a cabo el estudio (Saint Pierre et al., 2002).

2.3 Vegetación

La comunidad se caracteriza por un estrato arbustivo abierto que incluye especies herbáceas de diferente calidad para la producción de ganado (Giorgetti *et al.*, 2000). *Nassella longiglumis* y *Poa ligularis* son especies de gramíneas C₃ deseables y dominantes en la comunidad en áreas clausuradas al pastoreo por varios años (Distel y Bóo, 1996) (Foto 2.1). Con pastoreo moderado y continuo, estas especies son reemplazadas por otras gramíneas C₃ deseables, como por ejemplo *N. tenuis* y *Piptochaetium napostaense* (Distel y Bóo, 1996). Es común encontrar otras gramíneas perennes C₃ o C₄ deseables como *Bromus catharticus*, *Jarava neaei*, *J. plumosa*, *Pappophorum vaginatum*, y *Sporobolus cryptandrus*. También se encuentran especies de palatabilidad intermedia como *Pappostipa speciosa*, *Melica bonariensis*, *Aristida pallens*, *A. spegazzinii* y *A. trachyantha*. Bajo pastoreo continuo y alta carga animal, las especies deseables son reemplazadas por especies no preferidas (indeseables) por el ganado vacuno, como por ejemplo *A. ambigua*, *N. trichotoma* y *A. brachychaeta* (Cano, 1988; Distel y Bóo, 1996; Giorgetti *et al.*, 1997). Asimismo, la baja frecuencia o falta de fuegos, conjuntamente con el pastoreo continuo y severo, la disponibilidad de propágulos de especies arbustivas y condiciones que favorecen el establecimiento de plántulas de especies leñosas, contribuyen al reemplazo de las especies deseables por especies anuales como *Bromus mollis*, *Medicago minima* y *Erodium cicutarium*, y especies arbustivas tales como *Geoffroea decorticans*, *Brachyclados lycioides*, *Condalia microphylla*, *Chuquiraga erinacea*, *Larrea divaricata*, *Schinus fasciculatus*, *Lycium chilense*, *Prosopidastrum globosum* y *Prosopis alpataco* (Distel y Bóo, 1996; Giorgetti *et al.*, 2000).



Foto 2.1: Chacra Experimental Patagones, clausura de 12 años. Parcelas experimentales.

2.4 Caracterización de las especies en estudio

A continuación se presenta una breve descripción de las seis especies evaluadas en este estudio:

1. *Amelichloa ambigua* (Speg.) Arriaga & Barkworth: (Foto 2.2) Gramínea cespitosa, erecta. Forma matas grandes. Perenne, invernial. Puede llegar a medir hasta un metro de altura. Las cañas son glabras, lisas, finas y erectas. Láminas de 20-40 cm de largo por 1 mm de ancho, plegadas, algo pilosas en el margen y muy punzantes. Las panojas son angostas y algo péndulas. Rebrotan en otoño, vegetan en invierno, florecen y fructifican a principios de verano (Cano, 1988). Muy frecuente en las estepas prístinas del oeste y sur de la provincia de Buenos Aires, Córdoba y La Pampa (PlanEAR, 2010), también ha sido hallada en el Uruguay (Cabrera y Torres, 1970). Se halla en el oriente de la Patagonia hasta la provincia de Santa Cruz (Roig, 1978). Según IBODA (2014) es endémica de la Argentina. Es común en suelos secos arenoso-francos y franco-arenosos. Es dominante en planicies que han sido sobrepastoreadas. El ganado solo la despunta cuando no hay otro tipo de forraje. Es muy difícil erradicarla por la gran cantidad de semillas aéreas que produce y por las otras semillas encerradas en sus cañas. Los fuegos recurrentes de verano y los arados no la eliminan totalmente (Cano, 1988).



Foto 2.2: Detalle de las láminas, vainas, y panojas (A), y de la arquitectura de una planta adulta (B)

2. *Atriplex semibaccata* R. Br.: (Foto 2.3) Hierba perenne (IBODA, 2012), con ramas tendidas de hasta 1 m. Hojas de 10-20 (60) × 5-15 mm, oblongas, enteras o denticuladas, cenicientas en la cara abaxial. Flores estaminadas en glomérulos axilares y paucifloros, en la extremidad de las ramas; las pistiladas solitarias ubicadas más abajo. Bractéolas fructíferas de 4-5 × 4,5 mm, rómbicas, enteras o denticuladas, dorso liso con nervadura notable, carnosas y rojizas a la madurez (Giusti, 1997). Originaria de Australia. Fue llevada a varios países de América por su valor como forrajera de zonas áridas. En Argentina fue introducida hacia principios del siglo pasado, en donde actualmente se halla naturalizada desde Jujuy a Chubut. Florece en diciembre y enero, y fructifica de enero a marzo. Se reproduce por semillas y gajos (Tolaba, 2006).



Foto 2.3: Detalle de las láminas y bractéolas fructíferas (A), y de la arquitectura de una planta adulta (B)

3. *Larrea divaricata* Cav.: (Foto 2.4) Arbusto multicaule, inerme, perennifolio. Tallos leñosos, resinosos y cubiertos de pelos aplicados. Hojas opuestas, con dos folíolos unidos en la base, de color verde claro en las hojas jóvenes y verde oscuro en las adultas. Flores solitarias con 5 pétalos amarillos. El fruto es una cápsula velluda que se separa en 5 partes (mericarpios), con una sola semilla en cada una. Florece a mediados de primavera, la fructificación es larga llegando, a veces, hasta el otoño (Cano, 1988). Esta especie es la más difundida de todas las del género, desde México hasta la Patagonia chilena y argentina, en la región seca del oeste. En Argentina habita desde Mendoza y el límite sur de la provincia de Buenos Aires hasta Chubut. Caracteriza a la provincia fitogeográfica del Monte (Ruiz Leal, 1972). Un estudio hecho en *L. divaricata* mostró que las raíces excretan inhibidores que impiden la germinación de sus propias semillas o matan las plántulas (Gruneisen *et al.*, 1996). En el campo no se observan plántulas de *Larrea* debajo de los individuos adultos, pero si entre

ellos. La inhibición parece ser específica ya que individuos de otras especies crecen debajo de los individuos adultos de *L. divaricata* (Gruneisen *et al.*, 1996)



Foto 2.4: Detalle de las láminas, flores y frutos (A) y de la arquitectura de una planta adulta (B)

4. *Nassella longiglumis* (Phil.) Barkworth: (Foto 2.5) Gramínea cespitosa, erecta, forma matas grandes. De 0,80 a 1,40 m de altura. Las hojas con vainas pajizas, pilosas en el dorso y ciliadas en el margen. Lígula membranácea. Un mechón de pelos largos crece a los costados de la lígula. Láminas planas atenuadas hacia el ápice, no punzantes, finamente surcadas (Cano, 1988). Presenta glumas de gran tamaño (24 mm o más, rara vez menores), antecios cilíndricos con corona conspicua y lema pubescente. Arista retorcida, fuerte, de 6-8 cm. (Cialdella *et al.*, 2013). Rebrotan en marzo-abril, vegetan en invierno, florecen y fructifican en noviembre-diciembre. Reposan en verano. Crece en el centro de la Argentina y Uruguay; en Buenos Aires es frecuente en los sectores de la estepa no disturbados, especialmente en el oeste y sur; más escasa cerca de la ciudad de Buenos Aires (Cabrera y Torres, 1970). En Uruguay crece en el departamento Montevideo; entre 0-2900 m s.n.m. (IBODA, 2012). Común en suelos franco-arenosos. Es una de las especies de la vegetación prístina (Distel y Bóo, 1996). Muy apetecida por el ganado, ofrece buen volumen de forraje. Incrementa su volumen en áreas excluidas al pastoreo (Distel y Bóo, 1996). Resiste bastante el pastoreo intensivo (Cano, 1998; Moretto y Distel, 1997). Especie de etapas serales tardías, de mayor capacidad competitiva que las especies de etapas serales tempranas (Saint Pierre *et al.*, 2002, 2004). Los descansos permitidos con un sistema de pastoreo rotativo favorecen su permanencia en la comunidad vegetal (Giorgetti *et al.*, 1997).



Foto 2.5: Detalle de las láminas y panoja (A) y de la arquitectura de una planta adulta (B)

5. *Nassella tenuis* (Phil.) Barkworth: (Foto 2.6) Gramínea baja, débilmente cespitosa. Perenne, invernifera. De 0,10 a 0,50 m de altura. Vainas basales blancuzcas. Ligula membranosa, pequeña, con largos pelos a sus costados. Láminas planas, cortas, con cierta pilosidad. Panojas erectas, algo pendientes a la madurez. Espiguillas unifloras, pediceladas, con glumas linear lanceoladas, algo violáceas. Rebrotan en marzo-abril, vegetan en invierno, florecen y fructifican en noviembre-diciembre. Reposan en verano (Cano, 1988). Especie del centro y sur de la Argentina. Hacia el oeste alcanza el pie de los Andes, hacia el este el sur de la provincia de Buenos Aires, y hacia el sur llega hasta Santa Cruz por la Patagonia extraandina (Roig, 1978). Crece en suelos arenoso-francos o francos. Soporta muy bien el pastoreo, aunque se agota con el sobrepastoreo muy prolongado. Por su alta frecuencia y abundancia puede considerarse una especie clave de manejo. El manejo rotativo de los potreros permite descansos en distintas estaciones favoreciendo su persistencia (Cano, 1988).



Foto 2.6: Detalle de las láminas y panoja (A) y de la arquitectura de una planta adulta (B)

6. *Schinus fasciculatus* (Griseb.) I.M.Johnst.: (Foto 2.7) Arbusto espinoso, perenne, muy ramoso. Tallo muy ramificado, con ramas jóvenes pubescentes y espinosas. Las adultas son glabras. Hojas cortas, anchas, enteras o sinuadas en las ramas jóvenes; oblongas-lanceoladas, de borde entero en las adultas. Flores pequeñas, en racimos de 10-20 flores amarillentas. Fruto globoso, de 4-5mm, rojo oscuro, con una sola semilla (Canno, 1988). La floración se produce en octubre-noviembre, la fructificación en noviembre y la dispersión de las semillas a fines de noviembre-diciembre. Sus semillas germinan en agosto-septiembre-octubre (Giorgetti *et al.* 2000; Steibel y Troiani, 2008). A pesar que su valor como especie forrajera es reducido, sus frutos resultan comestibles para aves y herbívoros domésticos y silvestres (Martín *et al.*, 2001). Además se ha citado a esta especie como melífera, muy visitada por las abejas al momento de su floración (Pensiero *et al.*, 2005).



Foto 2.7: Detalle de las láminas y flores (A) y de la arquitectura de una planta adulta (B)

OBTENCIÓN DE PLANTAS, DISEÑO EXPERIMENTAL Y TRATAMIENTOS

3.1 Obtención de plantas:

A partir de la información florística regional se seleccionaron aquellas especies cuyos disemínulos debían ser colectados en el campo. Las especies se seleccionaron teniendo en cuenta su condición de gramíneas, y dicotiledóneas herbáceas y leñosas más comunes en los pastizales naturales de la región (Giorgetti et al., 1997). Ellas incluyeron:

Gramíneas perennes: *Amelichloa ambigua* (Speg.) Arriaga & Barkworth, *Nassella longiglumis* (Phil.) Barkworth, *Nassella tenuis* (Phil.) Barkworth, *Pappostipa speciosa* (Trin. & Rupr.) Romasch y *Poa ligularis* Nees ex Steud.

Dicotiledóneas herbáceas perennes: *Atriplex semibaccata* R. Br., *Baccharis gilliesii* A. Gray, *Baccharis trimera* Spreng y *Sphaeralcea australis* Speg

Dicotiledóneas arbustivas perennes: *Condalia microphylla* Cav., *Larrea divaricata* Cav y *Schinus fasciculatus* (Griseb.) I. M. Johnst.

Las tareas de campo para la colecta de disemínulos se organizaron teniendo en cuenta la fenología de cada especie. En el verano de 2010/2011, se recolectaron disemínulos (antecios + aristas) de *P. ligularis*, *P. napostaense*, *N. tenuis* y *A. ambigua* en la Chacra Experimental Patagones (en adelante "Chacra Experimental"), que se pusieron a germinar a partir de abril de 2011. Las mismas se colocaron en cajas de Petri entre hojas de papel de filtro. Las cajas se mantuvieron en condiciones de laboratorio (temperatura $\approx 20^{\circ}\text{C}$; luz/oscuridad=12/12 hs.), permanentemente humedecidas con agua destilada. El porcentaje de germinación de *P. ligularis* fue de 0%. Con respecto a *N. tenuis* y *A. ambigua*, el porcentaje de germinación de la primera fue mayor (49,66%) que la segunda (6,60%). La remoción de la pálea y la lema en *N. tenuis* y *A. ambigua* aumentó el porcentaje de germinación de ambas especies.

Debido al fracaso en la germinación de semillas de *P. ligularis* (0% de germinación) durante 2011, esta especie fue eliminada del estudio y reemplazada por *Nassella longiglumis*, que, al igual que la anterior, es de etapas serales tardías, palatable, tolerante al pastoreo y competitiva (Distel y Bóo, 1996; Saint Pierre et al., 2002, 2004; Páez et al., 2005). Al no contar con semillas de esta especie, se procedió a la división de matas con ejemplares procedentes de la Chacra Experimental durante mayo y junio del 2012. Desde que el número

de plantas de *A. ambigua*, *N. longiglumis* y *N. tenuis* fue insuficiente para comenzar el estudio, se empleó el método de división de matas en las tres especies.

En los arbustos, se realizaron ensayos de germinación con semillas de *Schinus fasciculatus*. Solo se observó germinación en semillas desnudas (sin exocarpo). Los mayores porcentajes de germinación fueron de 8,75% y 11,87%, para los tratamientos de (1) semillas sin exocarpo y (2) desnudas con escarificación mecánica, respectivamente. Para los demás tratamientos, (3) sin exocarpo, (4) con escarificación química; (5) sin exocarpo en remojo y (6) sin exocarpo con humo, los porcentajes de germinación fueron de 3,15%; 4,2% y 6% respectivamente. Se utilizó humo porque el mismo incrementó significativamente el porcentaje de germinación en especies de *Acacia caven*, *Baccharis vernalis* y *Trevoa quinquenervia* (Figuroa y Jaksic, 2004). Debido al bajo número de semillas germinadas de esta especie se procedió al trasplante directo de ejemplares pequeños (hasta 15 cm de altura) desde el Monte de la Chacra Experimental. De la misma manera se procedió con *Larrea divaricata* y *Condalia microphylla*, por no encontrarse la suficiente cantidad de semillas de estas especies al momento de iniciar el estudio. Desafortunadamente, *C. microphylla* debió ser descartada de este estudio debido a que el número de trasplantes obtenidos no fue suficiente. En diciembre de 2010, enero y febrero de 2011 se recolectaron semillas de *Chuquiraga erinacea*. Esta especie mostró un elevado porcentaje de germinación (superior al 79%). Sin embargo, las plántulas emergentes fueron atacadas por isocas cavadoras, probablemente presentes en el suelo tamizado (Lilian Deschamps, Dpto. de Agronomía UNSur, comunicación personal).

Desde fines de verano y durante el otoño de 2011 se colectaron semillas de *Sphaeralcea australis* y *Baccharis gilliesii*. Se observó un bajo porcentaje de germinación en *S. australis*, por lo que las plantas de esta especie se obtuvieron por el método de reproducción vegetativa, que tampoco resultó lo suficientemente exitoso e implicó no trabajar con esta especie en este estudio. Las plantas obtenidas de *B. gilliesii* no sobrevivieron luego de ser transplantadas, posiblemente debido a la infección por alguna especie fúngica. El porcentaje de germinación de *B. crispera* fue prácticamente nulo, debido a la presencia de un alto porcentaje de semillas vanas. En vista del fracaso en la obtención de individuos de las especies antes mencionadas, y debido a la respuesta positiva al trasplante que tienen las especies del género *Atriplex* (Passera y Borssetto, 1989; Passera *et al.*, 2010; Commander *et al.*, 2009), se decidió trabajar con *Atriplex semibaccata* (Foto 3.1). Es de destacar que el total de semillas puestas a germinar de las diferentes especies fue de 1260. Esto indica que se perdieron más de 10 meses de trabajo en el intento de obtener eventualmente plantas de éstas especies a partir de la germinación de sus disemínulos bajo condiciones de laboratorio.



Foto 3.1. Vista de plántulas de *Atriplex semibaccata*, creciendo bajo condiciones de invernáculo

Plantas obtenidas por división de matas y/o plántulas con radícula y al menos una hoja en expansión (*A. ambigua*, *A. semibaccata*, *N. longiglumis*, *N. tenuis*) y plantas obtenidas por trasplante (*L. divaricata*, *S. fasciculatus*) fueron colocadas en macetas plásticas.

Todas las macetas (0,5; 1 y 1,5 litros, dependiendo el tamaño de las plantas) se llenaron con suelo tamizado proveniente del sitio de estudio, se regaron periódicamente y se controló manualmente la emergencia de malezas y otras especies no deseadas. Luego de un período de 6 meses en el invernáculo, las plantas se colocaron bajo condiciones naturales durante 3 meses a fin de favorecer su aclimatación antes de su traslado definitivo al campo. El número de individuos sobrevivientes de cada especie, obtenido por distintos métodos, con respecto al total de individuos obtenidos, se puede observar en la siguiente Tabla (3.1)

Especie	Número de plantas obtenidas	Número de plantas sobrevivientes	Porcentaje de supervivencia	Método de obtención
<i>Amelichloa ambigua</i> (Speg.) Arriaga & Barkworth	960	620	64,58	Semilla, división de mata
<i>Atriplex semibaccata</i> R. Br.	700	510	72,86	Semilla
<i>Nassella longiglumis</i> (Phil.) Barkworth	624	500	80,13	División de mata
<i>Nassella tenuis</i> (Phil.) Barkworth	1365	560	41,03	Semilla, división de mata
<i>Larrea divaricata</i> Cav.	750	400	53,33	Trasplante
<i>Schinus fasciculatus</i> (Griseb.) I.M. Johnst.	920	415	45,11	Trasplante

Tabla 3.1: Número de plantas obtenidas y sobrevivientes, porcentaje de supervivencia, y métodos de obtención de las plantas de especies utilizadas en el estudio.

3.2 Trasplante a parcelas experimentales

En noviembre de 2005 se delimitó en la Chacra Experimental, una clausura al acceso de herbívoros domésticos y silvestres de 0,025 ha (Foto 3.2). A principios de octubre de 2012 se acondicionó el terreno para facilitar el establecimiento de los plantines. A fin de descompactar el suelo, utilizado en estudios previos (Torres *et al.*, 2010, 2011, 2013, 2014), controlar las malezas y airear el suelo se realizaron dos pasadas con un arado de cinceles, dos pasadas con rastrillo, y dos pasadas más con cultivadora. La cubierta vegetal se retiró a una profundidad de 20 cm aproximadamente. A esta profundidad se llegó a la capa de arena debajo de la tierra cultivable. Se eliminaron todas las malezas presentes y se marcaron las parcelas experimentales de 1,25 m x 1,25 m. Durante un mes se colocaron 2808 plantas en las mismas. Se usaron 36 plantas por parcela, distanciadas 25 cm (de centro a centro de cada planta) en líneas horizontales y verticales. Las plantas fueron dispuestas de esta manera a fin de uniformar las relaciones competitivas entre las mismas, similarmente a los efectuado por Busso *et al.* (1989 a, b; 1990; 1995); Becker *et al.* (1997 a, b, c); Flemer *et al.*

(2002a, b) y Torres *et al.* (2010, 2011, 2013, 2014). Las plantas ubicadas en la periferia de cada parcela no fueron utilizadas en las diferentes determinaciones efectuadas en esta tesis.



Foto 3.2: Parcela de *A. semibaccata* (monocultivo).

3.3 Diseño experimental

En total, el experimento constó de 66 parcelas, cada una de 1,25 m² [4 tratamientos (monocultivo de cada una de las 6 especies y combinaciones de 2, 4 y 6 especies) x 6 réplicas/tratamiento (6 bloques)= 54 parcelas útiles + 12 parcelas no útiles]. Cada bloque contuvo monocultivos de todas las especies (*Nassella tenuis*, *Nassella longiglumis*, *Amelichloa ambigua*, *Atriplex semibaccata*, *Schinus fasciculatus* y *Larrea divaricata*), y una parcela con mezcla de dos (*Nassella tenuis* y *Atriplex semibaccata*), cuatro (*Nassella tenuis*, *Atriplex semibaccata*, *Nassella longiglumis* y *Schinus fasciculatus*) y seis especies (*Nassella tenuis*, *Nassella longiglumis*, *Amelichloa ambigua*, *Atriplex semibaccata*, *Schinus fasciculatus* y *Larrea divaricata*), siguiendo un diseño sustitutivo (es decir la densidad total de plantas juveniles fue igual en todas las parcelas) (Figura 3.1). Dentro de cada mezcla de especies, la combinación de especies fue aleatoria. La distribución de las especies en las distintas combinaciones (2, 4, 6 especies) se muestra en la Figura 3.2. Se reservaron 629 plantas para reponer plantas muertas en las parcelas.

Además, para las especies con un bajo número de individuos sobrevivientes (*Pappostipa speciosa*, *Sphaeralcea australis* y *Condalya microphylla*) se utilizó un diseño especial. En dos bloques se agregó una parcela con monocultivo de *Pappostipa speciosa* y una

parcela más con mezcla de las 6 especies anteriores, pero reemplazando una gramínea (*N. longiglumis*) por *P. speciosa*. En otros dos bloques, se agregó una parcela con monocultivo de *Sphaeralcea Australis* y una parcela más con mezcla de las 6 especies del diseño original pero reemplazando a la dicotiledónea herbácea (*A. semibaccata*) por *S. australis*. Finalmente, en los últimos dos bloques se agregó una parcela con monocultivo de *Condalya microphylla* y una parcela más con mezcla de las 6 especies anteriores, pero reemplazando uno de los arbustos (*S. fasciculatus*) por *C. microphylla*. Ninguna de estas tres especies (*P. speciosa*, *S. australis* y *C. microphylla*) sobrevivió al verano del 2011, por lo que estas 12 parcelas fueron descartadas, sin afectar el ensayo general (Figura 3.1).

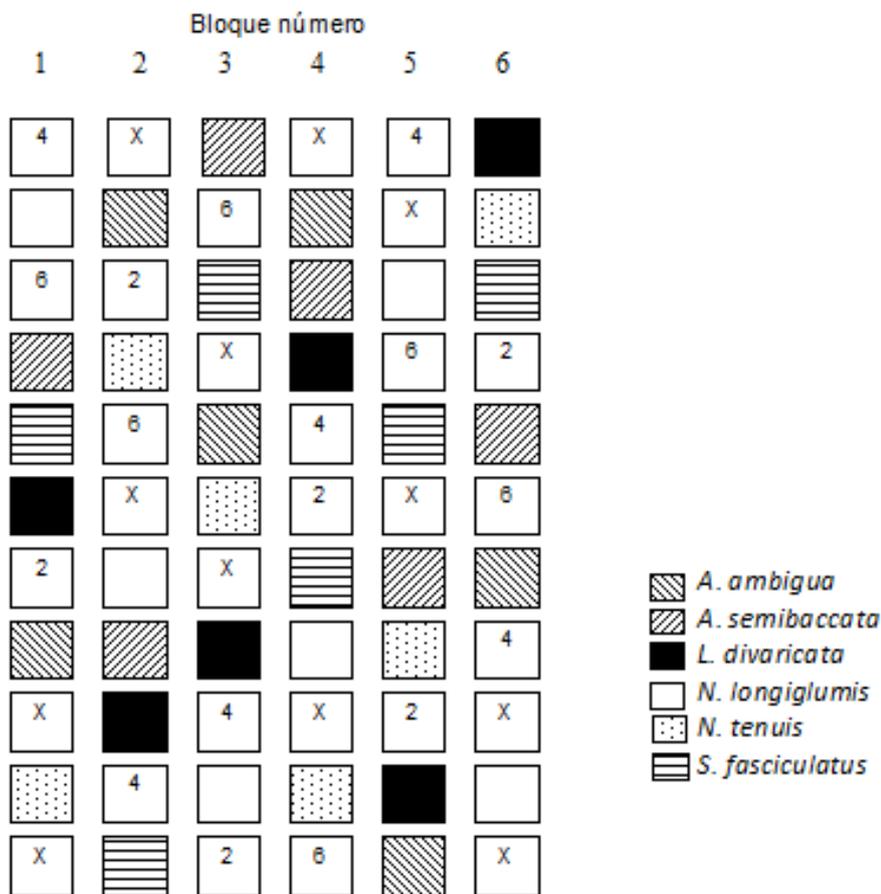


Figura 3.1: Diseño experimental. Dentro de cada uno de los 6 bloques, las parcelas con los números 2, 4 y 6 en su interior estuvieron conformadas, respectivamente, por ese número de especies. Las parcelas con X son aquellas que contuvieron las especies con un bajo número de individuos sobrevivientes, que finalmente no se utilizaron. El resto de las parcelas contuvo los monocultivos de las especies antes mencionadas.

Hacia el centro de la periferia de cada parcela se marcó una planta por especie para determinaciones de demografía y crecimiento aéreo (y factores que los determinan). Además, se marcó una planta por especie para cada una de las siguientes determinaciones: respiración

microbiana y actividad enzimática de los microorganismos del suelo, y porcentaje de colonización del sistema radical por hongos formadores de micorrizas arbusculares. Las plantas marcadas fueron muestreadas todos los meses durante dos años consecutivos. El diseño fue completamente aleatorizado, con réplicas balanceadas ($n=6$), con bloques, especies y número de combinaciones de especies como factores.

COMBINACIÓN DE DOS ESPECIES

N _t	A _s	N _t	A _s	N _t	A _s
A _s	N _t	A _s	N _t	A _s	N _t
N _t	A _s	N _t	A _s	N _t	A _s
A _s	N _t	A _s	N _t	A _s	N _t
N _t	A _s	N _t	A _s	N _t	A _s
A _s	N _t	A _s	N _t	A _s	N _t

COMBINACIÓN DE CUATRO ESPECIES

S _f	A _s	N _l	N _t	S _f	A _s
N _l	A _s	N _l	N _t	S _f	N _t
A _s	N _l	N _t	S _f	A _s	N _l
S _f	A _s	S _f	A _s	N _l	A _s
N _t	S _f	A _s	N _l	A _s	A _s
N _l	S _f	N _t	N _l	A _s	S _f

COMBINACIÓN DE SEIS ESPECIES

N _t	L _d	N _l	N _l	A _a	S _f
N _l	A _a	N _l	S _f	L _d	N _t
N _l	N _t	L _d	S _f	N _l	L _d
L _d	S _f	N _t	L _d	N _t	S _f
S _f	N _l	S _f	A _a	S _f	N _l
A _a	S _f	A _a	N _t	S _f	A _a

Figura 3.2: Distribución de especies en las parcelas para las distintas combinaciones de especies estudiadas. N_t: *Nassella tenuis*; A_s: *Atriplex semibaccata*; S_f: *Schinus fasciculatus*; N_l: *Nassella longiglumis*; L_d: *Larrea divaricata*; A_a: *Amelichloa ambigua*

3.4 Limitantes en la obtención de plantas en algunas de las especies vía la germinación de sus semillas.

Con respecto al fracaso en la germinación de semillas de *P. ligularis*, Martín R. Aguiar informó (Cátedra de Ecología – IFEVA, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, com. pers.) que la germinación de *P. ligularis* a campo es episódica. Esto se refleja en una probabilidad del 50% de germinación nula. Solamente 1 de cada 14 años se dan eventos de aproximadamente un 50% de germinación en esta especie (Aguiar, com. pers.). A pesar que existe una gran variación intraespecífica en los parámetros fisiológicos que determinan su germinación, esta fue insuficiente para modificar su comportamiento episódico. Este comportamiento es propio de esta especie.

En las demás especies de gramíneas, al no contar al momento de iniciado el estudio con la suficiente cantidad de semillas de algunas especies, se procedió a la división de matas de ejemplares adultos. La división de matas es una técnica de propagación difundida con gran éxito entre las gramíneas. La mejor estación para multiplicarlas es cuando se encuentran en activo crecimiento (Fioretti *et al.*, 2009). Las que presentan actividad en invierno, como es el caso de las gramíneas estudiadas, pueden dividirse en la primavera temprana o a fines del verano hasta mitad del otoño. Von Schmieden (Von Schmieden, 1969) recomienda el otoño. Con respecto al resto de las gramíneas estudiadas, *P. napostaense* se caracteriza por tener una alta proporción de semillas con dormición (Cabeza, 1989; Mayor *et al.*, 2003). Esta condición está relacionada con la presencia de las glumelas (Cabeza, 1989; Distel *et al.*, 1992; Mayor *et al.*, 2007), ya que al eliminarlas los porcentajes de germinación pasan del 51 al 92% (Cabeza, 1989). Las semillas de *N. tenuis* también exhiben un alto grado de dormición. La remoción de la lemma y palea incrementan la germinación, lo cual sugiere que estas estructuras pueden llegar a contener inhibidores de la germinación. Además de sus posibles características inhibidoras, la lema y palea también impondrían una restricción mecánica en la absorción de agua y / o de oxígeno por el embrión (Distel *et al.*, 1992).

En el caso de los arbustos, principalmente en *Schinus fasciculatus*, se obtuvo una baja germinación. Estos bajos valores se asemejan a los encontrados para otras especies de zonas semiáridas (Díaz Arias, 2012). La menor germinación en algunas especies, se puede atribuir (1) a la gran cantidad de semillas y frutos vanos, y a (2) la inmadurez, por deficiente llenado de las semillas, observable a simple vista (Alzugaray, 2007). De las semillas de *S. fasciculatus* que no germinaron, una cuarta parte estaban vacías y un tercio resultaron no viables (Díaz Arias, 2012). Esto podría deberse a un elevado déficit hídrico ya que en el año (2009), en que se formaron las semillas utilizadas, se registró una precipitación anual extremadamente baja (195, 5 mm) (Díaz Arias, 2012). La baja viabilidad encontrada para *S.*

fasciculatus también se podría relacionar al hecho que las semillas utilizadas en este estudio fueron colectadas del suelo mezcladas con la hojarasca y la broza de la superficie del mismo (Marañón, 2001). Particularmente para los árboles y arbustos de zonas áridas, en los que se incluye la especie en estudio, se ha citado como común la ausencia de bancos de semillas persistentes (Villagra, 2000), es decir que sus semillas no permanecerían disponibles para germinar por más de un año. Además, el tiempo durante el cual las semillas conservan su poder germinativo varía mucho de una planta a otra (Díaz Arias, 2012).

La longevidad máxima que puede alcanzar una semilla en el suelo depende de las condiciones del medio y de las características biológicas de la especie. Las grandes perturbaciones por agentes naturales episódicos que afectan a la capa superficial del suelo pueden destruir un número importante de la reserva de semillas de la comunidad. En las zonas áridas, las lluvias torrenciales provocan la erosión y el arrastre del suelo, y pueden suponer la pérdida del 6-12% de la reserva de semillas del suelo (García-Fayos *et al.*, 2001). Este sería el caso de *S. fasciculatus*, pues sus semillas fueron sometidas a un estrés hídrico que no sólo incluyó las bajas precipitaciones en el 2009 (195,5 mm), período de su formación, sino también un exceso de lluvias (525,5 mm) en el 2010, durante el periodo de su diseminación y estaba en el suelo. Durante el estudio, se encontró además una gran cantidad de semillas comidas de *S. fasciculatus*, quizás asociada a la presencia de insectos. Algunas especies de insectos que se han citado como parásitas en otras especies de leñosas (por ejemplo, para semillas del género *Prosopis*) son: *Tainarys venata*, *T. schini*, *T. sordida*, *Calophya orbicola sp*, *C. gallifex*, *C. duvauae*, *C. catillicola* (Burckhardt y Basset, 2000; Palleres, 2007).

Al momento de iniciar el estudio, tampoco se encontró la suficiente cantidad de semillas de *Larrea divaricata* y *Condalia microphylla*. Esto también se podría deber, como mencionamos anteriormente, al elevado déficit hídrico en el año 2009, año en el que se formaron las semillas utilizadas, y al exceso de lluvias en el 2010 que provocaron un arrastre de suelo, con la consecuente pérdida de semillas.

Se colectó una buena cantidad de semillas de la herbácea *Sphaeralcea australis*, pero se observó en éstas un bajo porcentaje de germinación. Baskin y Baskin (1998) informaron la existencia de una dormancia exógena en las semillas de otras especies de este género. Se decidió finalmente trabajar con *Atriplex semibaccata*. Dicha especie está adaptada a entornos con escasez de agua, gran intensidad lumínica y altas temperaturas (Barroso *et al.*, 2005). Se la halló con frecuencia en terrenos modificados de la Chacra Experimental. La germinación se incrementó en varias especies de *Atriplex* luego de la remoción de las brácteas de las semillas (Stevens *et al.*, 2006). Como resultado, la remoción de las brácteas de *A. semibaccata*, contribuyó a un elevado porcentaje de germinación (72,86%).

EFFECTOS DE LA IDENTIDAD Y RIQUEZA DE ESPECIES VEGETALES EN PARCELAS EXPERIMENTALES Y BAJO CONDICIONES NATURALES Y SOBRE PARÁMETROS DEMOGRÁFICOS, DE CRECIMIENTO, Y FACTORES QUE LO DETERMINAN.

4.1 Introducción

Los experimentos de biodiversidad en pastizales a menudo han revelado un aumento de la producción de biomasa aérea en parcelas con mezclas de especies (Loreau y Hector 2001, Roscher et al. 2005; Spehn et al. 2005; Tilman et al. 2001; Van Ruijven y Berendse 2005). Las relaciones de productividad-diversidad son rutinariamente descritas principalmente en términos de riqueza de especies. Sin embargo, estas relaciones pueden verse afectadas por la estrategia y plasticidad fisiológica que caracteriza cada especie (Fridley, 2001; Loreau, 2010; Zavaleta et al., 2010). Durante mucho tiempo se reconoció que el aumento en la riqueza de especies conducía a beneficios en términos de servicios ecosistémicos, incluyendo productividad, y la estabilidad interanual de los forrajes (Milne, 2004; Sanderson, et al. 2004, Weigelt et al., 2009). Sin embargo, diferentes comunidades de vegetación pueden presentar diferentes efectos sobre la biodiversidad según la estrategia funcional (Grime 1979, Tilman 1990) y la plasticidad fisiológica (Sultan 2000), que son factores que caracterizan cada especie vegetal individual y que son susceptibles de modificar las interacciones entre las especies las especies (Pontes et al., 2012).

La fisonomía de la vegetación en el monte es pastizal con plantas leñosas dispersas (Distel y Bóo, 1996). La influencia de la herbivoría, el fuego, el suelo y el clima en ambas capas de vegetación han sido estudiados a fondo (Sala, 1988, McNaughton, 1991). Sin embargo, el entendimiento de las interacciones entre las especies herbáceas, gramíneas y leñosas perennes en ecosistemas semiáridos sigue siendo difícil de alcanzar.

Estudios recientes exploraron los efectos de la comunidad sobre las especies vegetales. En algunos de estos estudios, se introdujeron especies en las comunidades existentes por adición de semillas o como individuos trasplantados (Scherber et al., 2006; Mwangi et al., 2007). Otros estudios investigaron los efectos de la riqueza específica en poblaciones individuales de plantas dentro de la comunidad (Jumpponen et al., 2005; Roscher et al., 2007). Diferentes respuestas de especies individuales, es decir, negativas, neutras o efectos positivos de la riqueza de las especies comunitarias en la producción de biomasa de las especies, indican que la idiosincrasia de las especies puede ser un factor clave en estos estudios.

Las teorías ecológicas hacen predicciones divergentes sobre si las especies existentes inhiben o promueven el establecimiento de nuevas especies y qué aspectos de la composición de la comunidad determinan estas interacciones; la diversidad, las especies dominantes individuales y las interacciones neutras fueron los argumentos mas importantes (Gilbert et al., 2009). Uno de los objetivos fundamentales de la ecología es entender los procesos que determinan la diversidad de especies y, a su vez, entender cómo esta diversidad afecta los procesos de los ecosistemas (Chesson 2000, Srivastava y Vellend 2005). Varios estudios han demostrado que aunque algunas comunidades ecológicas pueden inhibir competitivamente el establecimiento de nuevas especies, otras facilitan su establecimiento (Smith et al., 2004, Brooker et al., 2008). El establecimiento de plántulas es una etapa clave en el crecimiento de la población (Emery y Gross 2007). Hay estudios que muestran grandes efectos específicos de la especie sobre el establecimiento de plántulas. Las interacciones de las especies pasan de ser facilitadoras a competitivas. (Gilbert et al., 2009). Además, no está claro qué atributos de la composición de la comunidad son los más importantes para determinar el establecimiento de nuevas especies. La competencia intra e interespecífica, es decir monocultivo versus combinaciones de especies, es un proceso ecológico primario que limita el éxito la restauración de pastizales (Allen 1995; Brown et al. 2008). La teoría clásica de la competencia predice que la competencia intraespecífica debe ser mayor que la competencia entre especies, porque los individuos de la misma especie comparten necesidades de recursos similares (Tilman 1982; Fowler 1986; Goldberg y Barton 1992). Sin embargo, estudios más recientes afirman que estos resultados son variables (Mangla et al., 2011). Mientras algunos estudios muestran una fuerte competencia intraespecífica (Sheley y Larson 1994; Velagala et al 1997; Wassmuth et al. 2009), otros indican una intensa competencia entre especies (Young y Mangold 2008; Vásquez et al. 2008; Blank 2010). Estas diferencias pueden deberse a que las plantas pasan por diferentes etapas fisiológicas y la competencia ocurre no sólo dentro de una misma especie, sino también dentro y entre dichas diferentes etapa fisiológicas (Cameron et al. 2007). En numerosas ocasiones se ha estudiado el efecto de especies particulares sobre el crecimiento de otras (Belsky et al., 1989; López-Pintor et al., 2006, Blázquez et al., 2014). Por ejemplo, en estudios realizados sobre *Nassella longiglumis*, *Piptochaetium napostaense*, *Larrea divaricata* y *Prosopis caldenia*, se encontró que la longitud total verde en *N. clarazii* y *P. napostaense* fue mayor debajo de la copa de *P. caldenia* o *L. divaricata* que en sitios abiertos. Esto podría deberse al contenido de nitrógeno y materia orgánica en el suelo debajo de las especies leñosas (Blázquez et al., 2014). Sin embargo, los estudios sobre interacciones generalmente se realizan en condiciones de campo natural, en comunidades ya establecidas. Estudios realizados en cultivares de *Lolium perenne* indicaron que el aumento de la riqueza las comunidades experimentales tuvieron efectos negativos (Roscher et al., 2008). Esto se debió a la formación reducida de tallos en especies de este género con el aumento de la riqueza específica en la comunidad, probablemente por el efecto de sombreado de especies más altas y competitivas,

que no podía ser compensado por un aumento en el macollaje de individuos más pequeños. Las plantas más pequeñas tienen una probabilidad menor de sobrevivir. Una disminución en el tamaño individual de las plantas con aumentos de la riqueza de las especies vegetales a largo plazo resultan en la extinción de *L. perenne* en estas comunidades, ya que está asociada con una producción reducida de semillas, y el establecimiento de semillas es el mecanismo predominante de regeneración en esta gramínea (Roscher et al., 2008). También se han realizado estudios sobre si la producción de biomasa en el suelo aumenta con la riqueza de especies en experimentos de biodiversidad vegetal. Poco se sabe sobre los mecanismos directos que causan este resultado (Wacker et al., 2009).

Por otro lado, la interacción entre especies arbóreas o arbustivas y especies herbáceas en los trópicos también ha sido ampliamente discutida (Walker y Noy-Meir, 1982; Tainton y Walker, 1992; Scholes y Archer, 1997). La separación de nicho entre especies herbáceas y arbustivas, con lo que las hierbas son competidoras superiores en las capas superiores del suelo mientras que los arbustos tienen acceso exclusivo a las capas más profundas del suelo, ha recibido el apoyo de varias investigaciones (Belsky, 1990). Otros estudios han demostrado que, dependiendo de situaciones especiales, los arbustos y las hierbas pueden competir por los recursos donde sus sistemas de raíces se superponen (Scholes y Walker, 1993; Belsky, 1994). Esta condición podría ser cierta cuando se establecen plantaciones de arbustos dentro de una comunidad madura de hierbas (Fetene, 2003).

Efectos de la diversidad vegetal de las comunidades sobre procesos ecosistémicos han recibido recientemente una gran atención. Sin embargo, los efectos de la riqueza específica y riqueza de grupos funcionales en el rendimiento de especies vegetales individuales y su magnitud relativa a los efectos de la composición de la comunidad, han sido descuidados. Además, estos efectos de la riqueza específica varían enormemente entre grupos funcionales (Schmidtke et al., 2010). Hasta la fecha, no hay estudios que analicen las respuestas de plantas individuales a los cambios en la diversidad y riqueza de una comunidad, lo que dificulta la comprensión mecanicista de los efectos de la diversidad y riqueza vegetal (Schmidtke et al., 2010).

El efecto de distintas combinaciones de especies perennes, herbáceas y arbustivas sobre la demografía, crecimiento y los componentes del crecimiento se han estudiado en varias especies (Tjoelker et al., 2005; Daßler et al., 2008; Schmidtke et al., 2010; Gubsch et al., 2011; Abbas et al., 2013). Sin embargo, el efecto de la riqueza específica sobre dichas variables no se ha estudiado en varias riquezas específicas de las especies en estudio. La tasa de crecimiento relativo es una medida estandarizada de crecimiento, con la ventaja de evitar, en la medida de lo posible, las diferencias inherentes en la escala entre organismos contrastantes, de manera que sus desarrollos pueden ser comparados en una base equitativa (Hunt 1990). Aplicaciones de la

tasas relativas de crecimiento incluyen el estudio de peso seco, biomasa, área foliar, área basal, entre otros (Pommerening y Muszta, 2015).

En este capítulo se evaluó el efecto de la riqueza de especies sobre la demografía, distintos componentes del crecimiento y producción de área foliar, en 5 especies nativas de la Provincia Fitogeográfica del Monte (*A. ambigua*; *L. divaricata*; *N. longiglumis*; *N. tenuis*; *S. fasciculatus*) y una especie herbácea forrajera naturalizada (*Atriplex semibaccata*), de 3 grupos funcionales distintos (gramíneas, arbustos y herbáceas). La hipótesis del trabajo fue que 1) la relación entre el crecimiento (y sus factores determinantes) de plantas de genotipos nativos y naturalizados y la riqueza específica es positiva.

4.2 Materiales y Métodos

4.2.1 Identidad y riqueza de especies vegetales en parcelas experimentales

4.2.1.1 Mediciones

Demografía

Se evaluó, durante 6 meses, la implantación y supervivencia de las seis especies en estudio. Las parcelas fueron establecidas en noviembre de 2012, se regaron durante los tres meses de verano (diciembre, enero y febrero 2013), y se contó el número de plantas vivas por especie por parcela al final del mismo (es decir, implantación). Tres meses después de haber interrumpido el riego (31/05/2013) se repitió el conteo (es decir, supervivencia). Cabe destacar que todas las gramíneas, sin distinción de especies, fueron transplantadas al campo desde los invernáculos de la UNS cuando éstas contaban entre 5 y 10 macollas.

Componentes de crecimiento

En abril de 2013, varios después de haberse interrumpido el riego para favorecer el trasplante, se tomaron las primeras mediciones de crecimiento. Del centro de cada parcela se seleccionó una planta de cada especie. En plantas de gramíneas se determinaron: (a) la circunferencia de cada planta, a fin de determinar el área basal; y (b) el número de macollos totales por planta, verdes y secos; tanto en arbustos como en gramíneas se midieron (c) la altura (a nivel de planta) y (d) el número de hojas totales (verdes + secas) con el único objetivo de calcular el área foliar.

La altura se midió desde la superficie del suelo hasta la porción distal de la hoja (lámina + vaina) más larga en plantas de gramíneas. En arbustos y herbáceas, la altura registrada correspondió a la parte más alta de la copa general de la planta, descontando cualquier rama

excepcional, hojas o porciones fotosintéticas de la inflorescencia (Pérez-Harguindeguy N. et al., 2013). Con los datos de altura se calcularon las tasas relativas de crecimiento para cada genotipo, en las parcelas con los monocultivos y en las parcelas con la combinación de especies, según la fórmula:

TCR: $(\ln x_{t+1} - \ln x_t)/\Delta t$, donde \ln es logaritmo natural, x es longitud total o altura, y t es tiempo (Hilbert, D.W. et al., 1981)

Con el número de hojas totales se calculó el área foliar utilizando el programa ImageJ, *Image Processing and Analysis in Java* (web: <http://rsb.info.nih.gov/ij/index.html>). *ImageJ* es el software más utilizado para la medición del área foliar, usando una medición del número de píxeles basado en un valor umbral para el cálculo de área foliar (Easlon et al., 2014). La obtención de muestras de área foliar consistió en la extracción de aproximadamente 100 hojas por especie, de tamaño y edad variables, provenientes de 20 individuos de cada especie herbácea o arbustiva, con base en la metodología empleada por Cabezas-Gutiérrez (2009). Luego se multiplicó el área foliar obtenida por el programa por el número total de hojas de cada planta. Las hojas recogidas se montaron sobre un papel blanco (Foto 4.1) y se obtuvo el área foliar mediante el programa *ImageJ*. Para corregir los valores del programa, se midieron polígonos de superficie conocida, y se compararon con las superficies obtenidas por el programa. Luego se hizo un análisis de regresión lineal, para determinar el grado de precisión de dicho programa, resultando la ecuación: $y=0,9918x - 0,0168$; $n=16$; $R^2=0,9959$ y $p\leq 0,001$. Posteriormente, los datos de superficie foliar fueron corregidos con la ecuación de regresión. Este método tiene enormes ventajas, ya que reduce el muestreo destructivo, permite valorar un mayor número de muestras y no depende de equipos costosos.



Foto 4.1: Ejemplo de hojas montadas sobre papel para la medición del área foliar utilizando el software *ImageJ*, de A: *Atriplex semibaccata*, B: *Larrea divaricata* y C: *Schinus fasciculatus*.

4.2.2 Análisis estadísticos

Los datos fueron analizados empleando el software estadístico INFOSTAT (di Rienzo et al., 2015). Todos los valores fueron transformados con $\ln(x)$ a fin de cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad (Sokal y Rohlf, 1984). En las figuras y tablas se presentan los datos sin transformar. Las variables que fueron evaluadas mensualmente se analizaron mediante un ANOVA doble con un diseño de medidas repetidas en el tiempo, tomándose como factores las especies, la riqueza específica y las fechas de muestreo. Se utilizó la aproximación Multivariada mediante el estadístico de Wilks (Wilks, 1932). En los casos en los que la interacción entre las especies y la riqueza específica con las fechas de muestreo resultó no significativa ($p > 0,05$), se promediaron los datos de todas las fechas involucradas y se informó un promedio para todo el período. Esto implica que los factores se comportaron de igual manera a lo largo del período considerado. Cuando la interacción resultó significativa ($p < 0,05$), se procedió a realizar el análisis Especie x Riqueza Específica para cada fecha de muestreo por separado. En todos los análisis de ANOVA doble en los que la interacción Especie x Riqueza Específica resultó significativa ($p < 0,05$), se descompuso la interacción analizando cada factor para los niveles del otro factor. La separación de medias se analizó mediante el test de Fisher (LSD) protegido, con un nivel de significación del 0,05. Los valores de área basal se expresaron por cm^2 con propósitos comparativos, debido a las diferencias en tamaño existentes en las plantas de los distintos genotipos. El análisis de regresión lineal se efectuó utilizando el paquete EXCEL 2007, de Microsoft Office® y el software estadístico INFOSTAT.

4.3 Resultados

Demografía

4.3.1. Porcentajes de implantación y supervivencia

Al final del período de riego de 3 meses, el porcentaje de implantación se redujo significativamente ($p < 0,05$) en todas las especies cuando éstas se combinaban en grupos de 6 respecto a los monocultivos (Figura 4.1). *Atriplex semibaccata*, *Larrea divaricata* y *Nassella longiglumis* tuvieron un mayor ($p < 0,05$) porcentaje de implantación que las demás especies inmediatamente luego de concluido el riego en los monocultivos (Figura 4.1). En cambio, en las combinaciones de 6 especies, *L. divaricata* mostró un mayor ($p < 0,05$) porcentaje de implantación que las demás especies (Figura 4.1). La supervivencia a los 6 meses fue alta en todos los casos (Figura 4.2).

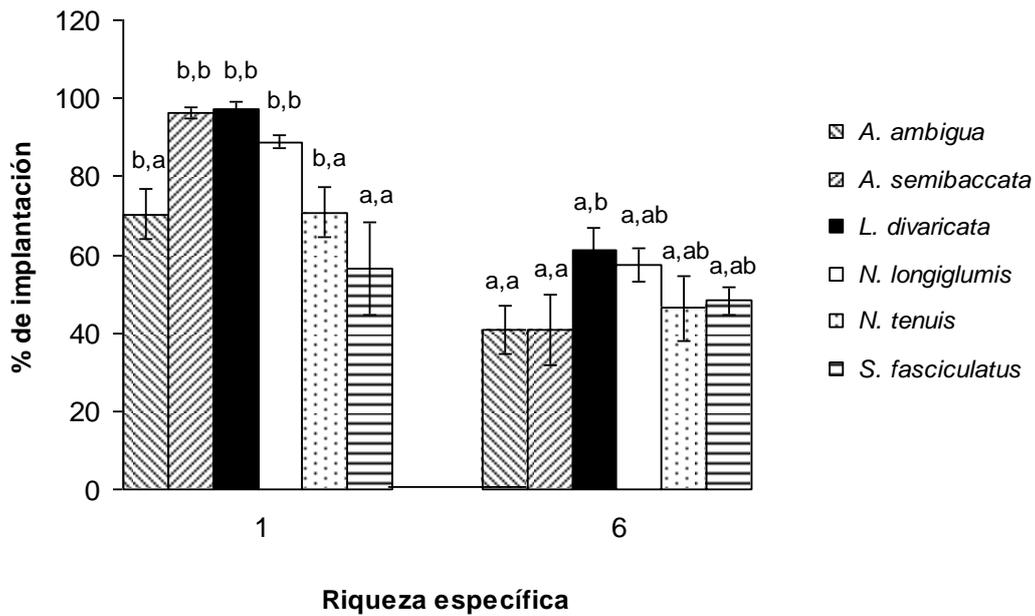


Figura 4.1: Implantación (%) en las parcelas mezcla (6) y monocultivo (1). Los histogramas son el promedio de $n=6$. Las barras verticales indican el error estándar. Las letras delante de la coma indican diferencias entre diferentes combinaciones de especies (1 vs. 6) ($p < 0,05$) dentro de cada especie, y las letras después de la coma indican diferencias entre especies ($p < 0,05$) dentro de cada combinación de las mismas.

Tres meses después de haber interrumpido el riego, se repitió el conteo. No hubo diferencias significativas ($p > 0,05$) en el porcentaje de supervivencia ni entre especies dentro de una misma combinación de las mismas, ni entre combinaciones de especies (1 vs. 6) dentro de cada una de las especies estudiadas (Figura 4.2).

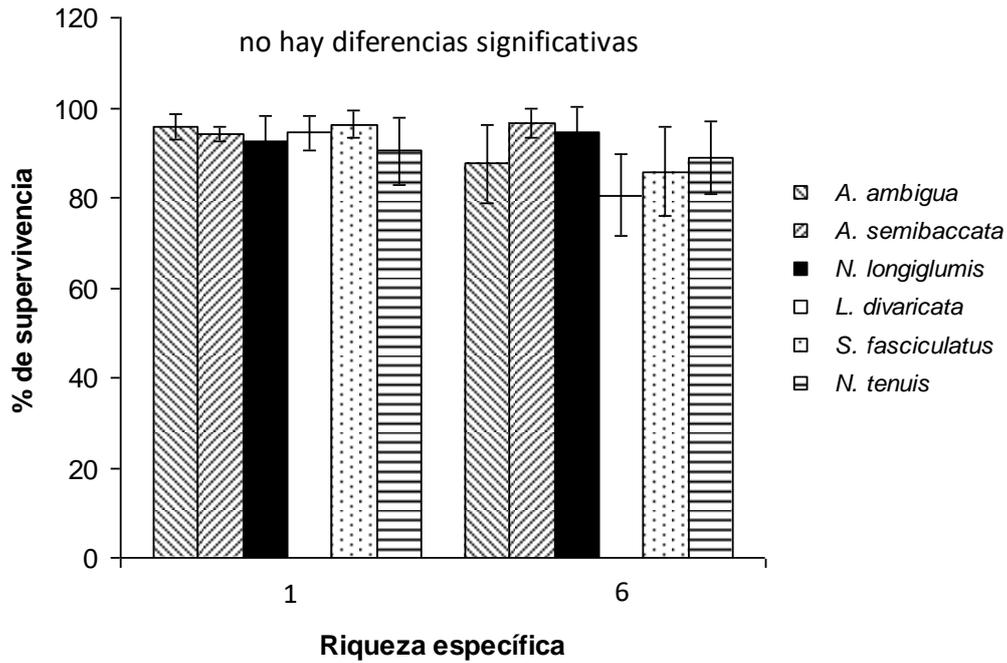


Figura 4.2: Supervivencia (%) de las distintas especies en estudio 3 meses después de haber interrumpido el riego. Los histogramas son el promedio de $n=6$. Las barras verticales indican el error estándar.

4.3.2 Componentes de crecimiento

4.3.2.1 Área basal

La variable se comportó de manera similar a lo largo del tiempo, por lo que se informa un promedio entre todas las fechas. Al cabo de dos ciclos de crecimiento, el área basal de *A. ambigua* fue un 18,85% mayor ($p<0,05$) que *N. tenuis*, y éste un 20,59% mayor ($p<0,05$) *N. longiglumis* (Figura 4.3 A). Además, las plantas que crecieron en monocultivo tuvieron un mayor ($p<0,05$) área basal que aquellas que lo hicieron en las parcelas con la maor riqueza específica estudiada (Figura 4.3 B)

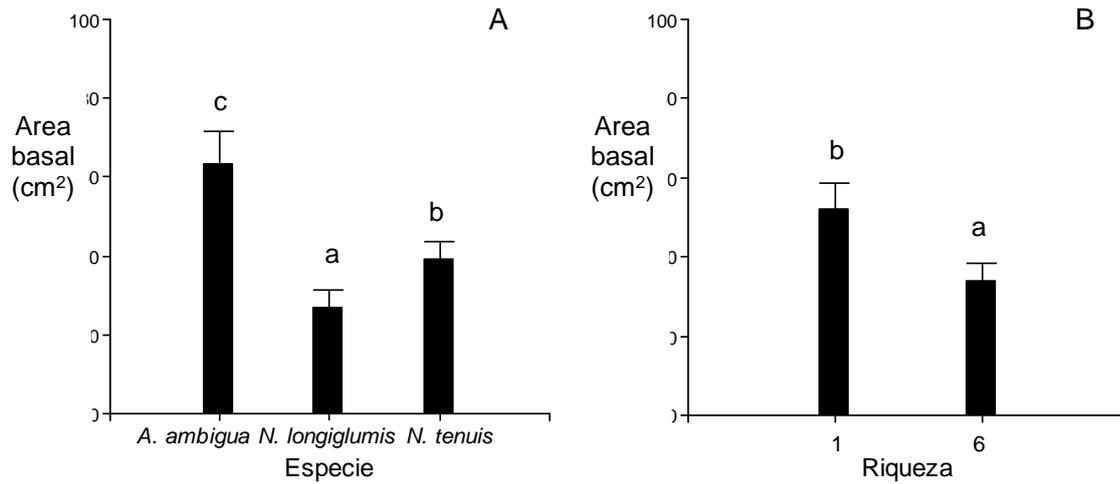


Figura 4.3: Área basal (cm^2) en plantas de *A. ambigua*, *N. longiglumis* y *N. tenuis*, en parcelas con el monocultivo y en aquellas con la combinación de las 6 especies (*A. ambigua*, *N. longiglumis*, *N. tenuis*, *L. divaricata*, *S. fasciculatus* y *A. semibaccata*) durante los períodos 2013/2014 y 2014/2015. Debido a que no hubo interacción ($p > 0,05$) con el tiempo, se informa un promedio de las 24 fechas evaluadas. Cada valor es el promedio ± 1 error estándar de $n = 6$. Letras distintas sobre los histogramas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las especies (A) o entre parcelas con distinta riqueza específica (B).

4.3.2.2 Número total de macollas por plantas (verdes + secas)

La interacción especie x riqueza específica fue significativa ($p < 0,05$) durante los ciclos 2013/2014 y 2014/2015. El número de macollas/planta fue en general similar ($p > 0,05$) entre *A. ambigua* y *N. tenuis*, en 21 de 24 comparaciones. Ambas especies, sin embargo, tuvieron un mayor ($p < 0,05$) número de macollas/planta que *N. longiglumis* durante ambos ciclos de crecimiento, excepto en diciembre 2013 y enero 2014, donde *N. longiglumis* y *N. tenuis* tuvieron un número similar ($p > 0,05$) de macollas por planta (Figura 4.4).

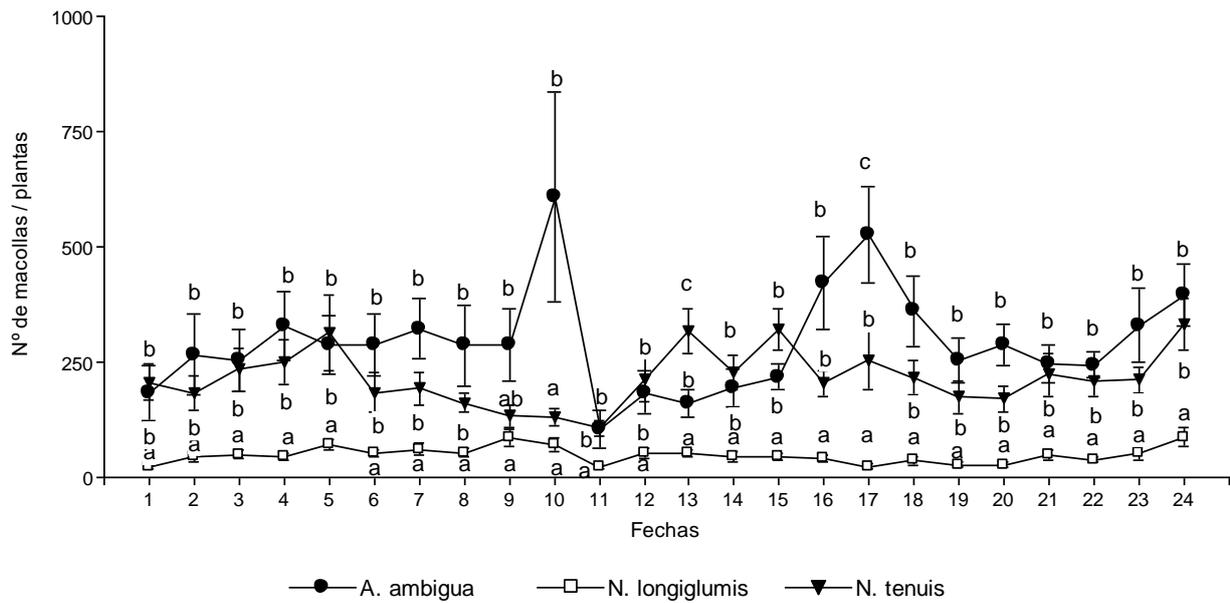


Figura 4.4: Número de macollas/planta en las especies de gramíneas perennes *A. ambigua*, *N. tenuis* y *N. longiglumis* desde el 11/04/2013 (1) hasta el 15/04/2015 (24). Cada símbolo es el promedio de 6 determinaciones \pm 1 error estándar. Letras distintas en una misma fecha son significativamente diferentes a $p \leq 0,05$. Las fechas de muestreo son: 1=11/04/2013; 2=09/05/2013; 3=31/05/2013; 4=15/07/2013; 5=23/08/2013; 6=17/09/2013; 7=18/10/2013; 8=21/11/2013; 9=20/12/2013; 10=28/01/2014; 11=06/03/2014; 12=20/03/2014; 13=22/04/2014; 14=05/06/2014; 15=30/06/2014; 16=23/07/2014; 17=21/08/2014; 18=25/09/2014; 19=30/10/2014; 20=04/12/2014; 21=16/01/2015; 22=03/03/2015; 23=31/03/2015; 24=15/04/2015.

Excepto en 8/24 comparaciones durante los ciclos de crecimiento 2013/2014 y 2014/2015, donde el número de macollas/planta fue mayor ($p < 0,05$) en monocultivo que en mezcla de 6 especies, dicha variable fue similar ($p > 0,05$) en monocultivo y mezcla de 6 especies, (es decir, en 16/24 comparaciones) (Figura 4.5).

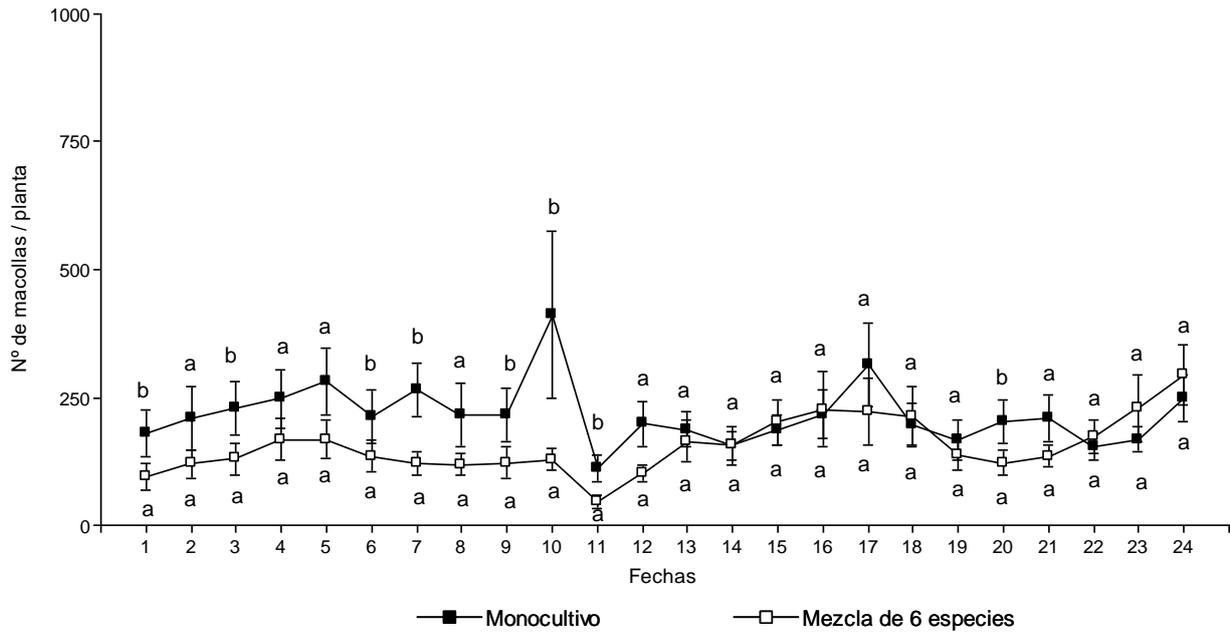


Figura 4.5: Número de macollas/planta en las especies de gramíneas perennes *A. ambigua*, *N. tenuis* y *N. longiglumis* cuando las mismas se hallaron en condiciones de monocultivo o de mezcla con la especie herbácea y las especies de arbustos (*A. semibaccata*, *L. divaricata* y *S. fasciculatus*) desde el desde el 11/04/2013 (1) hasta el 15/04/2015 (24). Cada símbolo es el promedio de 6 determinaciones \pm 1 error estándar. Letras distintas en una misma fecha son significativamente diferentes a $p \leq 0,05$. Las fechas de muestreo son: 1=11/04/2013; 2=09/05/2013; 3=31/05/2013; 4=15/07/2013; 5=23/08/2013; 6=17/09/2013; 7=18/10/2013; 8=21/11/2013; 9=20/12/2013; 10=28/01/2014; 11=06/03/2014; 12=20/03/2014; 13=22/04/2014; 14=05/06/2014; 15=30/06/2014; 16=23/07/2014; 17=21/08/2014; 18=25/09/2014; 19=30/10/2014; 20=04/12/2014; 21=16/01/2015; 22=03/03/2015; 23=31/03/2015; 24:15/04/2015.

4.3.2.3 Tasas relativas de crecimiento para longitud total de hojas en gramíneas y altura total de plantas en arbustos y herbáceas.

Las tasas relativas de crecimiento difirieron significativamente ($p < 0,05$) según los períodos de tiempo y las especies, pero en ningún caso hubo efecto ($p > 0,05$) de la riqueza específica, por lo que los datos que se presentan son un promedio de las especies en el monocultivo y en las parcelas con las 6 especies juntas (Tabla 4.1). Durante las cuatro primeras fechas de muestreo (de abril a agosto de 2013), tampoco hubo efecto de la especie ($p > 0,05$). En el primer año se observó en general una mayor TCR en gramíneas, siendo el crecimiento mayor en *N. clarazzii* y *N. tenuis* en la mayoría de los casos. Excepcionalmente, entre octubre y noviembre de 2013, el crecimiento fue mayor en las especies herbáceas y arbustivas. En el segundo año de muestreo, prácticamente no hubo diferencias marcadas entre las especies, y cuando hubo diferencias, el mayor crecimiento lo presentaban en general las gramíneas y *A. semibaccata*.

Tabla 4.1: Tasas relativas de crecimiento (TCR cm/cm/día) para longitud total de hojas en gramíneas (*A. ambigua*, *N. longiglumis* y *N. tenuis*) y altura de plantas en 3 especies vegetales de dos grupos funcionales distintos (*A. ambigua*, *L. divaricata* y *S. fasciculatus*) durante los períodos 2013/2014 y 2014/2015. Cada valor es el promedio \pm 1 error estándar de n=12. Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las especies. Los períodos son: 1=11/04/2013-09/05/2013; 2=09/05/2013-31/05/2013; 3=31/05/2013-15/07/2013; 4=15/07/2013-23/08/2013; 5=23/08/2013-17/09/2013; 6=17/09/2013-18/10/2013; 7=18/10/2013-21/11/2013; 8=21/11/2013-20/12/2013; 9=20/12/2013-28/01/2014; 10=28/01/2014-06/03/2014; 11=06/03/2014-20/03/2014; 12=20/03/2014-22/04/2014; 13=22/04/2014-05/06/2014; 14=05/06/2014-30/06/2014; 15=30/06/2014-23/07/2014; 16=23/07/2014-21/08/2014; 17=21/08/2014-25/09/2014; 18=25/09/2014-30/10/2014; 19=30/10/2014-04/12/2014; 20=04/12/2014-16/01/2015; 21=16/01/2015-03/03/2015; 22=03/03/2015-31/03/2015; 23=31/03/2015-15/04/2015.

Especies	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>A. ambigua</i>	3,1E-3 \pm 9,8E-4 ab	6E-4 \pm 1,8E-3 a	2,6E-4 \pm 1E-3 ab	9,6E-4 \pm 1,6E-3 a	4,7E-4 \pm 2E-3 a	1E-2 \pm 1,7E-3 b	4,8E-3 \pm 1,9E-3 a	1,6E-3 \pm 2,3E-3 a
<i>A. semibaccata</i>	1,5E-3 \pm 9,8E-4 a	1,4E-3 \pm 1,8E-3 a	2,1E-3 \pm 1,0E-3 b	2,6E-3 \pm 1,6E-3 a	4,7E-4 \pm 2E-3 a	5,7E-5 \pm 1,7E-3 a	9,8E-4 \pm 1,9E-3 ab	4,3E-3 \pm 2,3E-3 a
<i>L. divaricata</i>	1,9E-3 \pm 9,8E-4 ab	5,2E-4 \pm 1,8E-3 a	7,4E-4 \pm 1E-3 ab	4,8E-4 \pm 1,6E-3 a	1,6E-3 \pm 2E-3 a	3,6E-4 \pm 1,7E-3 a	2,5E-3 \pm 1,9E-3 b	1,3E-4 \pm 2,3E-3 a
<i>N. longiglumis</i>	1,7E-3 \pm 9,8E-4 ab	2,1E-3 \pm 1,8E-3 a	1,5E-3 \pm 1E-3 a	2E-3 \pm 1,6E-3 a	1,8E-5 \pm 2E-3 a	2E-2 \pm 1,7E-3 c	4,1E-3 \pm 1,9E-3 a	3,9E-3 \pm 2,3E-3 a
<i>N. tenuis</i>	4,4E-4 \pm 9,8E-4 b	8,4E-4 \pm 1,8E-3 a	8,2E-4 \pm 1E-3 ab	8,8E-4 \pm 1,6E-3 a	2E-2 \pm 2E-3 b	1E-2 \pm 1,7E-3 b	1E-2 \pm 1,9E-3 a	4,3E-3 \pm 2,3E-3 a
<i>S. fasciculatus</i>	1,8E-3 \pm 9,8E-4 ab	1,8E-3 \pm 1,8E-3 a	1,3E-3 \pm 1E-3 a	1,8E-3 \pm 1,6E-3 a	5E-4 \pm 2E-3 a	4,3E-3 \pm 1,7E-3 a	2,6E-3 \pm 1,9E-3 b	1,5E-3 \pm 2,3E-3 a
Especies	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>A. ambigua</i>	2,6E-3 \pm 1,5E-3 ab	2,3E-3 \pm 1,7E-3 ab	7,6E-4 \pm 2,1E-3 c	1E-2 \pm 2,4E-3 a	1E-2 \pm 2,7E-3 a	3,5E-4 \pm 2,3E-3 a	1,9E-3 \pm 2,9E-3 c	4,2E-3 \pm 2,1E-3 a
<i>A. semibaccata</i>	1,7E-3 \pm 1,5E-3 a	0,01 \pm 1,7E-3 b	1E-2 \pm 2,1E-3 b	0 \pm 2,4E-03 b	7,3E-5 \pm 2,7E-3 ab	2,2E-3 \pm 2,3E-3 a	1E-2 \pm 2,9E-3 ab	1,8E-3 \pm 2,1E-3 ab
<i>L. divaricata</i>	1,8E-4 \pm 1,5E-3 a	2E-4 \pm 1,7E-3 a	6E-5 \pm 2,1E-3 c	0 \pm 2,4E-03 b	9,6E-4 \pm 2,7E-3 a	2,2E-3 \pm 2,3E-3 a	2,3E-4 \pm 2,9E-3 c	9,4E-4 \pm 2,1E-3 ab
<i>N. longiglumis</i>	4,4E-3 \pm 1,5E-3 b	9,2E-4 \pm 1,7E-3 a	1E-2 \pm 2,1E-3 b	1E-2 \pm 2,4E-03 c	1,1E-3 \pm 2,7E-3 ab	3,8E-3 \pm 2,3E-3 a	2E-2 \pm 2,9E-3 a	0,02 \pm 2,1E-03 d
<i>N. tenuis</i>	4,8E-3 \pm 1,5E-3 b	2,5E-3 \pm 1,7E-3 a	2E-2 \pm 2,1E-3 a	3E-2 \pm 2,4E-3 d	1,6 \pm 2,7E-3 a	1,5E-3 \pm 2,3E-3 a	1E-2 \pm 2,9E-3 bc	0,01 \pm 2,1E-03 c
<i>S. fasciculatus</i>	4,8E-4 \pm 1,5E-3 ab	9E-4 \pm 1,7E-3 a	1,1E-3 \pm 2,1E-3 c	0 \pm 2,4E-3 b	9,7E-4 \pm 2,7E-3 ab	1,2E-3 \pm 2,3E-3 a	1,1E-3 \pm 2,9E-3 c	1,8E-3 \pm 2,1E-3 b
Especies	17	18	19	20	21	22	23	
<i>A. ambigua</i>	0,01 \pm 1,9E-3 bc	4E-4 \pm 1,6E-3 a	2,3E-4 \pm 4,8E-3 a	1,7E-4 \pm 2,4E-3 ab	2,5E-3 \pm 2,3E-3 bc	4,8E-3 \pm 2,3E-3 a	1,3E-4 \pm 1E-2 ab	
<i>A. semibaccata</i>	0,01 \pm 1,9E-3 c	2,4E-3 \pm 1,6E-3 a	7,3E-5 \pm 4,8E-3 a	1E-2 \pm 2,4E-3 b	4,6E-3 \pm 2,3E-3 c	1,6E-3 \pm 2,3E-3 a	0,01 \pm 0,01 ab	
<i>L. divaricata</i>	2,7E-3 \pm 1,9E-3 ab	4,9E-4 \pm 1,6E-3 a	7,2E-4 \pm 4,8E-3 a	3,4E-4 \pm 2,4E-3 ab	1,5E-3 \pm 2,3E-3 bc	1,1E-3 \pm 2,3E-3 a	4,8E-4 \pm 0,01 ab	
<i>N. longiglumis</i>	1,2E-3 \pm 1,9E-3 ab	5E-4 \pm 1,6E-3 a	2E-3 \pm 4,8E-3 a	2,7E-3 \pm 2,4E-3 a	2,5E-3 \pm 2,3E-3 ab	3,1E-3 \pm 2,3E-3 a	4,8E-3 \pm 0,01 ab	
<i>N. tenuis</i>	2,3E-3 \pm 1,9E-3 a	3E-4 \pm 1,6E-3 a	1E-2 \pm 4,8E-3 a	2,6E-3 \pm 2,4E-3 a	1E-2 \pm 2,3E-3 a	1,8E-4 \pm 2,3E-3 a	0,01 \pm 0,01 b	
<i>S. fasciculatus</i>	1,3E-4 \pm 1,9E-3 a	1E-3 \pm 1,6E-3 a	1,6E-3 \pm 4,8E-3 a	2E-3 \pm 2,4E-3 ab	2E-3 \pm 2,3E-3 bc	1,4E-3 \pm 2,3E-3 a	0,01 \pm 0,01 a	

4.3.2.4 Área foliar

En 15 de las 24 fechas, no hubo interacción ($p > 0,05$) entre las parcelas con los monocultivos y aquellas que contenían las mezclas de 6 especies, por lo que se muestra el promedio de las especies entre las dos parcelas. En 10 de las 24 fechas, si hubo interacción ($p < 0,05$) entre las especies y la riqueza específica y se presenta el análisis de cada factor por separado (Tabla 4.2). En las fechas donde no hay interacción entre riqueza específica y especies, y sólo hay efectos de este último factor, el mayor área foliar lo presentan los individuos de *Atriplex semibaccata* en general, acompañada en algunos meses por *A. ambigua*, *N. longiglumis*, *N. tenuis* y *L. divaricata*. En los dos años de muestreo el menor área foliar lo presentaron individuos de la especie *S. fasciculatus*.

Entre el 23/08/2013 y el 20/12/2013 hubo diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las gramíneas en las parcelas con los monocultivos, siendo *N. longiglumis* y *A. ambigua* las especies que mayor área foliar presentaban, estando en monocultivo, y *N. tenuis* la de menor área foliar, estando sola. Entre las especies arbustivas y la herbácea, el menor área foliar creciendo en las parcelas con el monocultivo lo presentó *S. fasciculatus*. Cuando las especies estaban combinadas, no hubo diferencias significativas ($p > 0,05$) entre las gramíneas, aunque si hubo diferencias ($p < 0,05$) entre las especies arbustivas y la herbácea, siendo *A. semibaccata* la especie que mayor área foliar presentaba en casi todas las fechas. *N. longiglumis* presentó mayor ($p < 0,05$) área foliar cuando ésta se encontraba en el monocultivo que cuando estaba acompañada de otras especies. En cambio *A. semibaccata* presentó mayor área foliar cuando ésta se encontraba creciendo con otras especies.

Entre abril y junio de 2014 (22/04/2013 al 05/06/2014) no hubo diferencias significativas ($p > 0,05$) entre las gramíneas en las parcelas con los monocultivos. Entre las especies arbustivas y la herbácea, el menor ($p < 0,05$) área foliar creciendo en las parcelas con el monocultivo lo presentó *S. fasciculatus*. Cuando las especies estaban combinadas, no hubo diferencias significativas ($p > 0,05$) entre las gramíneas pero *A. semibaccata* fue la especie que mayor área presentó. No hubo diferencias ($p > 0,05$) tampoco en el área foliar de las gramíneas creciendo en monocultivo o cuando estaban combinadas con otras especies, pero si se observó un mayor ($p < 0,05$) área foliar en *A. semibaccata* cuando éstas estaban en combinación de otras especies. Esto también ocurrió en marzo de 2015 (entre 03/03/2015 y el 31/03/2015). Este mes tampoco hubo diferencias significativas ($p > 0,05$) entre las gramíneas en las parcelas con los monocultivos. Entre las especies arbustivas y la herbácea, el mayor área foliar creciendo en las parcelas con el monocultivo lo presentó *A. semibaccata*. Entre las especies arbustivas y la herbácea, el mayor ($p < 0,05$) área foliar creciendo en las parcelas con el monocultivo lo presentó *A. semibaccata*.

Tabla 4.2: Área foliar (cm^2) en *A. ambigua*, *A. semibaccata*, *N. longiglumis*, *N. tenuis*, *L. divaricata* y *S. fasciculatus* desde el 11/04/2013 (1) hasta el 15/04/2015 (24). Cuando no hay efecto de la riqueza se presenta un promedio de las parcelas. Cuando lo hay, se presentan los dos valores por separado. Cada símbolo es el promedio de 12 (cuando no hay efecto de la riqueza) o 6 (cuando si lo hay) determinaciones \pm 1 error estándar. Letras distintas en una misma fecha son significativamente diferentes a $p \leq 0,05$. Cuando hay efecto de la riqueza específica, letras distintas delante de la coma indican diferencias significativas entre especies dentro de cada parcela. Letras distintas después de la coma indican diferencias significativas en la misma especie, cuando éstas crecen solas y en las parcela con la máxima riqueza de especies. Las fechas de muestreo son: 1=11/04/2013; 2=09/05/2013; 3=31/05/2013; 4=15/07/2013; 5=23/08/2013; 6=17/09/2013; 7=18/10/2013; 8=21/11/2013; 9=20/12/2013; 10=28/01/2014; 11=06/03/2014; 12=20/03/2014; 13=22/04/2014; 14=05/06/2014; 15=30/06/2014; 16=23/07/2014; 17=21/08/2014; 18=25/09/2014; 19=30/10/2014; 20=04/12/2014; 21=16/01/2015; 22=03/03/2015; 23=31/03/2015; 24:15/04/2015.

ESPECIES	RE	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>A.ambigua</i>	1	9,5E2±9E2 c	9,7E2±1,2E3 c	664,63 ± 552,62 c	663,52 ± 480,98 c	1,6E3 ± 1,2E3 c, a	2E3 ± 1,2E3 d, b	1,4E3 ± 8,4E2 c, b	1,3E3 ± 1E3 d, b
	6					4,8E2 ± 4,3E2 bc, a	5,8E2 ± 3,9E2 b, a	5,2E2 ± 2,9E2 b, a	3,7E2 ± 1,7E2 b, a
<i>A. semibaccata</i>	1	1,6E3±1,1E3 d	2,1E3 ± 1,5E3 d	2884,21± 2820,58 d	2594,67 ± 3435,53 d	5,4E2 ± 3,4E2 bc, a	5,6E2 ± 3,7E2 bc, a	4,6E2 ± 3,7E2 b, a	4,4E3 ± 2,8E2 c, a
	6					2,6E3 ± 2,6E3 c, a	1,1E3 ± 4,6E2 b, b	3,9E3 ± 6,6E3 c, b	4,2E3±7,8E3 c, a
<i>L. divaricata</i>	1	3,6E2±1,3E2 bc	3,4E2 ± 2E2 b	302,49 ± 241,35 b	233,86 ± 213,44 b	2E2 ± 1E2 b, a	2,4E2±1,3E2 b, a	2,7E2 ± 1,6E2 b, a	3,9E2 ± 1,3E2 c, a
	6					1,4E3 ± 3E3 b, a	9,6E2±1,7E3 b, a	2,8E2 ± 1,2E2 b, a	3,3E2 ± 1,5E2 b, a
<i>N. longiglumis</i>	1	3,1E2±2E2 b	4,9E2 ± 5,9E2 bc	498,02 ± 354,77 bc	368,28 ± 323,51 bc	2E3 ± 2,5E3 c, b	8,8E2±4E2 cd, b	1E3 ± 5,2E2 c, b	4,2E2 ± 1,7E2 c, a
	6					3,6E2 ± 2,1E2 b, a	3,6E2±3,3E2 b, a	3,4E2 ± 2,4E2 b, a	2,6E2 ± 2,3E2 b, a
<i>N. tenuis</i>	1	4,6E2±4,5E2 b	5,1E2 ± 5,1E2b	504,82 ± 437,84 bc	414,51 ± 373,32 bc	5,4E2 ± 3,4E2 b, a	4,1E2±3E2 b, a	3,4E2 ± 2,1E2 b, a	77,12 ± 92,23 a, a
	6					7,6E2 ± 5,6E2 bc, a	6,4E2±6,1E2 b, a	3,2E2 ± 2,9E2 b, a	56,71 ± 57,84 a, a
<i>S. fasciculatus</i>	1	66,7 ± 36,12 a	1E2 ± 60,5 a	70,66 ± 42,72 a	81,77 ± 56,71 a	84,61 ± 50,86 a, a	78,18±56,45 a, a	82,65 ± 29,96 a, a	1,6E2 ± 73,45 b, a
	6					51,15 ± 52,91 a, a	69,08±64,44 a, a	65,57 ± 61,94 a, a	1,5E2 ± 1,1E2 b, a

38

ESPECIES	RE	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>A.ambigua</i>	1	2,3E2 ± 2,3E2 b, a	9,5E2±6,7E2 c	1026 ± 827,37 c	78,52 ± 1,1E2 b	1,4E2±1,2E2 bc,a	2E2±1,4E2 b,a	204,79 ± 180,46 bc	468,27 ± 729,1 b
	6	1,2E2 ± 1E2 bc, a				54,59±46,27 ab, a	1,1E2±1,1E2 b, a		
<i>A. semibaccata</i>	1	3,7E2 ± 2,4E2 b, a	2,6E3 ± 7,2e3 c	3,6E3 ± 9,5E3 c	6,2E3± 1,7E4 d	4E2±3,5E2 bc,a	8,1E2±2,1E2 c,a	1716,98 ± 2121,9 d	421,43 ± 446,79 b
	6	4E3 ± 7,9E3 d, a				3,3E4±7,6E4 e,b	4,4E4 ± 1E5 d,b		
<i>L. divaricata</i>	1	2,9E2 ± 1,8E2 b, a	64,64 ± 44,44 b	38,78 ± 37,32 b	75,09 ± 40,09 c	1,1E2±1,4E2 b, a	1,7E2±1E2 b,a	86,13 ± 44,81ab	87,84 ± 77,68 a
	6	2,5E2 ± 1,4E2 c, a				82,62±24,31 bc,a	1,6E2±97,58 bc, a		
<i>N. longiglumis</i>	1	2,2E2 ± 91,6 b, b	1,3E3 ± 2,5E3 c	734,67 ± 590,3 c	1,71E2 ± 94,16 c	4,2E2±2,1E2 c,a	6E2±4,4E2 bc,a	487,63 ± 419,82 cd	379,53 ± 293,97 b
	6	1,1E2 ± 74,5 bc, a				2,4E2±2,8E2 cd, a	2,4E2±2,3E2 bc,a		
<i>N. tenuis</i>	1	37,32 ± 49,72 a, a	1,6E2 ± 1,2E2 b	2,3E2 ± 3E2 b	1,2E2 ± 67,92 c	3,6E2±1,9E2 bc, a	3,2E2±1,1E2 bc,a	674,01 ± 438,05 d	325,75 ± 165,36 b
	6	12,86 ± 17,34 a, a				6E2±4,2E2 d, a	6,3E2±3,86E2 c,a		
<i>S. fasciculatus</i>	1	1,5E2 ± 68,5 b, a	29,8 ± 55,93 a	17,76 ± 52,94 a	5,63 ± 10,73 a	48,82±74,1 a,a	89,68±95,37 a,a	54,61 ± 41,33 a	42,12 ± 30,91 a
	6	70,85 ± 56,39 b, a				18,87±25,54 a,a	29,43±30,09 a,a		

ESPECIES	RE	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>A. ambigua</i>	1	302,45 ± 367,39 b	328,86 ± 315,24 b	275,86 ± 258,02 b	2,7E2±2,6E2 c	218,46 ± 203,88 cd	5,7E2±4,2E2 bc,a	5,8E2±3,5E2 ab,a	556,99 ± 460,14 b
	6						2,1E2±1,3E2 ab,a	3E2±1,8E2 ab,a	
<i>A. semibaccata</i>	1	320,66 ± 342,98 b	412,22 ± 362,51 b	662,49 ± 538,56 c	1,3E3±1,4E3 d	784,6 ± 631,36 e	1,5E3±9,1E2 c,a	1,9E3±1,6E3 b,a	4245,98 ± 5771,79 a
	6						6,4E3±6,1E3 d,b	9E3±9,4E3 c,b	
<i>L. divaricata</i>	1	72,92 ± 77,04 a	146,45 ± 63,03 b	232,66 ± 124,06 b	27E2±2E2 c	272,68 ± 135,44 de	4,1E2±4,3E2 ab,a	3,7E2±2,7E2 a,a	351,55 ± 236,5 b
	6						3,1E2±1E2 bc,a	3,8E2±1,6E2 ab,a	
<i>N. longiglumis</i>	1	431,46 ± 328,31 b	305,41 ± 220,71 b	192,48 ± 167,69 a	1,2e2±1,2e2 a	117,88 ± 114,51 a	5E2±4E2 b,a	7,6E2±9,2E2 ab,a	619,14 ± 675,17 b
	6						3,1E2±1E2 ab,a	3E2±1,8E2 ab,a	
<i>N. tenuis</i>	1	320,98 ± 208,63 b	263,32 ± 170,49 b	98,95 ± 95,63 a	31,22 ± 73,1 a	20,16 ± 26,21 a	2E2± 94,92 ab,a	2,7E2±1,9E2 a,a	700,52 ± 506,27 bc
	6						6,8E2±4,4E2 c,b	6,8E2±4,7E2 b,a	
<i>S. fasciculatus</i>	1	28,78 ± 22,57 a	98,54 ± 129,25 a	94,88 ± 104,54 a	92,24 ± 97,79 b	138,95 ± 256,54 b	1,8E2±2,4E2 a,a	2,1E2±2,6E2 a,a	113,04 ± 90,02 a
	6						1,1E2±65,34 a,a	1,1E2±80,17 a,a	

4.4 Discusión

La implantación en las parcelas con los monocultivos fue mayor que en la parcela con la mezcla de especies. Esto concuerda con los estudios de Foster (1999) que indican que la germinación, emergencia y desarrollo de raíces iniciales y brotes pueden ser particularmente sensibles a la competencia.

El área basal de *A. ambigua* fue mayor que *N. tenuis*, y éste mayor que en *N. longiglumis*. Además, las plantas que crecieron en monocultivo tuvieron un mayor área basal que aquellas que lo hicieron en las parcelas con la mayor riqueza específica estudiada. Kröpfl et al. (2012) consideran a *A. ambigua* como invasora y un síntoma de degradación en los pastizales. La capacidad de las plantas invasoras para lograr tasas de crecimiento superiores a sus contrapartes nativas ha sido ampliamente documentada (James y Drenovsky, 2007). Los rasgos funcionales de las plantas son características morfo y fisiológicas que influyen directa o indirectamente en la habilidad de la planta en la supervivencia, el crecimiento y la reproducción (Violle et al., 2007). Tal conjunto de rasgos pueden reflejar estrategias que utilizan las plantas para responder al ambiente biótico y abiótico (Suding et al., 2003). La plasticidad de las características permite a las plantas compensar las restricciones limitantes del crecimiento y a las condiciones ambientales (Schlichting, 1989). En un estudio realizado por Roscher et al., (2004), 12 gramíneas fueron estudiadas sobre un total de 60 especies de pastizales templado de 4 grupos funcionales: gramíneas, leguminosas, especies herbáceas altas y bajas. Las gramíneas representan un grupo taxonómico y filogenético de especies muy cercanas en los pastizales y son consideradas como un único grupo funcional vegetal. Al mismo tiempo, generalmente forman la vegetación principal de los pastizales y dominan las distribuciones de abundancia de biomasa. Por lo tanto, surge la cuestión de cómo diferentes especies dentro de esta grupo pueden coexistir si están tan estrechamente relacionados y propensas a competir fuertemente por los mismos recursos. Una posibilidad es que estas especies han desarrollado diferentes estrategias que permitan ocupar diferentes nichos (Silvertown et al., 2001). Sin embargo, también es posible que estas gramíneas no difieran en sus nichos ecológicos, sino en procesos tales como una estocástica o demográfica dispersión que permitan su coexistencia (Hubbell, 2001). Las características funcionales de las plantas han sido el foco de muchos estudios durante la última década para comprender la adquisición, procesamiento y uso de los recursos y sus efectos en la composición de la comunidad y procesos ecosistémicos (p. Lavorel y Garnier, 2002; McGill et al., 2006). Así, una separación de nichos a través de diferencias funcionales entre las plantas es fundamental para mantener una gran riqueza específica en áreas pequeñas.

Con respecto a los parámetros de crecimiento, *A. ambigua* presentó mayor número de macollas que *N. clarazzii* y *N. tenuis*. El aumento de la riqueza de especies se asocia con una

disminución de la cantidad de luz debido a la altura y densidad de la canopia asociada a plantas con un mayor índice foliar (Spehn et al., 2005; Lorentzen et al., 2008). Trabajando con especies de gramíneas muy emparentadas, Gubsch et al. (2011) demostraron que gramíneas exhibían dos estrategias de ajuste a la creciente competencia para la luz: (1) evitar la sombra por medio de la elongación del tallo, entrenudos y la longitud de la hoja, es decir una mayor inversión en los tejidos de soporte; y (2) mayor tolerancia a la sombra aumentando el área foliar. En este estudio, las especies de gramíneas aumentaron la cantidad de hojas y su longitud, aumentando la inversión en el tejido de soporte (fracción de masa del tallo) con el aumento de la riqueza específica, lo que indica mayores esfuerzos para la adquisición de luz. Incluso entre especies muy cercanas, como las gramíneas, son utilizados diferentes recursos para competir con otras especies del mismo grupo funcional. Los presentes resultados están apoyados por estudios que reportan una variación substancial entre características de especies taxonómica y filogenéticamente cercanas como lo son las gramíneas, en respuesta a la disponibilidad de nutrientes y disturbios ambientales (Craine et al., 2001, Diaz et al., 2007, Pontes et al., 2010). El conjunto de estrategias específicas para responder a un incremento en la riqueza específica es la base para la partición de nichos en las diferentes especies de gramíneas que coexisten en una comunidad.

Las tasas relativas de crecimiento difirieron según los períodos de tiempo y las especies, pero en ningún caso hubo efecto de la riqueza específica. Las plantas individuales tienen que crecer más alto para competir con éxito por la luz, esto se ha demostrado en el experimento de Jena, donde individuos de una misma especie aumentaron la altura con el aumento de la riqueza y diversidad específica (Schmidtke et al., 2010). Sin embargo, los efectos de la riqueza en promedio mostró una fase de latencia de 3 años, también observada en otras respuestas dentro de estudios de riqueza y diversidad, por ejemplo para riqueza y diversidad específica sobre microorganismos del suelo (Eisenhauer et al., 2010) o nutrientes del suelo (Oelmann et al., 2011). Varios autores demostraron los efectos positivos de la riqueza sobre la altura y tasa de crecimiento relativo en especies individuales. Una fuerte competencia por la luz conduce generalmente a la dominación de las especies altas (Aerts, 1999). Por lo tanto, cabe esperar que comunidades más ricas en especies vegetales posean individuos de mayor altura o con una mayor tasa de crecimiento relativo (Spehn et al., 2000). En el curso del debate sobre el funcionamiento de la biodiversidad y los ecosistemas, el tema de la multifuncionalidad de las comunidades de especies se convirtió recientemente en un foco importante (Abbas et al., 2013). Schmidtke et al. (2010) encontraron una relación positiva entre la altura de cada planta y la riqueza específica. La altura promedio de las plantas en comunidades más diversas ha sido reportado por Spehn et al. (2000). Sin embargo, en estudios realizados por Schmidtke et al. (2010) con parcelas experimentales, ellos demostraron que en parcelas con pastos que son en promedio más altos que otros grupos funcionales, todos los individuos crecieron en promedio

unas 1,3 veces más que en las parcelas sin pastos. Sin embargo, este efecto desapareció cuando se comparó sólo la altura individual de especies herbáceas fue comparada entre parcelas con y sin gramíneas. Esto indica que la presencia de gramíneas no afecta la altura de otras especies. En contraste, la presencia de gramíneas si redujo la proporción de estructuras reproductivas de herbáceas que pueden ser causados por su eficiente utilización de recursos, que agota los recursos para las otras especies vegetales (Fargione et al. 2003).

Cuando no hubo interacción entre riqueza específica y especies, y sólo hubo efectos de este último factor, el mayor área foliar lo presentaron los individuos de *Atriplex semibaccata* en general, acompañada en algunos meses por *A. ambigua*, *N. longiglumis*, *N. tenuis* y *L. divaricata*. En los dos años de muestreo el menor área foliar lo presentaron individuos de la especie *S. fasciculatus*. Otros estudios reportan una relación positiva entre riqueza específica y área o índice de área foliar (Fargione et al., 2003; Daßler et al., 2008; Weigelt et al., 2010). El índice de área foliar de la comunidad fue positivamente afectado por la riqueza específica (Weigelt et al., 2010; Schmidtke et al., 2010). En otros estudios, a medida que la riqueza específica aumentó, la biomasa también lo hizo en gran medida debido a los efectos de complementariedad (Fischer, 2003). Esto sugiere que la especie individual tendrá mayor biomasa aérea o una mayor densidad en comunidades más diversas debido a una mayor complementariedad entre las especies. El índice de área foliar también aumentó con una riqueza cada vez mayor de especies y la riqueza a nivel de grupo funcional (Roscher et al., 2005; Daßler et al., 2008, Weigelt et al., 2010), lo que puede resultar en plantas más altas en comunidades más diversas debido a la competencia por la luz. *A. semibaccata* ha sido registrada invadiendo alfalfares en el valle inferior del Río Negro, aunque en otros países es cultivada como forrajera (Múlgura, 1984). Se cree que las diferencias en las tasas de crecimiento relativo (TCR) entre especies nativas e invasoras es un factor importante que contribuye a la invasión, sobre todo después de una perturbación (Grime y Hunt 1975). Las especies nativas adaptadas a suelos pobres en nutrientes de zonas áridas y pastizales semiáridos a menudo exhiben un TCR inferior a sus contrapartes invasoras (García-Serrano et al. 2005), y la magnitud de estas diferencias a menudo se intensifica con el aumento de la disponibilidad de recursos (Daehler 2003). Un alto TCR permite a las especies invasoras ocupar rápidamente el espacio y la captura de los recursos (Poorter 1989). El área foliar (AF) puede ser un factor clave que impulsa las diferencias entre TCR de plantas nativas e invasoras. Las especies herbáceas invasoras producen más área foliar por unidad de biomasa. (James y Drenovsky, 2007). El AF ha sido correlacionado con éxito a la invasión (Hamilton et al. 2005). Producir más AF por unidad de biomasa puede proporcionar un mayor retorno de la inversión de carbono, lo que permite que plantas invasoras logren una TCR más alta que las especies nativas (James y Drenovsky, 2007). Las diferencias en el AF entre especies nativas e invasoras pueden deberse a diferencias en el espesor de la hoja o la composición de tejido de la hoja (Levins, 1968; James y Drenovsky, 2007). Por ejemplo, la densidad del tejido de la hoja es mayor en las

hojas con más lignina, compuestos fenólicos, u otros compuestos secundarios, lo que resulta en una menor área foliar (Lambers et al. 1998). A pesar de que la inversión en estos compuestos reduce el AF, pueden aumentar la fuerza y vida útil de la hoja y la mejora de la capacidad de una especie para hacer frente a los herbívoros y condiciones ambientales adversas (James y Drenovsky, 2007). El uso del espacio sobre el suelo fue mejor en parcelas con mas riqueza de especies en comparación con los monocultivos, ya que la intercepción de luz debido a un mayor área foliar fue mayor en estas parcelas combinadas (Wacker et al., 2009).

El rendimiento individual de una planta depende en gran medida de la diversidad de la comunidad circundante, la dirección y magnitud de los efectos de la riqueza específica y la riqueza de grupo funcional difiere en gran medida entre las especies estudiadas. Nuestro estudio sugiere que la riqueza de la comunidad circundante debe tenerse en cuenta a la hora de interpretar el rendimiento de plantas individuales. Por otra parte, se encontró que individuos de especies pertenecientes al mismo o a diferentes grupos funcionales responden de manera diferente a la riqueza específica. En términos más generales, el rendimiento individual puede ser mejor entendido cuando se tiene en cuenta la riqueza y diversidad vegetal de la comunidad correspondiente.

EFFECTOS DE LA IDENTIDAD Y DIVERSIDAD DE ESPECIES VEGETALES SOBRE LA BIOMASA Y LA PROPORCIÓN DE ESPECIES SOBREVIVIENTES

5.1 Introducción

Un aceleramiento de las tasas de extinción de especies ha llevado a un número creciente de investigadores a manipular la riqueza de varios grupos de organismos y examinar cómo este aspecto de la diversidad afecta los procesos ecológicos que controlan el funcionamiento de los ecosistemas (Cardinale *et al.*, 2007). Las investigaciones en este campo de estudio se han justificado a menudo porque i) la pérdida de la diversidad biológica en el mundo figura entre los cambios más pronunciados en el medio ambiente en los últimos tiempos (Sala *et al.*, 2000), y ii) la reducción en la diversidad y los correspondientes cambios en la composición de las especies podrían alterar el flujo de energía y el ciclo de la materia que subyacen a los importantes servicios económicos que los ecosistemas brindan a la humanidad (producción de alimentos, control de plagas / enfermedades, purificación del agua, etc.) (Daily, 1997; Chapin *et al.*, 1998). En las dos últimas décadas, ha aumentado el interés por entender cómo la diversidad de especies afecta el funcionamiento de los ecosistemas (Naeem *et al.*, 1999; Loreau *et al.*, 2001). Los principales experimentos en este campo de estudio se centraron en caracterizar cómo la riqueza de especies vegetales afecta la producción primaria (Tilman *et al.*, 1996; Hector *et al.*, 1999). Estos estudios demostraron que generalmente la reducción del número de especies de plantas herbáceas conduce a un uso menos eficiente de los nutrientes del suelo y a una menor producción de biomasa (Schlapfer y Smith, 1999; Hooper *et al.*, 2005). Estos experimentos articularon la hipótesis de que la pérdida de especies puede afectar procesos ecológicos importantes. Además, los mismos generaron una década de experimentos en los que los investigadores manipularon la diversidad de una amplia variedad de organismos para ver su efecto en el funcionamiento de muchos ecosistemas diferentes.

Varios autores estudiaron la diversidad teniendo en cuenta su valor económico y su influencia en el funcionamiento eficiente de los ecosistemas (Swift *et al.*, 2004; Tilman *et al.*, 2005; Smukler *et al.*, 2010). En estos estudios, uno de los parámetros más utilizados para evaluar el funcionamiento de los ecosistemas es la producción de biomasa. Lehman y Tilman (2000) informaron que a medida que aumenta la diversidad de plantas, la producción de biomasa de la comunidad también aumenta, aunque en algunos casos también puede reducirse. Nakamura (2008) también informó que la diversidad favorece la producción de biomasa debido a que la coexistencia de varias especies conduce a la complementariedad funcional y a la facilitación, que permiten el intercambio de recursos, la mitigación de efectos ambientales severos y el suministro de recursos de una especie a la otra. Los efectos negativos por

competencia, lo que conduciría a una menor biomasa, son compensados por la complementariedad y/o la facilitación. (Lehman y Tilman 2000).

Una mayor acumulación de biomasa en áreas con mayor diversidad indica la existencia de relaciones positivas entre especies (Cardinale *et al.*, 2014). Son varios los estudios que muestran que el efecto positivo de la diversidad en la producción de biomasa es debido a mecanismos de complementariedad entre especies, incluyendo el uso eficiente de recursos como el agua y nutrientes, la partición de nichos, la facilitación y el control de herbívoros y agentes causantes de enfermedades (Zhu *et al.*, 2000; Cardinale *et al.*, 2002, 2007; Anderson 2005; Ruijven y Berendse 2005; Flombaum y Sala 2008). Sin embargo, la magnitud de estos efectos positivos varía en los diferentes ecosistemas y con las distintas especies involucradas. En la última década un número creciente de estudios han manipulado experimentalmente el número de especies en una comunidad, y han examinado cómo esto altera la producción agregada de biomasa de especies. Muchos de estos estudios han demostrado que los efectos de la riqueza en la biomasa cambian con el tiempo, pero tenemos una comprensión limitada de los mecanismos que producen estas tendencias dinámicas (Weiss *et al.*, 2007). En los entornos agrícolas, Smith *et al.* (2008) indican que el efecto de la diversidad de especies sobre la producción de biomasa es específico de cada especie. Por ejemplo, la introducción de especies fijadoras de nitrógeno puede mejorar la productividad en sistemas más diversos, favoreciendo una mayor disponibilidad de nitrógeno en el suelo. Por otro lado, una gran parte de los estudios que demostraban una relación positiva productividad- riqueza específica parecían depender de la presencia o ausencia de especies leguminosas en el sistema ecológico (Huston *et al.*, 2000). Las leguminosas pueden incrementar mucho tanto la productividad como la complementariedad porque no compiten con otras plantas por el nitrógeno del suelo, y además fijan N_2 atmosférico. El nitrógeno fijado puede ser transferido a plantas vecinas por exudación de las raíces (Paynel *et al.*, 2001) y descomposición de raíces muertas (Høgh-Jensen & Schjoerring 2000; Trannin *et al.*, 2000). Como consecuencia, la presencia de especies leguminosas puede aumentar ambos, la productividad y el grado de complementariedad en una mezcla de especies (Ruijven y Berendse, 2003). Para evitar un sesgo en la información, se decidió realizar el estudio con tres grupos funcionales de especies nativas presentes en el monte, en ausencia de leguminosas.

En algunos casos, la producción de biomasa en el suelo aumenta con la riqueza de especies en experimentos de biodiversidad de plantas (Wacker *et al.*, 2009). Poco se sabe sobre los mecanismos directos que causan este resultado (Wacker *et al.*, 2009). En esta tesis se determinó cómo diferentes parámetros demográficos (altura, área foliar, macollas totales, etc.) y microbiológicos (respiración y actividad enzimática microbianas en suelos y porcentaje de colonización de hongos formadores de micorrizas arbusculares) cambian a medida que aumenta la riqueza específica dentro de parcelas experimentales. Sin embargo, aún no se había medido

si la biomasa de cada especie en particular se ve afectada por la riqueza específica en parcelas experimentales; es decir, si las especies en mezclas podían aumentar la producción de biomasa en comparación con los monocultivos. Como resultado, los objetivos del estudio fueron evaluar el efecto de la riqueza específica (I) en la producción de biomasa de 6 especies nativas y naturalizadas del monte, en ausencia de leguminosas, y (II) en la proporción de individuos sobrevivientes por especie, al final de la estación de crecimiento después de 3 años desde el trasplante de los individuos a condiciones de campo. La hipótesis fue que la biomasa y la proporción de individuos sobrevivientes se incrementan cuando la riqueza específica también se incrementa.

5.2 Materiales y Métodos

5.2.1 Mediciones

La producción de biomasa aérea se determinó en todas las plantas de cada parcela experimental. Al cabo de tres años de implantadas en las parcelas experimentales, se contó el número de plantas sobrevivientes por especie por parcela, y en abril de 2015, 1118 plantas fueron cosechadas a 5 cm del suelo. Este material se secó a 70°C durante 72 hs y luego se pesó, a fin de obtener la biomasa seca total, para cada especie y cada tratamiento.

5.2.2 Análisis estadísticos

Los datos fueron analizados empleando el software estadístico INFOSTAT (*Di Rienzo et al., 2015*). Es un diseño en bloques con un tratamiento. El tratamiento consiste en el número de especies presentes en la unidad experimental (parcelas con 36 plantas iniciales en total). Se evaluaron dos variables: la biomasa aérea (transformación logarítmica), y la proporción de plantas sobrevivientes sobre 6 poblaciones. Las especies fueron *Nassella longiglumis*, *Schinus fasciculatus*, *Nassella tenuis*, *Atriplex semibaccata*, *Amelichloa ambigua* y *Larrea divaricata*. Según la población considerada, los tratamientos fueron 2 para el caso de *A. ambigua* y *L. divaricata* (especies en monocultivo y presentes en las parcelas con 6 especies), 3 para el caso de *S. fasciculatus* y *N. longiglumis* (especies en monocultivo y presentes en parcelas con 2 y 6 especies), y 4 para el caso de *N. tenuis* y *A. semibaccata* (especies en monocultivo y presentes en parcelas de 2, 4 y 6 especies). El número de bloques fue 6. Se realizó un ANOVA Simple en bloques. Para poner a prueba la hipótesis previamente enunciada, se utilizó la prueba de Dunnett a 1 cola contra mayor. El método de Dunnett se utiliza en ANOVA para crear intervalos de confianza para las diferencias entre la media de cada nivel de los factores y la media de un grupo de control. Se especificó una tasa de error por familia para todas las comparaciones y el método de Dunnett determinó los intervalos de confianza para cada comparación individual, según el caso (Ricardo Camina, Dpto de Matemática, UNSur, com. pers.). La separación de

medias se realizó mediante el test de Fisher (LSD) protegido, con un nivel de significación del 0,05.

5.3 Resultados

8.3.1 Efectos de la identidad y riqueza de especies vegetales sobre la biomasa

La biomasa se incrementó ($p \leq 0,05$) en *A. semibaccata* cuando aumentó la riqueza específica. Aunque los resultados no fueron concluyentes estadísticamente, en *N. tenuis* y *L. divaricata* se observó una tendencia al aumento de la biomasa individual a medida que aumentó la riqueza específica. *S. fasciculatus* y *N. longiglumis* no presentaron cambios, y *A. ambigua* presentó una tendencia negativa, es decir, una disminución de su biomasa individual a medida que la riqueza específica de la parcela experimental aumentó (Figura 5.1).

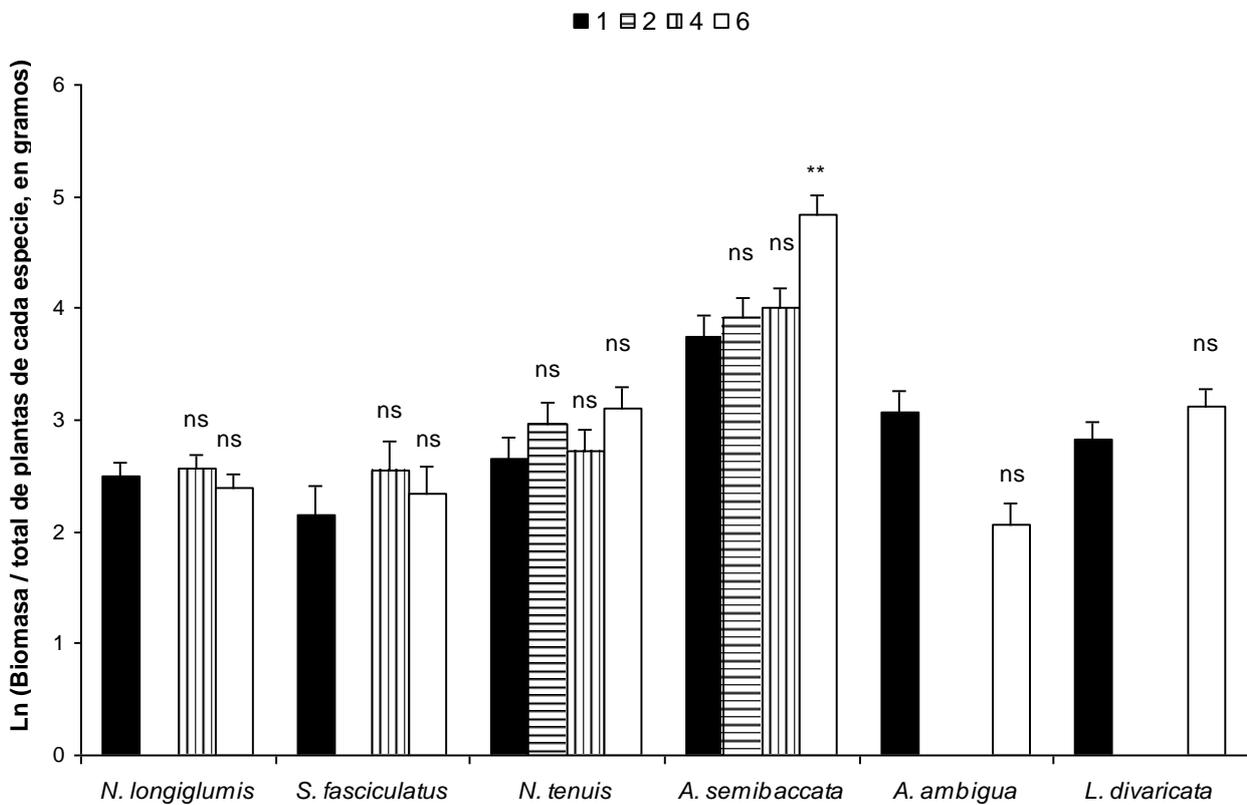


Figura 5.1: Efecto del número de especies presentes en parcelas experimentales, sobre la biomasa aérea (g) del total de plantas de cada especie, cosechada a 5 cm de la superficie del suelo. Cada barra es el promedio + 1 error estándar de $n=18$ en el caso de *N. longiglumis* y *S. fasciculatus*, $n=24$ en el caso de *N. tenuis* y *A. semibaccata*, y $n=12$ en el caso de *A. ambigua* y *L. divaricata*. ns: no significativo; ** altamente significativo ($p \leq 0,05$). La comparación es dentro de cada especie y sus combinaciones.

5.3.2 Efectos de la identidad y riqueza de especies vegetales sobre la proporción de plantas sobrevivientes en las distintas especies.

Sólo en *A. semibaccata*, *A. ambigua* y *L. divaricata* se observó una tendencia a la disminución de plantas sobrevivientes a medida que aumentó la riqueza específica de la parcela, aunque los resultados no fueron concluyentes estadísticamente.

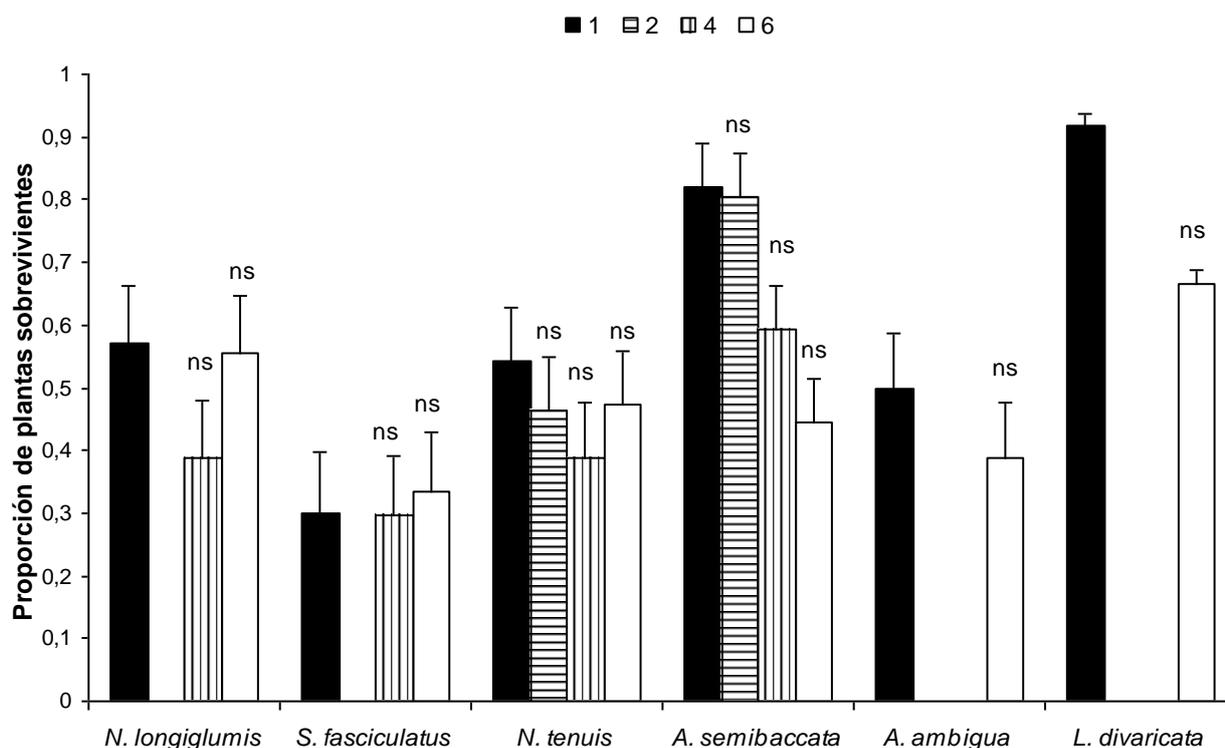


Figura 5.2: Proporción de plantas sobrevivientes de cada especie por parcela (n° de plantas inicial/ n° de plantas final). Cada barra es el promedio + 1 error estándar de $n=18$ en el caso de *N. longiglumis* y *S. fasciculatus*, $n= 24$ en el caso de *N. tenuis* y *A. semibaccata*, y $n= 12$ en el caso de *A. ambigua* y *L. divaricata*. ns: no significativo ($p>0,05$).

5.4 Discusión

Los resultados no fueron concluyentes estadísticamente cuando aumentó la riqueza específica en las parcelas experimentales respecto a la producción de biomasa aérea. Estudios que se han efectuado para múltiples generaciones (Hooper *et al.*, 2005), han concluido que los mecanismos cambian a través del tiempo a medida que las especies interactúan con la estructura de las comunidades experimentales (Fox, 2004; Weaiss *et al.*, 2007). Esto plantea la posibilidad de que las interpretaciones pasadas de la relación riqueza-función han sido muy influenciadas por estudios que todavía tienen que permitir la dinámica de la población.

En *A. semibaccata*, *N. tenuis* y *L. divaricata*, 3 especies de grupos funcionales distintos, se observó una tendencia al aumento de la biomasa individual a medida que aumentó la riqueza específica. En algunos casos, la separación espacial de nichos puede aumentar la productividad en mezclas, pero este efecto varía considerablemente entre comunidades con combinaciones de especies particulares (Wacker *et al.*, 2009). En algunas comunidades mixtas, las especies individuales invierten en incrementar el crecimiento en altura en comparación con los monocultivos, un efecto también observado en experimentos de biodiversidad en Jena, Alemania (Thein *et al.*, 2008). Esto sugiere que las especies en las parcelas mixtas pueden ser a menudo menos "altruistas" con respecto a la partición de los recursos de lo que sería óptimo para una mayor ganancia de carbono de todo el stand. Sin embargo, desde una perspectiva evolutiva, es posible que cada individuo genéticamente distinto, y aún más, cada especie, evolucione hacia maximizar su propio éxito en relación con sus vecinos, incluso si es a costa de una menor eficiencia y una productividad globalmente reducida (King, 1990). De acuerdo a resultados presentados en el capítulo 4, no hubo efecto de la riqueza específica en cuanto a la altura de *A. semibaccata*. Sin embargo, en la mayoría de las fechas estudiadas, *A. semibaccata* fue quien presentó la mayor área foliar cuando creció en combinación con otras especies.

Por otro lado, *S. fasciculatus* y *N. longiglumis* no presentaron cambios, y *A. ambigua* presentó una tendencia negativa, es decir, una disminución de su biomasa individual a mayor riqueza específica en la parcela experimental. Aguiar *et al.* (2013), informaron que la diversidad no influye en la producción de biomasa en comunidades vegetales. La producción de biomasa puede ser influenciada por la etapa de desarrollo de los individuos más bien que por su diversidad en comunidad. En realidad, a la fecha no hay consenso en cuanto al efecto neto de la diversidad sobre la producción de biomasa. Un metaanálisis realizado por Cardinale *et al.* (2007) muestra efectos positivos de la riqueza específica sobre la producción de biomasa, aunque algunas mezclas producen menos biomasa que sus respectivos monocultivos. Así, la tendencia observada en esta tesis donde la biomasa de ciertas especies fue mayor en ambientes de mayor riqueza específica puede explicarse por otros factores. Entre ellos, la dinámica sucesional de los entornos, que sigue siendo un concepto poco estudiado (Cardinale *et al.*, 2007). Los efectos de

la diversidad de plantas herbáceas sobre su producción de biomasa no han sido aclarados en otros estudios (Cardinale *et al.*, 2007). Liu *et al.* (2010) estudiaron la influencia de la diversidad en la producción de biomasa herbácea a una escala regional, y concluyeron que la hipótesis diversidad-productividad (Tilman *et al.*, 1996, Hooper *et al.*, 2005) sólo se verificó parcialmente. Nakamura (2008) no observó un efecto positivo de la riqueza de especies en la productividad de biomasa de especies herbáceas, y atribuyó esto a la similitud funcional de las especies estudiadas. Aunque nuestros resultados mostraron una tendencia a que la producción de biomasa se incrementó en parcelas de mayor riqueza, los efectos positivos de la riqueza específica en la productividad del sistema no pudieron demostrarse estadísticamente. Es probable que las condiciones locales de suelo y el clima impidan la coexistencia de un gran número de especies competitivas, que permitirían una mayor riqueza específica y, en consecuencia, una mayor producción de biomasa (Tilman y Pacala 1993; Lehman y Tilman, 2000; Tilman *et al.*, 2005). El efecto positivo de la biodiversidad sobre la producción de biomasa aérea no puede ser fácilmente explicado por solos unos pocos mecanismos comunes. Más bien, es posible que los mecanismos varíen con el conjunto particular de especies combinadas en cada comunidad.

Atriplex semibaccata presentó una alta mortalidad a medida que aumentó la riqueza específica, pero la biomasa de los individuos sobrevivientes también aumentó. Lo mismo ocurrió con *L. divaricata*. En estudios realizados por Goldberg (1990) en especies ecológicamente similares a *A. semibaccata*, estas especies compiten de manera desproporcionada por los nutrientes debido a sus tamaños inicialmente mayores y a una forma de crecimiento vertical. De esta manera, es menos probable que estas especies exhiban una alta mortalidad causada por la limitación de la luz. Las diferencias en la composición de las especies entre los tratamientos son consecuentes con la hipótesis que la competencia por la luz juega un papel importante en la reducción de la diversidad con el aumento de la producción de biomasa (Goldberg, 1990).

En *A. ambigua*, la mortalidad aumentó con incrementos en la riqueza de especies y al mismo tiempo los individuos de dicha especie produjeron menor biomasa. Un patrón generalizado entre las comunidades es una disminución en la diversidad de especies asociada a reducción en la disponibilidad de nutrientes (Pratt, 1984; Tilman, 1984, 1987, Inouye *et al.*, 1987; Carson y Barrett; 1988). Se han propuesto un número de hipótesis que sugieren que las interacciones competitivas son responsables de la exclusión de especies, que de otro modo sobrevivirían a lo largo de un gradiente de nutrientes (Grime 1973, Newman 1973, Huston 1979, Tilman 1982). La hipótesis de Newman (1973) sugiere que hay una correlación negativa entre la diversidad y la disponibilidad de nutrientes debido a que: (1) el aumento en la riqueza específica provoca un aumento en la disponibilidad de nutrientes, que resulta en un aumento de la producción de biomasa de la vegetación; (2) dicho aumento de la biomasa conduce a su vez a

una disminución en la disponibilidad de la luz para plántulas o plantas de crecimiento más lento (Tilman, 1983); (3) la disminución de la luz daría lugar a una mayor mortalidad de las plantas que se encuentran bajo el follaje de las plantas más altas, de gran biomasa (Flemmer *et al.*, 2003) y (4) el aumento de la mortalidad conduce a una disminución del crecimiento en ciertas especies, y/o si la mortalidad de todas las especies de la comunidad es la misma, a la pérdida de especies inicialmente raras, que son más propensas a extinguirse.

EFFECTOS DE LA IDENTIDAD Y RIQUEZA ESPECÍFICA VEGETALES SOBRE LA RESPIRACIÓN MICROBIANA DE LOS MICROORGANISMOS EN SUELO

6.1 Introducción

La actividad microbiológica es un término general que incluye todas las reacciones metabólicas y las interacciones de la microflora y microfauna en el suelo (Baldock y Nelson, 2000). Aunque se sabe desde hace mucho tiempo que los organismos del suelo forman parte integral de la fertilidad de los mismos, es solo durante las últimas décadas que los ecólogos han comenzado a explorar las comunidades subterráneas y su significado funcional para las comunidades de plantas y procesos ecosistémicos (Bardgett., 2005). Los exudados de las raíces de las plantas y aquellos a partir de la descomposición la broza subterránea afectan las raíces asociadas y las comunidades de los descomponedores subterráneos que, a su vez, regulan la disponibilidad de nutrientes y el crecimiento de la planta (A'Bear et al., 2014).

El funcionamiento de un ecosistema está regulado por las interacciones que se producen entre los organismos que la integran. Las interacciones entre las biotas aérea y subterránea, a través de mecanismos mediados por la planta, son potencialmente muy importantes para la estructura del ecosistema, y funcionan como las que existen entre las especies espacialmente coexistentes (Bardgett y Wardle, 2010; Dreyer y Gratton, 2014). El establecimiento de plantas de nuevas especies en el suelo puede determinar la composición de la subcomunidad, influyendo en las raíces asociadas y los microorganismos descomponedores. Estos a su vez, regulan el crecimiento de las plantas y la disponibilidad de nutrientes (Bever et al., 1997; Wardle et al., 2004).

Wardle et al. (1999) demostraron que la diversidad microbiana responde mucho más rápidamente que otras medidas a las manipulaciones de la estructura de la comunidad vegetal. Loranger-Merciris et al. (2006) concluyeron que una mezcla de especies de plantas mejora la comunidad de bacterias cultivables del suelo. Hubo una clara relación entre el número de especies vegetales y la determinación de esta respuesta. Los resultados de Loranger-Merciris (2006) también resaltaron las rápidas respuestas de la actividad y la diversidad de comunidades bacterianas cultivables a la pérdida de la riqueza específica vegetal. Esto hace a los microorganismos del suelo un grupo sensible a las mediciones, cuando se quieren estudiar efectos de la riqueza de especies vegetales sobre las comunidades de microorganismos en los ecosistemas de pastizales naturales.

Los efectos de la riqueza específica vegetal en otros procesos importantes del ecosistema sigue siendo poco conocida. Por ejemplo, sus efectos en la respiración del suelo han sido poco investigados, y se han obtenido además resultados contradictorios (Dias et al, 2010). De Boeck et al. (2007), por ejemplo, no pudieron encontrar ninguna relación entre la diversidad vegetal y la respiración del suelo. Además, la respiración del suelo se ha estudiado sólo en raras ocasiones, a menudo en estudios a corto plazo (por ejemplo Craine et al 2001a, b; De Boeck et al., 2007), impidiendo observar la respiración del suelo en diferentes etapas fenológicas dentro de una misma especie vegetal.

La respiración del suelo es una vía importante del ciclo global del carbono (C). Ésta incluye la respiración de las raíces y la actividad heterotrófica del reciclaje de C en el suelo procedente de la broza, las raíces y los exudados de las mismas (Raich y Tufekcioglu 2000). Por lo tanto, los cambios en los factores que controlan las tasas de respiración del suelo pueden tener un impacto importante en la concentración de CO₂ atmosférico (Dias et al., 2010). Diversos estudios con especies de pastizales han demostrado que las comunidades vegetales más diversas suelen ser más productivas (Hooper et al 2005; Spehn et al., 2005), lo que lleva a un aumento de las entradas de carbono en el suelo. Sin embargo, comunidades más diversas de plantas también mostraron una mayor eficiencia en el uso de nitrógeno, es decir, la concentración de nitrógeno en la biomasa producida disminuyó (Fargione et al 2007; Van Ruijven y Berendse 2005). Esta reducción de la concentración de nitrógeno en la materia orgánica puede afectar negativamente a ambos componentes autótrofos y heterótrofos de la respiración del suelo.

Sobre la influencia de la identidad de las especies en la microbiología del suelo, es bien conocido que especies particulares pueden modificar el tamaño y la actividad de las poblaciones microbianas del suelo, y al hacerlo, tienen el potencial de afectar a los procesos de los ecosistemas clave como la respiración del suelo (Johnson et al., 2008). Esto es debido a la estrecha, positiva relación que hay entre la respiración del suelo y la biomasa de microorganismos en el mismo (Álvarez y Santanatoglia, 1985). Sin embargo, la importancia relativa de la riqueza florística de la comunidad vegetal en la regulación de las tasas de respiración del suelo es desconocida (Johnson et al., 2008). La comprensión de estas relaciones es importante porque las tasas de extinción de especies vegetales están aumentando, y muchos de los objetivos de la legislación para la conservación se basan en restaurar o mantener la riqueza específica vegetal (Spehn et al., 2005).

Las actividades humanas han contribuido a la degradación del suelo (Fernández y Busso, 1999), lo que puede provocar grandes cambios en las propiedades biológicas del mismo (Spehn et al., 2000b). Dicha degradación puede disminuir la biomasa microbiana del suelo, y en consecuencia la actividad microbiana subterránea (Nunes et al., 2012). Sin embargo, la

restauración de la tierra puede promover aumentos a corto o largo plazo en la biomasa microbiana (Nunes et al., 2012). La pérdida de la riqueza específica vegetal también puede alterar los nutrientes, sus tasas de reciclaje y descomposición (Loreau et al., 2001). Sin embargo, pocos estudios han examinado el impacto de la disminución de la riqueza específica vegetal en la biota subterránea (Wardle et al., 2004). Los microorganismos del suelo son de gran importancia para la sostenibilidad a largo plazo de los ecosistemas (Pankhurst et al., 1996) ya que juegan un papel clave en la descomposición de materia orgánica, el ciclado de nutrientes, el mantenimiento de la estructura del suelo y la degradación de contaminantes agroquímicos. Los microorganismos del suelo son en su mayoría heterótrofos, por lo que utilizan exudados de las plantas o el material vegetal en descomposición como alimentos. Una reducción en la cantidad y calidad de los alimentos, causada por una pérdida de la riqueza de especies vegetales, puede modificar la abundancia de las comunidades microbianas en suelo (Wardle y Lavelle, 1997; Hooper et al., 2000).

La respiración del suelo es un indicador importante de la actividad biológica del mismo (Schlesinger y Andrews 2000). Debido a que la respiración del suelo y la concentración de CO₂ en la atmósfera dependen fuertemente de la actividad fotosintética de las plantas que suministran carbohidratos desde las hojas hasta las raíces y a la rizósfera (Kuzyakov y Gavrichkova 2010), la variación en los ecosistemas (por ejemplo, fenología de las hojas, crecimiento de las plantas y tasas de fotosíntesis) es probable que influya en la dinámica del C subterráneo (Inoue et al., 2012, Moyano et al., 2008). Sin embargo, en pocos estudios se investigó el impacto fenológico de las plantas en la respiración microbiana del suelo. Dado que la respiración de las raíces, como componente de la respiración del suelo, se origina de la fotosíntesis foliar, la respiración del suelo podría depender de la emergencia de la hoja y la expansión del área foliar (Du y Fang 2014).

El objetivo de este capítulo fue evaluar el impacto de la identidad, la riqueza y el estado fenológico de las especies vegetales en la actividad microbiana del suelo. Con este propósito, se midió, la respiración basal del suelo, en condiciones de campo natural y en parcelas experimentales con diferentes combinaciones de especies en fases fenológicas de las mismas. Las hipótesis de trabajo fueron que la respiración basal es mayor (1) a mayor que a menor riqueza específica y (2) en el estadio reproductivo que vegetativo de crecimiento y desarrollo.

6.2 Materiales y Métodos

6.2.1 Características del clima

La temperatura y la precipitación se midieron en diferentes fases fenológicas de las especies en estudio. Esto se efectuó a fin de comparar la respiración basal en el suelo con la respuesta de las diferentes especies estudiadas en función de las temperaturas del aire y suelo, y la precipitación. Esta información climática (Tabla 6.1) fue provista por una estación meteorológica automática ubicada en la Chacra Experimental.

	Temperatura media del suelo a distintas profundidades			Temperatura del aire			Precipitación (mm)
	0cm (°C)	-5cm (°C)	-10cm (°C)	Media (°C)	Máxima absoluta (°C)	Mínima absoluta (°C)	
May-13	9,1	10,0	10,7	10,7	24,0	-1,6	28,0
Nov-13	19,6	18,6	18,4	17,9	33,9	3,2	36,0
May-14	sin datos			10,3	23,8	0,1	44,0
Nov-14	17,3	16,7	16,7	16,4	37,2	-2	22,0

Tabla 6.1: Precipitación promedio y temperatura media, máxima y mínima absoluta del aire (C°) y suelo a 0, 5 y 10 cm de profundidad, durante los meses de mayo y noviembre de 2013 y 2014. Los valores de precipitación total anuales para 2013 y 2014 fueron de 510 mm y 597,5 mm respectivamente.

6.2.2 Mediciones

Las muestras de suelo para las mediciones que se efectuaron en el monte (es decir, bajo condiciones naturales) se obtuvieron en un lote de 22 ha expuesto a un sistema de pastoreo rotativo (Foto 6.1). Las plantas que se utilizaron como control fueron aquellas ubicadas a 2 metros una de otra, es decir plantas sin vecinos cercanos (en claros) (Foto 6.2 A y B). Se eligieron 9 especies perennes predominantes en la región, de dos grupos funcionales distintos: tres especies de arbustos (*Condalya microphylla*, *Larrea divaricata*, *Schinus fasciculatus*) y

cuatro de gramíneas (*Nassella longiglumis*, *Nassella tenuis*, *Pappostipa speciosa* y *Amelichloa ambigua*). Con respecto a los arbustos, se escogieron ejemplares juveniles, de no mayor a 50 cm de altura. Se seleccionaron 4 parches donde la mayoría de las especies de los dos grupos funcionales estuvo presente. En todos los parches la distribución de las especies fue similar. El muestreo se realizó en plantas diferentes en cada una de las 2 fechas. Las muestras se tomaron los días 12/05/13 y 03/11/13.

En las parcelas experimentales se tomó una muestra de suelo por especie dentro de cada parcela. En las parcelas con monocultivos se tomó una única muestra de suelo por parcela, y en aquellas con combinación de dos, cuatro y seis especies se eligieron plantas del interior respecto a aquellas de la periferia, y se tomaron dos, cuatro y seis muestras (una debajo de cada especie presente) por parcela, respectivamente. Las plantas muestreadas fueron diferentes a aquellas utilizadas para efectuar las mediciones de crecimiento (Capítulo 4), y también distintas en cada una de las fechas de muestreo (12/05/13, 03/11/13, 19/05/14 y 05/11/14).

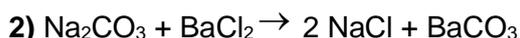
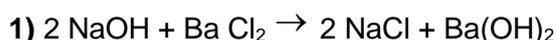


Foto 6.1: Vista del monte donde se eligieron los parches para la obtención de las muestras de suelo.



Foto 6.2: Vista de un ejemplar de *Larrea divaricata* (A) y *Amelichloa ambigua* (B) en claros.

Las muestras de suelo fueron extraídas con un barreno cilíndrico de 3 cm de diámetro, en forma diagonal desde la periferia hacia el centro de cada planta en los primeros 20 cm de suelo. A esta profundidad del suelo se encuentra gran parte de la biomasa, y de la dinámica del sistema radical en especies de gramíneas perennes nativas (Distel y Fernández, 1986; Distel y Fernández, 1988; Becker et al., 1997). Luego, dichas muestras se almacenaron en cámara a 4° para su posterior análisis. La respiración microbiana se midió en un microcosmos del suelo después de la incubación estática y la determinación de la titulación descrita por Zibilski (1994). De cada muestra de suelo se extrajeron 3 submuestras de 25 g cada una, que se colocaron en frascos de plástico de 200 ml. El suelo se hidrató con 3 ml de agua destilada libre de dióxido de carbono y se mezcló con aguja histológica de manera que quedara homogéneo. Estos frascos conteniendo el suelo y el agua destilada decarboxilada se mantuvieron cerrados en todo momento. Por otro lado se colocaron 20 ml de NaOH en un vial de 50 ml. En un frasco de vidrio de boca ancha se agregaron 4ml de agua destilada libre de CO₂, y se colocaron allí el frasco con suelo, ahora destapado, y el vial conteniendo el NaOH. Este se selló herméticamente con papel parafinado y se mantuvo en estufa en oscuridad a 25°C durante 7 días. Por cada tanda de muestras se preparó un blanco, que consistió en el frasco de vidrio grande con los 4 ml de agua destilada decarboxilada y el vial con NaOH, sin incluir el frasco de suelo. La reacción química que se produce durante la incubación es CO₂ + 2 NaOH + Na₂CO₃ + H₂O. Una vez transcurrido el tiempo de incubación, se retiraron los frascos de la estufa y se prepararon para su titulación. A cada vial se le agregaron 2 ml de BaCl₂ 0,5M y una gota de fenolftaleína, y se agitó mientras se tituló con HCl 0,2 N. Las reacciones que ocurrieron durante la titulación fueron:



Cuando el indicador cambió de color, se registró la lectura de la muestra (ml de HCl). Este se usó para calcular la cantidad de CO₂ por gr de suelo por medio de la siguiente fórmula:

$$\frac{(\text{Blanco} - \text{Muestra}) \cdot 4,4}{\text{Peso del suelo}} = \text{mg CO}_2 \cdot 7\text{días}^{(-1)} \cdot \text{g de suelo}^{(-1)},$$

siendo Blanco: ml de HCl gastados para titular el blanco; Muestra: ml de HCl gastados para titular la muestra; 4,4 es un factor de conversión entre HCl y CO₂; el Peso del suelo es el peso del suelo secado a estufa, 70° durante 48hs.

6.2.2 Análisis estadísticos

Los datos de respiración basal de las muestras de suelo obtenidas en el monte se analizaron con ANOVA de triple vía, con ubicación, especie y estado fenológico como factores.

En las parcelas se realizó inicialmente un ANOVA triple, tomándose los años, las especies y la riqueza específica, como factores. Se compararon primero las parcelas con los monocultivos y aquellas donde se encontraban las combinaciones de las 6 especies (1 versus 6). Al resultar significativo, se efectuaron contrastes a priori entre los factores. Cada vez que hubo interacción doble entre cualquiera de los factores estudiados, se realizó ANOVA de doble vía para descomponer la interacción.

Para el efecto de la riqueza específica dentro de cada especie por separado, se utilizó un diseño en bloques con dos factores, los tratamientos (fijos), y las fechas o estadios fenológicos (que se consideraron como aleatorias). La variable que se evaluó fue la respiración basal en suelos. Los tratamientos consistieron en el número de especies presentes en la unidad experimental [combinación de 6 especies (*Nassella longiglumis*, *Schinus fasciculatus*, *Nassella tenuis*, *Atriplex semibaccata*, *Amelichloa ambigua* y *Larrea divaricata*) versus sus respectivos monocultivos]. Todas las parcelas tuvieron 36 plantas en total. Según la población considerada, los tratamientos fueron 2 (*A. ambigua*, *L. divaricata*), 3 (*N. tenuis*, *A. semibaccata*) o 4 (*N. longilumis*, *S. fasciculatus*) especies. El número de bloques fue 6.

Desde que fue un ANOVA Doble (tratamiento x fechas) Mixto, primero se testeó la interacción. En caso que ésta fuera significativa ($p < 0,05$), se utilizó el cuadrado medio (CM) de la interacción como CM error para la comparación de tratamientos. En caso de no ser significativa ($p > 0,05$), se utilizó el CM residual como error. En todos los casos, la comparación entre medias se realizó promediando las cuatro fechas. La hipótesis a probar fue si cada tratamiento fue superior estadísticamente al testigo (la especie sola). Para ello se utilizó la prueba de Dunnett a 1 cola contra mayor.

En el monte, las muestras de suelo se analizaron durante solo una estación de crecimiento, utilizándose éste como valor de referencia. Las especies en las parcelas se analizaron durante dos años, luego de un año de haber sido implantadas en las parcelas.

6.3 Resultados

6.3.1 Efectos de la identidad y riqueza de especies vegetales en condiciones de campo natural sobre la respiración microbiana del suelo en diferentes fases fenológicas

No se detectaron interacciones significativas ($p > 0,05$) de tercer o segundo orden entre los factores, ni se encontró ($p > 0,05$) efecto de las especies ni los lugares. Sin embargo se encontraron diferencias ($p < 0,05$) entre las fechas: la respiración basal fue mayor ($p < 0,05$) cuando las especies se encontraban en estado vegetativo que en reproductivo (Figura 6.3.1).

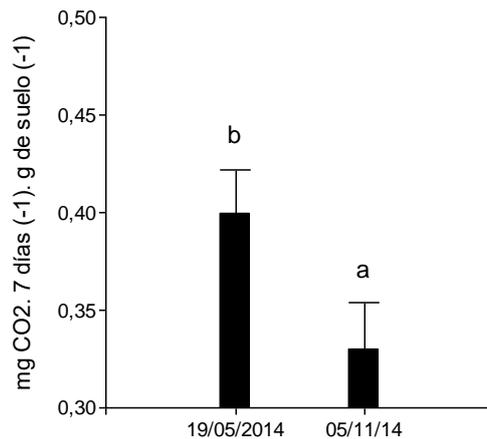


Figura 6.3.1: Respiración basal del suelo ($\text{mg CO}_2 \cdot 7 \text{ días}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$) en el monte, en mayo y noviembre de 2014. Cada histograma es el promedio ± 1 error estándar de $n=56$. Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre fechas.

6.3.2 Efectos de la identidad y riqueza de especies vegetales en parcelas experimentales sobre la respiración microbiana del suelo en diferentes fases fenológicas

No hubo efecto de año ni de especies ($p > 0,05$). Tanto en los monocultivos como en la combinación de 6 especies la respiración basal fue mayor ($p < 0,05$) en el estadio reproductivo que en el vegetativo (Figura 6.3.2). En el estadio reproductivo de crecimiento y desarrollo la respiración basal fue mayor ($p < 0,05$) a mayor (combinación de 6 especies) que a menor (monocultivo) riqueza específica (Figura 6.3.2). La interacción entre riqueza y estadio fenológico fue significativa ($p < 0,05$) (Figura 6.3.2).

La interacción año*especie*riqueza dio significativa al 0.0679, por lo que se decidió hacer contrastes entre los factores (Tabla 6.3.1).

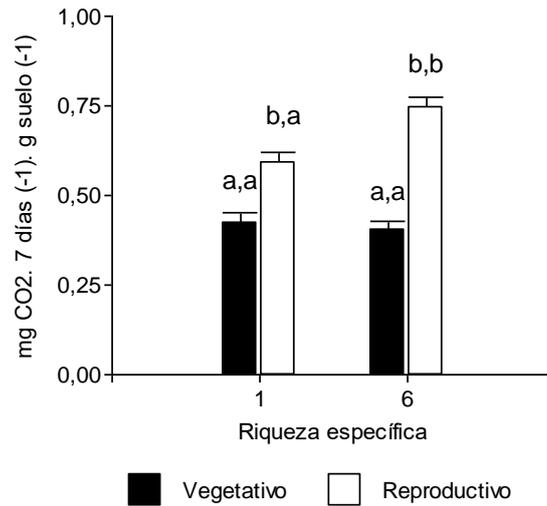


Figura 6.3.2: Miligramos de CO₂ en una semana por gramo de suelo, según los distintos estadios fenológicos (vegetativo y reproductivo) y la riqueza específica (monocultivo y mezcla de 6 especies). Cada barra es el promedio + 1 error estándar de n=72. Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre los distintos estados fenológicos dentro de cada riqueza específica (primer letra) o entre la riqueza específica dentro del mismo estado fenológico (segunda letra).

Especies	Riqueza	Año	
		2013	2014
<i>N. clarazzii</i>	1	ns	Ns
	6	ns	Ns
<i>N. tenuis</i>	1	ns	Ns
	6	ns	*
<i>A. ambigua</i>	1	ns	Ns
	6	ns	Ns
<i>S. fasciculatus</i>	1	ns	**
	6	ns	Ns
<i>L. divaricata</i>	1	ns	Ns
	6	ns	Ns
<i>A. semibaccata</i>	1	**	*
	6	**	**

Tabla 6.3.1: Contrastes entre especies, año y riqueza específica. 1 (monocultivo) y 6 (todas las especies juntas), * Indica diferencias significativas ($p < 0,05$), ** diferencias altamente significativas ($p < 0,01$) y ns: no se hallaron diferencias significativas ($p > 0,05$)

La figura 6.3.3 muestra la variación temporal de la respiración basal dentro de cada especie entre las fechas de muestreo de los 2 años estudiados. Excepto en *L. divaricata* en 2014, la respiración basal fue mayor ($p < 0,05$) en noviembre que en mayo para todas las especies en ambos años (Figura 6.3.3).

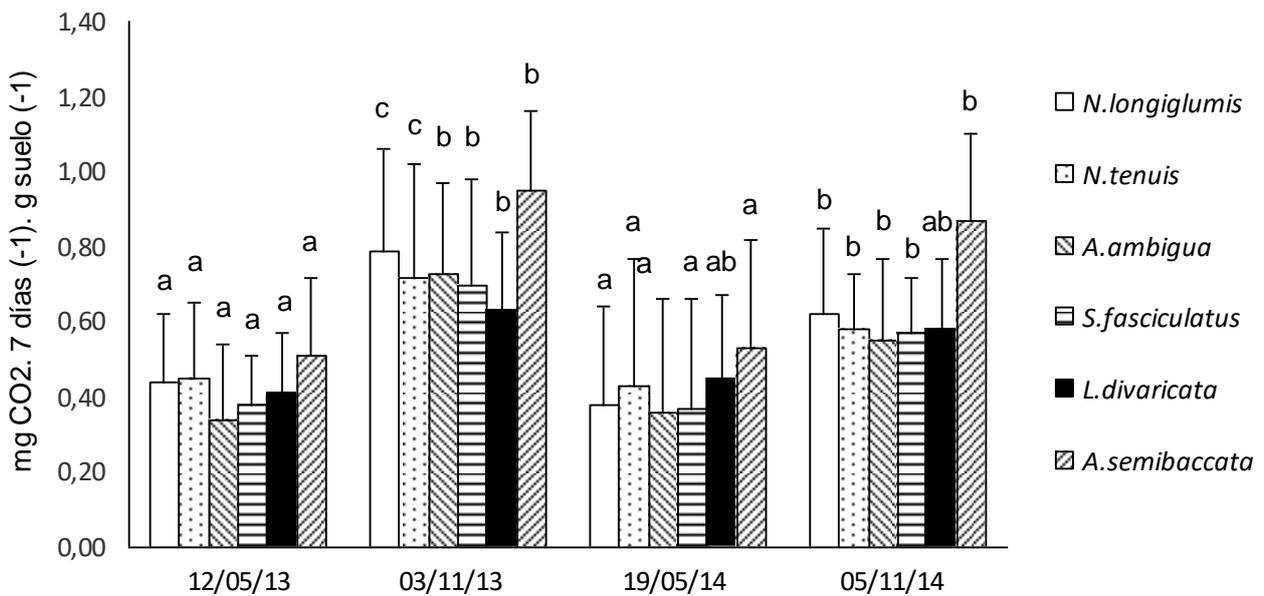


Figura 6.3.3: Respiración basal del suelo ($\text{mg CO}_2 \cdot 7 \text{ días}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$) debajo de 6 especies vegetales durante el período 2013/2014. Cada histograma es el promedio de $n=12$ (*A. ambigua* y *L. divaricata*), $n=18$ (*N. clarazzii* y *S. fasciculatus*) y $n=24$ (*N. tenuis* y *A. semibaccata*) + 1 error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) de las especies a través de las fechas.

En la figura 6.3.4 se muestra el efecto de la riqueza específica sobre la respiración basal, dentro de cada especie individual. En *L. divaricata*, *N. longiglumis* y *S. fasciculatus* la respiración basal aumentó ($p < 0,05$) a medida que se incrementó la riqueza específica. En las otras especies, no hubo efecto ($p > 0,05$) de la riqueza específica sobre la respiración basal.

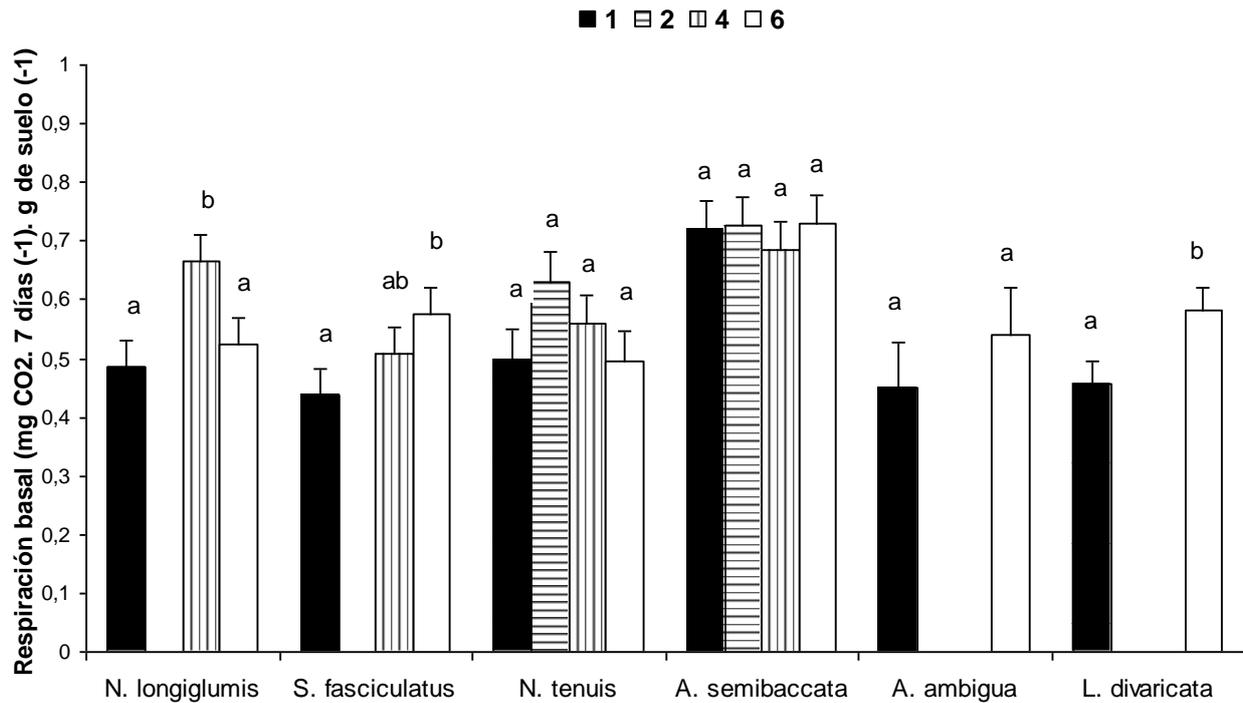


Figura 6.3.4: Respiración basal en función de la riqueza de especies para cada especie. Cada barra es el promedio de $n=24 + 1$ error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre las distintas combinaciones de especies, dentro de cada especie.

6.4 Discusión

En condiciones de campo natural no se encontraron diferencias a nivel espacial (entre las especies del monte y aquellas que se encontraban en claros), aunque si hubo diferencias a nivel temporal, encontrándose mayor actividad respiratoria en mayo, cuando la mayoría de las especies estaba en estado vegetativo o senescente, que en noviembre. La magnitud de la actividad de los microorganismos del suelo varía mucho a través de plazos cortos de horas a días y meses (Wardle, 2002; Bardgett, 2005a). Muchos factores contribuyen a esto, desde la depredación de los microorganismos del suelo por animales a la acción de los estreses abióticos, tales como ciclos de humedad- sequía (Bardgett, 2005a). Las relaciones entre las plantas y las comunidades biológicas del suelo operan a una escala estacional, involucrando varios mecanismos que son de importancia para el suministro de nutrientes a las plantas durante la estación de crecimiento. Schadt et al. (2003) informaron que cambios estacionales en la biomasa microbiana se asociaron con los cambios en la composición de la comunidad microbiana: en invierno, dominaron los hongos que utilizaron residuos vegetales complejos, mientras que en el verano, las bacterias que prosperaron con los exudados de las raíces fueron más activas (Lipson y Schmidt, 2004). También hay un casi completo recambio en la comunidad

microbiana entre el invierno y el verano. Estas dinámicas estacionales en las comunidades microbianas son importantes porque controlan la partición temporal de nutrientes entre las plantas y los microorganismos del suelo a través de las estaciones (Bardgett, 2005b). La mayor actividad respiratoria en otoño encontrada en el monte (es decir, campo natural) puede deberse a la senescencia de las plantas arbustivas, que proporciona un pulso débil de carbono que podría promover el crecimiento microbiano. La variación química de estos compuestos provee una fuente potencial que promueve la diversidad de la comunidad microbiana. Por ejemplo, si la broza es rica en compuestos fenólicos de bajo peso molecular, esto mejora la biomasa microbiana en general, particularmente de hongos, mientras que si la broza es rica en hidratos de carbono y azúcares aumenta el crecimiento de bacterias (Bowman y Steltzer, 1998). A medida que la biomasa microbiana sigue, el carbono y el nitrógeno de la broza vegetal es consumida y mineralizada. Menos fácilmente degradables son los compuestos fenólicos que promueven el predominio de especies de hongos (Schadt, 2003).

La menor actividad respiratoria en condiciones de campo natural en el mes de noviembre coincide con lo encontrado por otros autores (Buchanan y King, 1992; Sicardi et al., 2004). Sicardi et al., 2004 detectaron una menor población microbiana del suelo, a una profundidad entre 0-10cm, durante primavera y verano. Esto podría deberse a las altas temperaturas del suelo y a una menor humedad a esta profundidad. La actividad respiratoria de los microorganismos puede ser inhibida por la alta conductividad, lo que sugiere que las mediciones, tales como liberación de CO₂, refleja la tensión existente en suelos salinos de regiones áridas.

En las parcelas experimentales hubo un comportamiento cíclico de la respiración durante los dos años de estudio, observándose menor respiración basal en los meses de mayo 2013/2014, cuando las especies se encontraban en estado vegetativo, de crecimiento activo, que en noviembre, cuando tanto las gramíneas como los arbustos se encontraban en período de floración y fructificación. Estas dinámicas estacionales en las comunidades microbianas son importantes porque controlan la partición temporal de nutrientes entre las plantas y los microorganismos del suelo a través de las estaciones (Bardgett, 2005b). La respiración del suelo puede exhibir variaciones estacionales y diarias (Fang et al., 1998, Xu y Qi 2001, Gaumont-Guay et al. 2006; Wang et al. 2006). Chang et al. (2016) proponen que la temperatura del suelo representa la mayor parte de la variación estacional en la respiración del suelo. El eflujo de dióxido de carbono del suelo es una combinación de dos factores: (i) la respiración de la rizósfera, incluyendo la respiración de las raíces y la respiración del metabolismo de los rizodepósitos y (ii) descomposición microbiana de la materia orgánica del suelo (MOS) (Cheng y Kuzyakov, 2005). Los sustratos para la respiración de la rizosfera vienen del C fijado recientemente a través de la fotosíntesis, mientras que la descomposición de la MOS es principalmente una función de las actividades heterotróficas del suelo utilizando el C del mismo.

Los dos procesos actúan simultáneamente y también están vinculados a través de las interacciones de la rizosfera (Cheng y Kuzyakov, 2005). En estudios realizados por Warembourg et al. (2001) con especies anuales y perennes del género *Bromus*, la fenología de las plantas afectó en gran medida la asignación de asimilados por encima y debajo del suelo. El porcentaje de carbono perdido por la respiración fue siempre mayor durante las etapas reproductivas (Warembourg et al., 2001). Muchos autores han intentado dar una estimación general de cómo el carbono es utilizado por la rizósfera de las distintas especies vegetales bajo diferentes condiciones (Lambers, 1987, Van Veen et al., 1991, Rattray et al., 1995). En *B. erectus*, hubo una disminución del macollaje en el estadio reproductivo, y esta disminución se correlacionó con la aparición de estructuras reproductivas (Warembourg et al., 2001). Durante las fases reproductivas, parte de la respiración puede deberse o bien a una mayor tasa de traslocación en las raíces por la formación de nuevas estructuras (estructuras reproductivas) o una mayor exudación de compuestos por las raíces (Swinnen et al., 1994). Esto concuerda con un concomitante incremento de la proporción de carbono traslocado desde el suelo (Warembourg et al., 2001).

La respiración en el suelo fue generalmente mayor, o similar, pero no menor a medida que aumentó el número de especies en las parcelas experimentales. Es bien conocido que especies particulares pueden modificar el tamaño y la actividad de las poblaciones microbianas del suelo, y al hacerlo, tienen el potencial de afectar a los procesos de los ecosistemas clave como la respiración del suelo (Johnson et al., 2008). Las comunidades herbáceas en particular (*Leontodon hispidus*, *Succisa pratensis*, *Campanula rotundifolia* y *Viola riviniana*) se asociaron con las mayores tasas de respiración del suelo, independientemente de la riqueza específica en estudios realizados Johnson et al. (2008). Sin embargo, la importancia relativa de la diversidad vegetal y la composición de la comunidad en la regulación de las tasas de respiración del suelo es desconocida (Johnson et al., 2008).

Por otra parte, varios estudios han demostrado que aumentos en la riqueza de especies vegetales pueden incrementar la descomposición de la materia orgánica a través de cambios en la disponibilidad de nutrientes (Tilman et al, 1996; Hooper y Vitousek, 1997; Hooper et al, 2005). Aumentos en la mineralización de nitrógeno, relacionados con una mayor disponibilidad de nitrógeno para la comunidad descomponedora podrían contribuir a explicar la producción de CO₂ acelerada inducida por desechos radicales provenientes de suelos de las parcelas más ricas en especies vegetales.

El nitrógeno es un elemento limitante en ecosistemas de Monte (Villagra, 2000). En este experimento sin leguminosas, el nitrógeno fue probablemente un factor importante en limitar el crecimiento de las especies en estudio. Esto es similar a lo informado por van Ruijven y Berendse (2005). Una mayor disponibilidad de nitrógeno puede estimular la actividad microbiana

del suelo para descomponer brozas de raíz con una alta relación C/N, siempre y cuando la broza contenga compuestos de carbono fácilmente descomponibles (Cong et al., 2015). Una mayor riqueza de especies vegetales puede incrementar potencialmente las tasas de respiración del suelo después de la adición de broza a través de un efecto en la mejora de la calidad del suelo (Wardle y Lavelle, 1997). Los estudios que han utilizado mezclas de hojas de broza no han informado, sin embargo, efectos aditivos de dichas mezclas en aumentar la respiración del suelo (Wardle et al., 1997; Mikola et al., 2002; Handa et al., 2014).

La mezcla de broza, tanto aérea como subterránea, puede tanto acelerar como inhibir la descomposición en comparación a aquella que se espera de la broza de una única especie (Gartner y Cardon, 2004; Hattenschwiler et al., 2005). Este fenómeno se observa comúnmente cuando los componentes de la mezcla varían en calidad de recursos (Wardle et al., 1997), lo que sugiere que la broza de diferentes grupos funcionales de especies de plantas podrían causar un efecto no aditivo. Por ejemplo, el N liberado de la descomposición de la broza rica en nitrógeno puede facilitar la descomposición de la broza pobre en nitrógeno (Wardle et al., 1997; Harguindeguy et al., 2008; Vos et al., 2013.; Handa et al., 2014). Ithurrart et al. (2017) demostraron que el suelo debajo de plantas de *A. ambigua* tuvo una mayor concentración de nitrógeno disponible que debajo de plantas de *N. tenuis*. Este resultado se podría asociar con un mayor aporte de materia orgánica de las raíces de *A. ambigua* que de aquellas de *N. tenuis*. Saint Pierre et al. (2004b) informaron una mayor densidad de longitud de raíces ($\text{cm raíz}/\text{cm}^3 \text{ suelo}$) en *A. ambigua* que en *N. tenuis* hacia fines de la primavera en el mismo sitio de estudio que el de esta investigación. Ambrosino et al. (2014) también encontraron que las raíces de las plantas de *A. ambigua* aportaron una mayor cantidad de materia orgánica al suelo que las plantas de *P. ligularis* y *N. tenuis* en el mismo sitio de estudio.

Los componentes de la broza pueden contener inhibidores (por ejemplo polifenoles), del crecimiento microbiano y la actividad de toda la comunidad vegetal, impidiendo la descomposición de toda la mezcla (Schimel et al., 1998). *Schinus fasciculatus*, perteneciente a la familia de las Anacardiaceae, posee fenoles tóxicos que constituyen una defensa química contra el ataque de insectos y vertebrados (Joel, 1980; Mitchell, 1990). Éstos compuestos, además, pueden restringir el crecimiento de hongos patógenos (Cojocarú et al., 1986). Los compuestos fenólicos derivados, derivados de la descomposición de la lignina (Fitter y Hay, 1983), desempeñan un rol importante en casi todas las interacciones bióticas y abióticas que una planta establece con su entorno (Waterman and Mole, 1994).

Loreau y Hector (2001) demostraron que la persistencia a largo plazo de la relación positiva entre diversidad y productividad es fundamentalmente debida a los efectos de complementación. Las comunidades con mayor riqueza de especies explotan más completamente los recursos naturales (van Ruijven y Berendse 2003). Es probable que la

relación positiva entre la riqueza de especies y la respiración del suelo se deba a un aumento de la biomasa aérea y radical impulsada por los efectos de complementación. En estudios realizados en parcelas experimentales, Cong et al. (2014) demostraron que la descomposición de la materia orgánica inducida por la adición de broza de raíces fue acelerada por el incremento de la riqueza de especies. Estos autores informaron que la pérdida de carbono a través de tasas mayores de respiración en las parcelas más diversas probablemente se podría explicar en parte por el pequeño aumento en el secuestro de carbono en el suelo (18%) en relación con el mayor ingreso de C al suelo (60%). Éste último incremento de C fue a través de un mayor incremento en la biomasa subterránea en aquellas parcelas con una mayor riqueza de especies. Gill y Jackson (2000) enfatizaron la falta de información acerca de los efectos de la mezcla de broza en la descomposición de la broza de la raíz, a pesar que ésta representa la entrada principal de la materia orgánica en un sistema de pastizales naturales.

En resumen, la identidad de las especies juegan un papel importante en el suelo definiendo la actividad de la comunidad microbiana en ecosistemas áridos (Hortal et al., 2015). En general, los parches de plantas de diferentes especies en sistemas áridos mitigan los efectos de las condiciones extremas en las plantas y la comunidad microbiana asociada, que actúan como reservorio de biodiversidad del suelo (Busso et al., 2012; Hortal et al., 2015). Tradicionalmente, el estudio de estos temas - las causas y consecuencias ecológicas de la diversidad biológica - ha tenido un enfoque sobre el suelo (Huston, 1994; Lawton, 2000; Mittelbach et al., 2001). Esta oleada de interés en la diversidad biológica del suelo ha venido en gran parte del reconocimiento de que los microorganismos del suelo regulan importantes procesos ecosistémicos, como la descomposición de la materia orgánica y la mineralización de nutrientes. Además, a causa de la probabilidad de la retroalimentación aérea y subterránea, las comunidades microbianas tienen un papel clave en el funcionamiento del ecosistema (Bardgett et al., 1998, Hooper et al., 2000, Van der Putten et al., 2001, Wardle, 2002).

EFFECTOS DE LA IDENTIDAD Y RIQUEZA DE ESPECIES VEGETALES SOBRE LA ACTIVIDAD ENZIMÁTICA DE LOS MICROORGANISMOS EN EL SUELO

7.1 Introducción

Los residuos de las plantas en el suelo son transformados en CO₂, material microbiano y componentes relativamente estables del humus (Shield et al., 1973). Siendo un proceso mediado por microorganismos, la descomposición de estos residuos vegetales está acompañado por alteraciones en las enzimas responsables de estas transformaciones (Shield et al., 1973). La riqueza y la población de los microorganismos del suelo así como la producción de enzimas dependerán principalmente de la composición química de los residuos de las plantas (Shield et al., 1973). Por lo tanto, la química de los residuos de las plantas no sólo determina su propio destino, sino que también regula la actividad microbiana. Dicha actividad es responsable de la liberación y disponibilidad de los nutrientes esenciales de las plantas, como el carbono y el fósforo (Sajjad et al., 2002).

Las actividades enzimáticas pueden proporcionar indicaciones cuantitativas de los cambios en la cantidad y calidad de la materia orgánica (Dick y Tatatabai, 1993). La deshidrogenasa (DHA), por ejemplo, está presente en todas las células microbianas intactas y viables (Stevenson, 1959; Moore y Russell, 1972; Tabatabai, 1982). Debido a que esta enzima suele estar relacionada con la presencia de microorganismos viables y sus actividades oxidativas, la misma puede ser un indicador sensible de los efectos de la degradación del suelo en el tamaño de las comunidades de microorganismos del suelo (Gianfreda et al., 2005). La enzima deshidrogenasa parece estar vinculada con la actividad microbiana asociada con la ruptura inicial de la materia orgánica (Ross, 1971). Según Ross (1970), esta enzima parecía depender más del estado metabólico del suelo o la actividad biológica de la comunidad microbiana que cualquier otra enzima libre presente. Las deshidrogenasas están involucradas en la transferencia de energía oxidativa entre las células microbianas (Friedel, 1994). La actividad de esta enzima es una medida del metabolismo microbiano y por lo tanto de la actividad microbiana oxidativa en el suelo (Kuhur *et al.* 2012); más aún, indica la actividad promedio de la población de organismos en el suelo (Lenhar, 1956; Tabatabai, 1994). Indirectamente, esto también puede indicar la disponibilidad de C y fuente de energía para los microorganismos. La actividad de la deshidrogenasa presenta una alta correlación con la respiración en la mayoría de los estudios, lo que sugiere que estas actividades se podrían tomar como un indicador de la

actividad microbiana (Dick, 1997; Bolton, 1985) o ser usadas en conjunto para establecer un índice de actividad (Armado, 2009).

Hill et al. (1993) reportaron que las actividades enzimáticas del suelo podrían variar estacionalmente en pastizales de climas templados. Las variaciones estacionales en la biomasa microbiana y en las actividades enzimáticas del suelo se deben a los efectos combinados de temperatura, humedad, disponibilidad de sustrato y otros factores (Wolińska & Stępniewska, 2011). Las deshidrogenasas pertenecen a las enzimas que presentan fuertes fluctuaciones en su actividad causadas por la estación del año, ya que están en estrecha relación con la dinámica de actividad microbiana (Wolińska & Stępniewska, 2012). Muchos investigadores han estudiado el efecto de la temperatura en la actividad de la DHA en el suelo y/o sobre la abundancia de microorganismos del mismo (Subhani et al., 2001, Ghaly & Mahmoud, 2006, Trasar-Cepeda et al., 2007). Teniendo en cuenta el hecho de que la DHA sólo se encuentra en células viables de los microorganismos del suelo, su actividad debe ser mayor alta a una temperatura óptima para el crecimiento y desarrollo de los mismos (Wolińska & Stępniewska, 2011). Se sabe que la velocidad de catálisis enzimática aumenta generalmente con el aumento de la temperatura, hasta la temperatura desfavorable, en la cual la enzima se desnaturaliza y, por lo tanto, su actividad se reduce (Wolińska & Stępniewska, 2011). Sin embargo, los cambios estacionales y la fenología de las plantas rara vez han sido relacionados con la actividad enzimática de la DHA en el suelo.

Algunos estudios han medido diversos procesos biológicos de los suelos (por ejemplo, (parámetros fisicoquímicos, propiedades fisicoquímicas, actividades de enzimas del suelo, propiedades y diversidad funcional del suelo, etc) en respuesta a la riqueza específica vegetal (Naeem et al. 1994; Tilman et al. 1996, 1997; Bardgett et al. 1999; Wardle et al. 1999; Maly et al. 2000; Spehn et al. 2000a). La evidencia sugiere que la riqueza específica tienen impactos significativos no sólo en las propiedades físicoquímicas del suelo sino también más directamente en la composición y actividad de la comunidad microbiana del suelo (Ushio et al., 2008, Ushio et al., 2010). Las plantas pueden influir en la actividad enzimática del suelo mediante la excreción de enzimas, y también pueden afectar la composición y diversidad de las especies microbianas mediante la liberación de exudados y oxígeno en la rizósfera, que a su vez afectan indirectamente a la actividad enzimática (Singh y Kumar, 2008; Vyas y Gupta 2014). Se espera que la riqueza de especies vegetales pueda influir en la actividad de la deshidrogenasa, ya que la cantidad y calidad de los exudados radicales pueden variar entre las diferentes especies de plantas (Baudoin et al., 2002). Se ha reportado que ambas, identidad y riqueza específica son los principales factores que afectan la abundancia y diversidad de organismos del suelo (Johnson et al, 2003; Wardle, 2005). Componentes aéreos y subterráneos de los ecosistemas dependen implícitamente uno del otro (Porazinska et al., 2003). La pérdida de especies en

ciertos ecosistemas puede dar lugar a cambios en la comunidad de descomponedores del suelo que, a su vez, afecta la mineralización de la materia orgánica, con consecuencias para otros ecosistemas (Spehn et al., 2000). A pesar del reconocimiento de que las comunidades microbianas son la clave para el funcionamiento de ecosistemas terrestres, su respuesta a los cambios en la riqueza específica vegetal rara vez se ha investigado directamente (Broughton y Gross 2000; Yin et al 2000; Rodríguez-Loinaz et al, 2008).

El objetivo de este capítulo fue evaluar el impacto de la identidad y la riqueza de especies en la actividad microbiana del suelo, a través de la actividad enzimática de la deshidrogenasa. Se efectuaron estudios bajo condiciones naturales en el Monte y en parcelas experimentales, en diferentes fases fenológicas de las especies estudiadas. Las hipótesis de trabajo fueron: 1) la actividad de la deshidrogenasa difiere entre los estadios vegetativo y reproductivo de las especies estudiadas en el Monte; 2) La actividad microbiana en el suelo difiere entre especies de gramíneas, arbustos y otras herbáceas en el Monte, y 3) en condiciones de campo natural y en parcelas experimentales, la actividad enzimática es mayor al incrementarse la riqueza específica

7.2 Materiales y Métodos

7.2.1 Características del clima

Los datos de precipitación y temperatura del aire y suelo en distintos momentos de 2013 y 2014 se muestran en la Tabla 6.1 del Capítulo 6.

7.2.1 Mediciones

Las muestras de suelo para las mediciones que se efectuaron en el monte (es decir, bajo condiciones naturales) se obtuvieron en un lote de 22 ha expuesto a un sistema de pastoreo rotativo (Foto 5.1). Las plantas que se utilizaron como control fueron aquellas ubicadas a 2 metros una de otra, es decir plantas sin vecinos cercanos (en claros). Se eligieron 9 especies perennes predominantes en la región, de dos grupos funcionales distintos: tres especies de arbustos (*Condalya microphylla*, *Larrea divaricata*, *Schinus fasciculatus*) y cuatro de gramíneas (*Nassella longiglumis*, *Nassella tenuis*, *Pappostipa speciosa* y *Amelichloa ambigua*). Con respecto a los arbustos, se escogieron ejemplares juveniles, de no mayor a 50 cm de altura. Se seleccionaron 4 parches donde la mayoría de las especies de los dos grupos funcionales estuvo presente. En todos los parches la distribución de las especies fue similar.

En las parcelas experimentales se tomó una muestra de suelo por especie dentro de cada parcela. En las parcelas con monocultivos se tomó una única muestra de suelo por parcela, y en aquellas con combinación de dos, cuatro y seis especies se eligieron plantas del interior respecto a aquellas de la periferia, y se tomaron dos, cuatro y seis muestras (una debajo de cada especie presente) por parcela, respectivamente. Las plantas muestreadas fueron diferentes a aquellas utilizadas para efectuar las mediciones de crecimiento (Capítulo 4), y también distintas en cada una de las fechas de muestreo (12/05/13, 03/11/13, 19/05/14 y 05/11/14).

Las muestras para el análisis de actividad enzimática se realizaron con las mismas muestras de suelo que las utilizadas para calcular respiración basal de los mismos (Capítulo 5).

Para la determinación de la actividad de la enzima deshidrogenasa en el suelo se utilizó el protocolo informado por Sajjad et al. 2002 y Cassida (1977). Este método se basa en el uso de una sal soluble, en este caso cloruro de 2, 3, 5-trifeniltetrazolium (TTC), como aceptor terminal de electrones. Después de incubar las muestras de suelo durante 24 h a 37 °C, esta sal fue reducida formando trifeniltetrazoliumformazan (TPF) de color rojo. Una vez extraído el TPF con un disolvente como acetona, su concentración fue cuantificada por colorimetría (Trevors, 1984; Alef y Nannipieri, 1998).

A. Preparación de la curva de calibrado (método de Cassida, 1977):

Se diluyeron 10 ml de la solución de TPF al 0,1% hasta un volumen final de 100 ml con acetona (100 µg TPF ml⁻¹). A partir de la solución anterior, se pipetearon alícuotas de 0,5; 2,5; 5; 7,5 y 10 ml en matraces de 50 ml, y se llevó a volumen con acetona. Estas alícuotas dieron concentraciones de TPF entre 1 y 20 µg ml⁻¹. La absorbancia se leyó a 485 nm, con acetona como blanco, y por último se graficaron los valores de absorbancia versus la concentración de TPF en la solución estándar.

B. Procedimiento:

Se pesaron, por separado, 3 g de suelo fresco en tubo Falcón. Se agregaron 1 ml TTC al 3% y 4 ml de buffer (buffer Tris-HCl 0,1 M pH = 7,6-7,8). Luego se preparó un control sin TTC, agregando sólo 0,5 ml de agua destilada y se agitó. Los tubos fueron incubados a 37°C durante 24 horas. Pasado este tiempo, se pipetearon 10 ml de acetona, que se agregaron al suelo para detener la reacción. Se agitó manualmente, y luego en agitador orbital durante 30 minutos a 300 rpm. Posteriormente, se centrifugó durante 10 minutos a 4000 rpm, y finalmente se filtró el sobrenadante con papel de filtro en tubos de ensayo gordos para aguas. La absorbancia se

midió a 485 nm (Spectronic-20, Bousch abd Lomb), y se calculó la concentración a partir de la curva de calibrado previamente preparada.

X. Cálculos:

La actividad de la deshidrogenasa en suelos se expresó como $\mu\text{g TPF/g}$ suelo por día. Los valores de absorbancia obtenidos en las muestras analizadas fueron interpolados en la curva de calibración para obtener la concentración del TPF. Como blanco se utilizaron los controles de suelo. Para obtener la actividad en cada muestra se utiliza la siguiente fórmula:

$$A_D = \frac{V \cdot [(TPF)_m - (TPF)_c]}{S_c}$$

Donde:

$$A_D = \text{Actividad de la deshidrogenasa, en } \frac{\mu\text{TPF}}{\text{g de suelo seco x día}}$$

$(TPF)_m$ = concentración de TPF en la muestra de suelo, en $\mu\text{g/mL}$

$(TPF)_c$ = concentración de TPF en el control, en $\mu\text{g/mL}$

S_c = peso del suelo en base seca de 3 g de suelo húmedo, en g

V = volumen de acetona adicionado a la suspensión, en mL. Se consideró que el volumen final fueron 15 ml (5 ml buffer + 10 ml acetona) para 3 g suelo.

7.2.3 Análisis estadísticos

Al estudiar los efectos de la identidad y riqueza de las especies en estudio sobre la actividad enzimática de los microorganismos en el suelo, bajo condiciones de campo natural en el 2013, se realizó un ANOVA trifactorial con especies (*N. longiglumis*, *N. tenuis*, *P. speciosa*, *A. ambigua*, *S. fasciculatus*, *L. divaricata*, *C. microphylla*), ubicación de las mismas (parche o claros) y fechas (mayo, noviembre) como factores. Sin embargo, se hallaron diferencias tan grandes ($p < 0,001$) entre las fechas que se optó por dividir las fechas en periodos de mayor o menor actividad enzimática y analizarlas por separado. Se realizó luego un ANOVA de doble vía, con especie y ubicación de estas como factores.

El análisis estadístico en las parcelas experimentales se realizó de la misma manera que en el Capítulo 6, con un diseño en bloques con dos factores (combinaciones de especies y fechas), ANOVA Doble Mixto para analizar las interacciones, y una prueba Dunnett a 1 cola contra mayor para probar si cada tratamiento fue estadísticamente superior al testigo (la especie sola). El número de bloques para el análisis de la actividad enzimática fue de 3.

7.3 Resultados

7.3.1 Efectos de la identidad y diversidad de especies vegetales en condiciones de campo natural sobre la actividad enzimática del suelo en diferentes fases fenológicas.

La actividad de la deshidrogenasa en todas en todas las especies fue en general mayor ($p < 0,05$) en el estadio reproductivo (noviembre 2013) que en el vegetativo (mayo 2013) (Figura 7.3.1). La diferencia entre ambos estadios fenológicos fue tan grande ($p < 0,001$) que se optó por analizar las fechas por separado.

Cuando las especies se encontraban en el estadio vegetativo, la actividad enzimática en la rizósfera de *N. longiglumis*, *P. speciosa* y *S. fasciculatus* fue mayor ($p < 0,05$) que en *N. tenuis* y *A. ambigua*, dentro de los parches de vegetación. En los claros, la actividad fue mayor ($p < 0,05$) en *N. longiglumis* y *S. fasciculatus*, que en el resto de las especies. Cuando éstas se encontraban en el estadio reproductivo en los parches de vegetación, la rizósfera de *L. divaricata* fue la que menor ($p < 0,05$) actividad enzimática presentó, diferenciándose significativamente de *N. longiglumis*, *P. speciosa* y *S. fasciculatus*. En el claro, la rizósfera de *N. tenuis* fue la que menor ($p < 0,05$) actividad enzimática presentó. *L. divaricata* presentó menor ($p < 0,05$) actividad que *P. speciosa* y *A. ambigua*.

Teniendo en cuenta la riqueza específica de cada ubicación (es decir, parches versus claros), se registró una mayor ($p < 0,05$) actividad enzimática bajo las rizosferas de *P. speciosa*, *L. divaricata* y *C. microphylla* cuando estas especies se encontraban dentro de los parches de vegetación, que cuando estaban aisladas una de otras, en mayo de 2013. No se observaron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre las especies en estadio reproductivo cuando éstas se encontraban en parches de vegetación o aisladas una de otra.

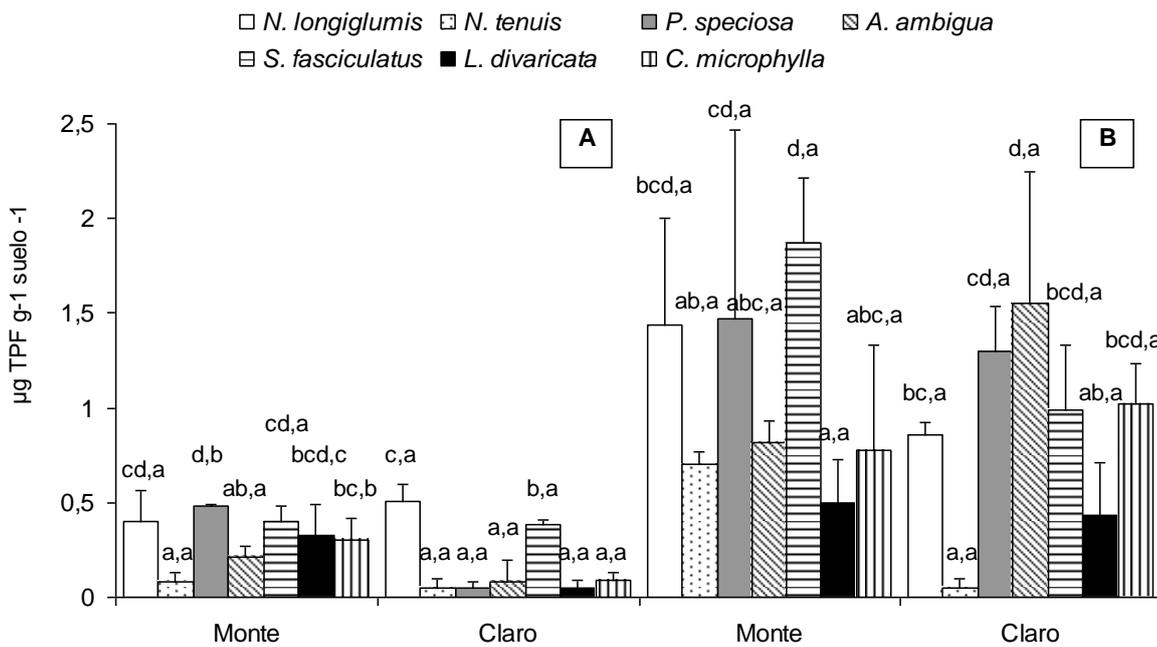


Figura 7.3.1: Actividad enzimática de la deshidrogenasa ($\mu\text{g TPF. g}^{-1}. \text{h}^{-1}$) debajo de siete especies vegetales presentes en parches de vegetación o en claros (una planta alejada de cualquier otra en un radio de 2 m) en el monte, en mayo de 2013 (A) y noviembre de 2013 (B). El control son las especies sin vecinos cercanos (Claro). Cada dato es el promedio + 1 error estándar de $n=4$. Dentro de cada barra, letras distintas delante de la coma indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre especies dentro de cada lugar (parche o claros). Letras distintas después de la coma indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre parches de vegetación y claros (control) en el monte dentro de cada especie.

7.3.2 Efectos de la identidad y diversidad de especies vegetales en parcelas experimentales sobre la actividad enzimática del suelo.

Si bien la diferencia sólo fue significativa ($p < 0,05$) en *A. ambigua* y *L. divaricata*, hubo una tendencia general al aumento de la actividad enzimática a medida que se incrementó el número de especies en la parcela. (Fig. 7.3.2).

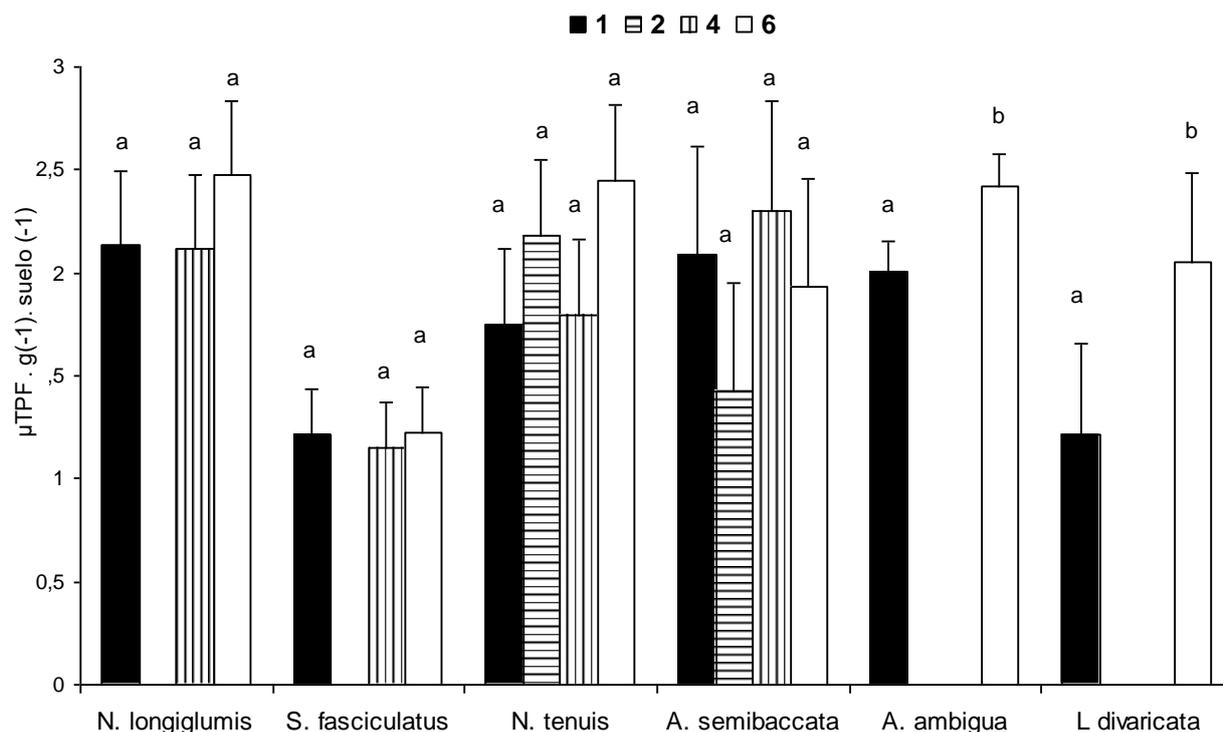


Figura 7.3.2: Actividad enzimática en función de la riqueza de especies para cada especie. Cada barra es el promedio de $n=12 + 1$ error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre las distintas combinaciones de especies, dentro de cada especie.

7.4 Discusión

Los resultados encontrados para respiración basal en suelos del monte no concuerdan con lo encontrado para actividad de la enzima deshidrogenasa en el mismo lugar, donde la mayor actividad enzimática de la deshidrogenasa se encontró en el mes de noviembre, difiriendo significativamente de la actividad en mayo. Hill et al. (1993) ya reportaron que las actividades enzimáticas del suelo podrían variar estacionalmente en pastizales de climas templados. Bastida et al. (2008) también indicaron que la estacionalidad afecta las actividades enzimáticas y la biomasa microbiana. Las mediciones a campo tienen el problema del potencial “efecto enmascarador” de las condiciones climáticas, que cambian de una muestra a la siguiente (Visser y Parkinson, 1989). Al medir la actividad microbiana tanto por el método de producción de CO_2 , como por el método de actividad deshidrogenasa, ambos métodos permitieron apreciar que un mayor porcentaje de humedad y una temperatura más alta favorecen la actividad (tanto respiración como actividad de la deshidrogenasa) de los microorganismos en el suelo (Brzezinska et al., 1998; Qureshi et al., 2003; Ramos y Zúñiga, 2008).

En general, las actividades enzimáticas no se correlacionan con la respiración o el número total de microorganismos del suelo, ya que son específicas a un sustrato (Cao et al., 2014) y relativas a reacciones específicas (por ejemplo, las catalasas afectan el potencial redox, la deshidrogenasa, el ciclo del carbono; las proteasas y ureasas, el Nitrógeno y fosfatasa ácida, el Fósforo) (Armado et al., 2009). Además en los ensayos se determina la actividad enzimática potencial del suelo y no la real (es decir, al momento de la toma de muestra) (Armado et al., 2009). Las mediciones simultáneas de varias actividades enzimáticas en el suelo, pueden tener mayor validez para estimar la actividad microbiológica total, y su respuesta a prácticas de manejo del suelo, estrés medioambiental y cambios en condiciones climáticas. Los ensayos de actividad enzimática, junto con otros parámetros bioquímicos (como la actividad microbiológica y biomasa microbiana), medidos en suelos ofrecen potencialmente, un índice integrador del estatus biológico del suelo o de la capacidad de un suelo de llevar a cabo discretos procesos de catálisis enzimática que ayuden al suelo a volver a un punto de equilibrio después de cualquier perturbación (Dick, 1997; Singh, 2008).

Los valores de DHA coinciden con los encontrados por Gili et al. (2004) en suelos del Alto Valle de Rio Negro y Neuquén. En este estudio, la actividad de la deshidrogenasa, no se correlacionó con la respiración basal del suelo, a pesar que dicha enzima es parte integral de los microorganismos del mismo. Resultados similares fueron encontrados por Skujins (1978) y Frankenberger y Dick (1983) cuando utilizaron mediciones microbiológicas en suelos de USA. La falta de una correlación significativa entre la actividad enzimática y la respiración microbiana puede deberse a que la actividad enzimática (i) sea principalmente extracelular en la naturaleza, y no esté estrechamente asociada con la población microbiana y/o (ii) que ésta se origine a partir de una fuente que no sea microbiana, como las raíces de las plantas y los residuos orgánicos del suelo (Frankenberger y Dick, 1983). Las propiedades físicas y químicas del suelo son factores también muy importantes que afectan el crecimiento y la actividad microbiana (Frankenberger y Dick, 1983).

Los estudios sobre los procesos biológicos que tienen lugar en el suelo se han basado en la medición de numerosas variables: la biomasa microbiana (Jenkinson y Ladd, 1981), la respiración (Nannipieri et al., 1979), ATP (Brookes et al., 1983) y actividades enzimáticas (Frankenberger y Dick, 1983; Garcia et al, 1994). Sin embargo, Nannipieri et al. (1990), han sugerido que existen problemas si variables como la biomasa del carbono, la liberación de CO₂ o la actividad enzimática de la deshidrogenasa se consideran únicamente como índices de la actividad microbiológica; estos problemas son aún mayores cuando se consideran sistemas tan complejos como los suelos de zonas áridas, ya que éstos están sujetos a enormes desequilibrios ambientales (Gili et al., 2004). Los valores de deshidrogenasa encontradas por varios autores (Beyer et al., 1992, Gili et al., 2004) en diferentes tipos de suelo han sido

generalmente más altos que los encontrados en esta tesis, donde se trabajó con suelos áridos. Esto coincide con lo informado por Gili et al (2004) respecto a la complejidad de los sistemas en suelos de zonas áridas.

La mayor actividad de la deshidrogenasa encontrada en el estadio fenológico reproductivo respecto al vegetativo en 2013 en el monte puede deberse a los rápidos cambios en el microclima y el agotamiento de los compuestos del carbono, que conducen al recambio de la comunidad microbiana, con la consecuente liberación de N para las plantas (Lipson et al., 1999). La primavera está fuertemente relacionada con el aumento en la actividad microbiana, las reacciones de óxido-reducción y el cambio de temperatura, lo que afecta indirectamente la actividad de la DHA, y podría ser la razón del aumento de DHA durante este tiempo (Wolińska y Stępniewska, 2011). Además, teniendo en cuenta que la DHA está presente dentro de las células microbianas viables, su actividad debe ser mayor a temperatura de 20-30°C, temperatura característica para verano y principios de otoño, y cercana a la óptima para el crecimiento microbiano, actividad y desarrollo de microorganismos (Wolińska y Stępniewska, 2012).

Cuando las especies se encontraban en el estadio reproductivo en los parches de vegetación, la rizósfera de *L. divaricata* fue la que menor actividad enzimática presentó, diferenciándose de *N. longiglumis*, *P. speciosa* y *S. fasciculatus*, que presentaron una actividad muy alta. En el claro ocurrió lo mismo. Trabajando con 3 especies halófitas de distinto grupo funcional, Cao et al. (2014) encontraron que la composición de la comunidad influyó en la actividad enzimática. La actividad de la deshidrogenasa fue significativamente mayor en el suelo de la comunidad de gramíneas que en el de las comunidades de arbustos. Esto puede deberse a que las plantas herbáceas probablemente tenían sus sistemas radiculares dentro del área del suelo muestreada en este estudio (superior 0-15 cm). Se sabe que las propiedades fisicoquímicas y biológicas del suelo cambian con la profundidad (Agnelli et al., 2004). Por otro lado, la materia orgánica del suelo (MO) en la rizósfera de *L. divaricata* también puede haber tenido influencia en la menor actividad enzimática. La MO tiene efectos importantes tanto en las actividades enzimáticas del suelo como también en la actividad de microorganismos (Wolińska y Stępniewska, 2012). No sólo la cantidad de MO en el suelo es importante, sino sobre todo su calidad, ya que la MO afecta el suministro de energía para el crecimiento microbiano y la producción de enzimas (Fontaine et al., 2003). La composición química de las hojas de *L. divaricata* puede haber afectado la actividad de la DHA en el suelo. Se han realizado estudios en otras especies del género *Larrea*, que indican la presencia de fenoles y compuestos antifúngicos en la resina de varias especies (Vázquez-Yanes et al., 1999). Si la nitrificación es inhibida por taninos y otros compuestos aromáticos de origen vegetal (Niklaus et al., 2002), éstos probablemente también tengan consecuencias sobre la actividad de la comunidad microbiana general.

Teniendo en cuenta la riqueza específica de cada ubicación (es decir, parches versus claros), se registró una mayor actividad enzimática bajo las rizosferas de *P. speciosa*, *L. divaricata* y *C. microphylla* cuando estas especies se encontraban dentro de los parches de vegetación, que cuando estaban aisladas una de otras, en mayo de 2013. La ausencia de diferencia entre grupos funcionales puede deberse a la riqueza específica dentro de los parches. En noviembre de 2013, la especie que registró menor actividad enzimática en el claro fue *N. tenuis*. Estudios realizados por Quilchano y Marañón (2002) sugieren que la limpieza de arbustos en bosques del Mediterráneo pueden afectar negativamente a la DHA del suelo, y el impacto es más marcado durante la estación seca. A porcentajes de humedad bajos, la actividad microbiana es menor (Ramos y Zúñiga, 2008). La temperatura también juega un papel fundamental. Brzezinska *et al.* (1998) observaron que la actividad deshidrogenasa incrementaba especialmente con el tratamiento de saturación con agua, haciéndose este tratamiento más diferenciado a altas temperaturas. La actividad deshidrogenasa aumenta considerablemente cuando la temperatura alcanza los 37° (Ramos y Zúñiga, 2008). Bajo condiciones ambientales naturales, donde los cambios en la temperatura y la humedad a veces son extremos, habrá cambios correspondientes en las poblaciones y las comunidades microbianas, y en los procesos que causan. Por esto, se cree que los estudios a nivel de ecosistema ofrecen la mejor posibilidad para una rápida evaluación de los cambios en la calidad de suelo (Domsch *et al.*, 1983).

Sin embargo, Mirás Avalos *et al.*, (2008), demostraron que existe un marcado paralelismo entre la actividad deshidrogenasa del suelo y el contenido en humedad del mismo, mientras que este paralelismo no es tan claro en el caso de la respiración basal del suelo. Estos resultados parecen indicar que las variables actividad deshidrogenasa, respiración basal del suelo y contenido hídrico del mismo están relacionadas entre sí pero que existe algún otro factor que interviene en su comportamiento estacional. García *et al.* (1994) hipotizaron que la principal causa de la baja actividad microbiológica en suelos de regiones áridas es la baja capacidad de la materia orgánica del suelo para ser mineralizada más que su cantidad total. Además, el alto contenido de sal de los suelos áridos puede provocar estrés y conducir a una baja actividad microbiológica (García *et al.*, 1994). Un conocimiento del espectro de actividades enzimáticas de un suelo es importante ya que indicará el potencial del suelo para permitir los procesos bioquímicos básicos necesarios para el mantenimiento de la fertilidad del mismo. En general, los suelos estudiados en esta tesis mostraron una baja actividad microbiológica, lo que era será muy probablemente aún menor en los suelos más degradados.

En general, la actividad enzimática del suelo en las especies *N. longiglumis*, *P. speciosa* y *S. fasciculatus* fue mayor que en *N. tenuis* y *A. ambigua*, dentro de los parches de vegetación. También en las parcelas experimentales se observó una tendencia general al aumento de la actividad enzimática en suelos a medida que la riqueza específica en dichas parcelas

aumentaba. Es común que los parches donde existen arbustos pueden tener efectos positivos en la comunidad de plantas herbáceas debajo de los mismos en los ecosistemas áridos (Busso y Bonvissuto, 2012). La actividad enzimática y la biomasa microbiana aumentan bajo los arbustos y en condiciones más húmedas (Hortal et al., 2015). Los parches de plantas mitigan los efectos de las condiciones extremas en las asociaciones entre las comunidades vegetales y las plantas y las comunidades microbianas del suelo, y promueven la biodiversidad del suelo y el funcionamiento del ecosistema en ambientes áridos, con arbustos que seleccionan activamente los grupos microbianos específicos en el estrato herbáceo (Busso y Bonvissuto, 2012; Hortal et al., 2015). Los arbustos promueven la actividad, biomasa, diversidad y cambios en las comunidades microbianas en suelos donde las condiciones abióticas son más severas (ejemplo, suelos más pobres y condiciones cálidas y secas (Hortal et al., 2015). Por ejemplo, las raíces de los arbustos pueden liberar agua obtenidas de zonas profundas en el perfil del suelo en las capas más superficiales de suelos secos (Caldwell et al., 1998). La presencia de arbustos estimula además la actividad microbiana probablemente a través de exudados de las raíces (Haichar et al., 2008) y la broza (Zhang et al., 2008).

De acuerdo con Benizri y Amiaud (2005) la correlación positiva entre la riqueza y específica y la diversidad funcional microbiana del suelo probablemente se deba a diferencias en la composición de la rizósfera entre las especies de plantas y/o a diferentes etapas fenológicas dentro de la misma especie. Zhang et al. (2010) concluyeron que la riqueza de especies vegetales influyó positivamente en la retención de nutrientes y las actividades enzimáticas en el sustrato. Sin embargo, en estudios realizados por Zhang et al. (2010) en ecosistemas de humedales, la riqueza de especies no cambió significativamente la actividad de la enzima deshidrogenasa. Por otra parte, estudios realizados por Rodríguez-Loinaz et al., (2008) sobre una comunidad de helechos, demostraron que la deshidrogenasa se correlacionó positivamente con la riqueza específica. Las plantas herbáceas también mostraron una fuerte correlación positiva entre riqueza específica y diversidad funcional del suelo (Rodríguez-Loinaz et al., 2008). Las actividades humanas han modificado tanto la composición como la riqueza específica de los ecosistemas, dando lugar a la preocupación de que el funcionamiento del ecosistema puede ser afectado negativamente por esta pérdida de la biodiversidad (Loranger-Merciris et al., 2006). Los estudios experimentales han demostrado que la pérdida de diversidad de plantas puede afectar negativamente el funcionamiento del ecosistema, en particular al influenciar la productividad vegetal (Naeem et al, 1994; Tilman et al., 1996; Hector et al., 1999; Spehn et al., 2000b; Schmid et al., 2002). La pérdida de la composición y riqueza específica también puede alterar los nutrientes, sus tasas de reciclaje y descomposición (Loreau et al., 2001). Sin embargo, pocos estudios han examinado el impacto de la disminución de la composición y riqueza específica en la biota subterránea (Wardle et al., 2004). Los microorganismos del suelo son de gran importancia para sustentabilidad de los ecosistemas a largo plazo (Pankhurst et al., 1996) ya que

juegan un papel clave en la descomposición de materia orgánica, el ciclado de nutrientes, el mantenimiento de la estructura del suelo y la degradación de contaminantes agroquímicos. A pesar de la importancia de estos organismos para el funcionamiento del ecosistema, se sabe relativamente poco acerca de la relación entre la composición de especies y la diversidad de los microorganismos del suelo (Wardle et al., 1999; Broughton y Gross, 2000; Stephan et al., 2000; Niklaus et al., 2001; Knops et al., 2002; Kowalchuck et al., 2002). Los microorganismos del suelo son en su mayoría heterótrofos, por lo tanto utilizan exudados de plantas o el material vegetal en descomposición de los alimentos. Una reducción en la cantidad y calidad de los alimentos causada por una pérdida de composición y riqueza específica debe modificar la abundancia, actividad y la diversidad de las comunidades microbianas del suelo (Wardle y Lavelle, 1997; Hooper et al., 2000). La pérdida de una especie particular o grupo funcional puede tener un mayor impacto en el funcionamiento del ecosistema que los cambios en la biodiversidad *per se*. Esto es importante porque la pérdida de especies es probable que se produzca de una manera predecible, no aleatoria (Grime 2002). Por otra parte, la identificación de las poblaciones de especies que tienen la mayor influencia en la actividad enzimática del suelo puede mejorar nuestra comprensión de las consecuencias funcionales de dichos cambios.

EFFECTOS DE IDENTIDAD Y LA RIQUEZA DE ESPECIES VEGETALES SOBRE LAS MICORRIZAS ARBUSCULARES

8.1 Introducción

El cambio en la riqueza de especies tiene consecuencias funcionales debido a que el número e identidad de las especies presentes determinan las características de los organismos que influyen en los procesos ecosistémicos (Chapin *et al.*, 2000). Además de sus efectos sobre el funcionamiento de los ecosistemas, también influyen en el resiliencia y resistencia de los mismos al cambio ambiental (Chapin *et al.*, 2000). Los enfoques predominantes para la comprensión de la ecología de las plantas tienen un sesgo a efectuar estudios por encima de la superficie del suelo, descuidando así a los microorganismos del mismo. Esto es incompatible con el trabajo reciente que ilustra la importancia de los microorganismos del suelo en la ecología de los ecosistemas terrestres (Bever, 2010). Los hongos micorrícicos arbusculares (HMA) son importantes y ubicuos simbiontes de la mayoría de las plantas terrestres, y existe un gran interés científico en la comprensión de su ecología y evolución (Johnson *et al.*, 2006; Parniske, 2008).

Las micorrizas arbusculares (MA) son la simbiosis más común entre las plantas y hongos del phylum Glomeromycota. Esta simbiosis mejora el suministro de agua y nutrientes, tales como fosfato y nitrógeno, a la planta huésped. A cambio, hasta el 20% del carbono fijado por la planta se transfiere al hongo (Parniske, 2008). De acuerdo con una definición general introducida por el Consejo de la Industria de Bioestimulantes Europeos (CEEI) en 2012, "los bioestimulantes vegetales contienen sustancia(s) y/o microorganismos cuya función, cuando se aplica a las plantas o a la rizósfera, es estimular los procesos naturales para mejorar la absorción de nutrientes, la eficiencia, la tolerancia al estrés abiótico, y la calidad de los cultivos, sin la acción directa sobre las plagas" (www.biostimulants.eu). Entre los microorganismos beneficiosos, los hongos micorrícicos arbusculares (HMA) juegan un papel clave en el rendimiento y la nutrición de las plantas debido a su capacidad para mejorar la absorción mineral de éstas (Smith y Read, 2008). Los HMA sólo pueden ser cultivados en presencia de sus plantas hospedantes (es decir, son simbiontes obligados; Owen *et al.*, 2015).

La simbiosis con HMA es particularmente importante para aumentar la absorción de los iones fosfato relativamente inmóviles e insolubles en el suelo (Tinker y Nye, 2000; Fitter *et al.*, 2011). La base de esta simbiosis es la capacidad de los HMA para desarrollar una red de hifas externas capaces de extender el área de la superficie (hasta 40 veces) y el volumen del suelo explorable para la absorción de nutrientes (Giovannetti *et al.*, 2001), a través de la producción de enzimas y/o excreción de sustancias orgánicas (Marschner, 1998). Además, los HMA tienen la

capacidad de reducir la pérdida de nutrientes de los suelos mediante la ampliación de la zona de intercepción con éstos, y la prevención de la pérdida por lixiviación después de eventos de lluvia inducida (Cavagnaro *et al.*, 2015). Este es otro servicio ambiental importante proporcionado por las MA. Estos procesos podrían ser especialmente relevantes en suelos arenosos (Cavagnaro *et al.*, 2015). Las hifas extrarradicales también permiten aumentar la absorción de amonio, micronutrientes inmóviles tales como Cu y Zn y otros cationes minerales del suelo (K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y Fe^{3+}) (Clark y Zeto, 2000; Smith y Lee, 2008).

Por otra parte, se ha demostrado que los HMA no sólo mejoran la nutrición de las plantas (biofertilizantes), sino también pueden interferir con el equilibrio de fitohormonas en las mismas, lo que influye en el desarrollo de ésta (biorreguladores) y alivia los efectos de las tensiones ambientales (bioprotector) (Youssef *et al.*, 2015). En una revisión reciente, Sbrana *et al.* (2014) reportaron que en suelos pobres en nutrientes o de humedad deficiente, los nutrientes absorbidos por las hifas pueden conducir a un mayor crecimiento de las plantas, y a una mejora ante la presencia de un estrés abiótico ambiental.

La simbiosis HMA-planta aumenta la resistencia a la sequía y los patógenos de la raíz (Smith y Read, 2008; Van der Heijden *et al.*, 2015). En adición, los HMA pueden mejorar la estructura y agregación del suelo y la infiltración de agua en el mismo, y por lo tanto, pueden contribuir a prevenir su erosión (Rillig y Mummey, 2006).

Aunque los efectos benéficos de los HMA son bien conocidos en las respuestas de especies vegetales específicas, la información sobre sus efectos en las especies vegetales ensambladas (es decir, grados de riqueza específica) son escasos.

Las variaciones estacionales (es decir, cambios en la fenología), el crecimiento de las raíces y la actividad de las micorrizas en los ecosistemas pueden ser lo suficientemente substanciales como para cambiar el grado de colonización de las raíces por los HMA en los ecosistemas (Allen, 1983; Brundrett y Kendrick, 1988; Giovannetti, 1985; Louis y Lim, 1987, Louis y Lim, 1987). En estudios realizados sobre el tema en bosques de hojas caducas no hubo variaciones estacionales significativas en el grado de micorrización de las raíces de muchas herbáceas, ya que sólo una pequeña fracción de sus raíces fue reemplazada cada año (Brundrett y Kendrick, 1988, 1990). Varios estudios se han efectuado en especies de gramíneas perennes nativas o naturalizadas en zonas áridas en el noreste de la Patagonia Argentina (Busso *et al.*, 2003, Busso *et al.*, 2008, Torres *et al.*, 2011), pero estos estudios se concentraron en evaluar el porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares en respuesta a varios disturbios (por ejemplo, sequía, defoliación). Aunque pueden ocurrir variaciones estacionales en la capacidad de los hongos micorrícicos para formar las asociaciones (Wilson y Hartnett, 1998), no hay estudios en áreas de monte con especies perennes. La determinación de la relación entre

la fenología de las plantas hospederas y la colonización por HMA es un primer paso valioso para evaluar la importancia de la simbiosis en la naturaleza y comprender la dinámica de los ecosistemas y sus interacciones. Asimismo, la variación en la dependencia de los HMA entre especies diferentes tiene aplicaciones potencialmente importantes para la conservación, restauración y manejo de los ecosistemas. (Wilson y Hartnett, 1998).

En este capítulo se estudia la ocurrencia de HMA en raíces de especies nativas y naturalizadas del monte, en condiciones no disturbadas, naturales y en parcelas experimentales, (1) en diferentes fases fenológicas, y (2) se evalúa el efecto de la riqueza específica sobre dicha asociación simbiótica. Las hipótesis de este trabajo fueron (1) La relación entre la riqueza específica y el porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares es específica de cada especie vegetal en el suelo, y variable entre los distintos estadios fenológicos. y (2) en parcelas experimentales, el grado de colonización por hongos micorrícicos es mayor en parcelas con más cantidad de especies que en las parcelas con monocultivos. Hasta el momento, no hay estudios que hayan informado sobre la importancia de la riqueza de especies vegetales, y del estado fenológico de las plantas sobre el porcentaje de colonización del sistema radical por HMA.

8.2 Materiales y Métodos

8.2.1 Mediciones

En el monte, las mediciones se realizaron sobre las plantas control, sin vecinos a menos de 5 metros de distancia (en claros), y aquellas que se encontraban en el monte (con vecinos cercanos). En las parcelas experimentales se tomó una muestra de suelo por especie dentro de cada parcela. En todas las parcelas se eligieron plantas del centro y se tomó una muestra debajo de cada especie presente, al igual que en los claros y en el monte. La planta de la que se extraía la muestra de suelo era distinta de la planta marcada para tomar las mediciones de crecimiento (Capítulo 4) y a su vez también distinta entre fechas.

Para las determinaciones se utilizaron las raíces obtenidas de las muestras de suelo tomadas para el análisis microbiológico del mismo (Capítulos 6 y 7). Las mismas fueron colocadas en frascos cerrados conteniendo una solución de FAA (formaldehído, ácido acético glacial, etanol) a fin de conservarlas hasta su procesamiento. Las muestras se tomaron los días 12/05/13 y 03/11/13 en el monte, y 12/05/13, 03/11/13, 19/05/14 y 05/11/14 en las parcelas experimentales.

El porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares se determinó por el método de Giovannetti y Mosse (1980). Las raíces fueron cortadas en segmentos de 1,5 cm de longitud e introducidas en frascos de vidrio con KOH al 10 % p/v para clarear el citoplasma de las células

radicales. Se calentaron durante 15 minutos a 90°C y se lavaron con agua destilada. Luego se colocaron en recipientes con Azul de Tripiano durante 20 minutos a 90°C a fin de teñir las hifas, vesículas y/o arbusculas de los hongos formadores de las micorrizas. Posteriormente se retiró el exceso de colorante con lactoglicerol, conservándose en la heladera en frascos individuales con esa misma solución.

Las raíces así teñidas se montaron en forma paralela, perpendiculares al lado más largo del portaobjetos (al menos 10 segmentos radicales por portaobjeto) y se contó el número de intersecciones conteniendo hifas, vesículas y/o arbusculas al realizar 3 recorridas a lo largo de cada uno de 3 portaobjetos por muestra bajo microscopio (Leica ICC50 40-400X; Fig. 8.2.1, 8.2.2). Finalmente, el porcentaje de colonización por hongos micorrízicos se obtuvo a partir del número de puntos colonizados (PC) con respecto al número total de puntos observados (PO) de la siguiente manera:

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

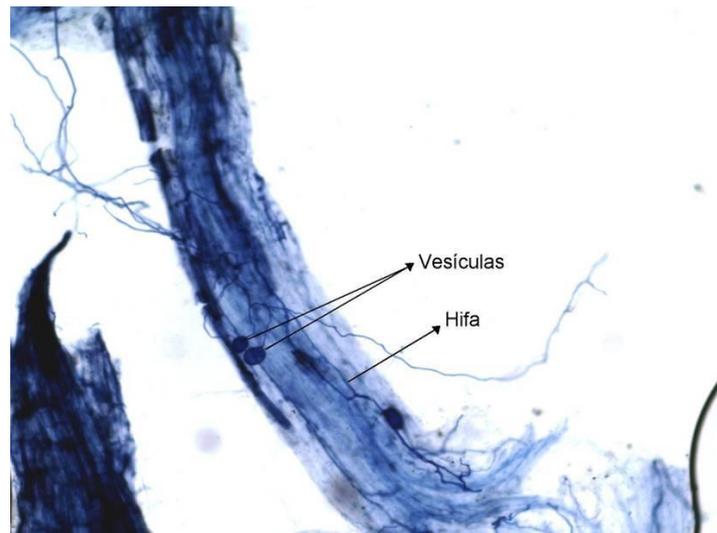


Figura 8.2.1: Fotografía de vesículas e hifas de hongos micorrízicos en raíces de *A. ambigua* vistas al microscopio (40X).

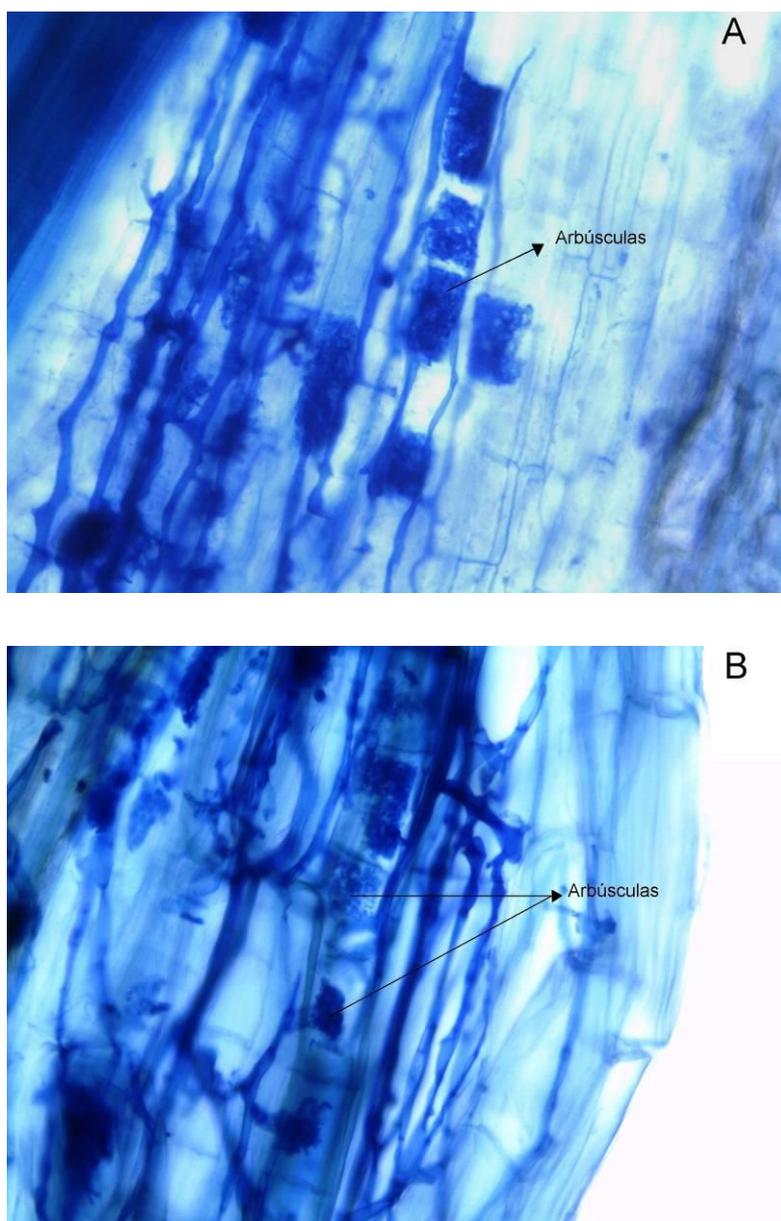


Figura 8.2.2: Fotografía de arbúsculas de hongos micorrízicos en raíces de (A) *N. tenuis* y (B) *L. divaricata* (40X).

8.2.2 Análisis estadísticos

Los datos obtenidos se analizaron con el software estadístico INFOSTAT (Di Rienzo *et al.*, 2015). Para los datos del monte se realizó un ANOVA triple completamente aleatorizado, con control (ubicación), especies y estado fenológico de las mismas como factores.

En las parcelas se realizó un ANOVA cuádruple en bloques con especies, riqueza, fecha y años como factores. Luego se realizó un ANOVA doble en bloque, con especies y riqueza

específica como factores, comparando parcelas con monocultivos y parcelas con 6 especies, que es la combinación que comparten todas las especies. La mayor o menor ocurrencia de MA en cada especie fue analizada con ANOVA simple en bloque. Para el efecto de la riqueza específica, la fecha de muestreo y el año, cada especie fue analizada por separado con ANOVA triple. Cuando la interacción resultó significativa ($p < 0,05$), cada factor de muestreo fue analizado por separado.

La separación de medias se realizó mediante el test de Fisher (LSD) protegido, con un nivel de significación del 0,05%.

8.3 Resultados

8.3.1 Micorrizas arbusculares bajo condiciones naturales

No se encontró interacción ($p > 0,05$) Ubicación*Especie*Fenología, aunque si se encontró interacción ($p \leq 0,05$) Especie*Fenología (Figura 7.3.1). No se encontraron diferencias ($p > 0,05$) entre las especies creciendo en el monte con o sin vecinos cercanos.

N. longiglumis, *N. tenuis*, *P. speciosa* y *S. fasciculatus* tuvieron un mayor ($p \leq 0,05$) porcentaje de colonización de micorrizas arbusculares que *L. divaricata* en el estadio vegetativo de crecimiento y desarrollo (Figura 8.3.1). En el estadio reproductivo, sin embargo, *P. speciosa* tuvo un mayor ($p \leq 0,05$) porcentaje de colonización de micorrizas arbusculares que *N. longiglumis* y *N. tenuis* (Figura 8.3.1). Finalmente, *A. ambigua* también tuvo un mayor ($p \leq 0,05$) porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares que *N. longiglumis* en el estadio reproductivo (Figura 8.3.1). En las otras especies no se encontraron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre ambos estadios fenológicos (Figura 8.3.1)

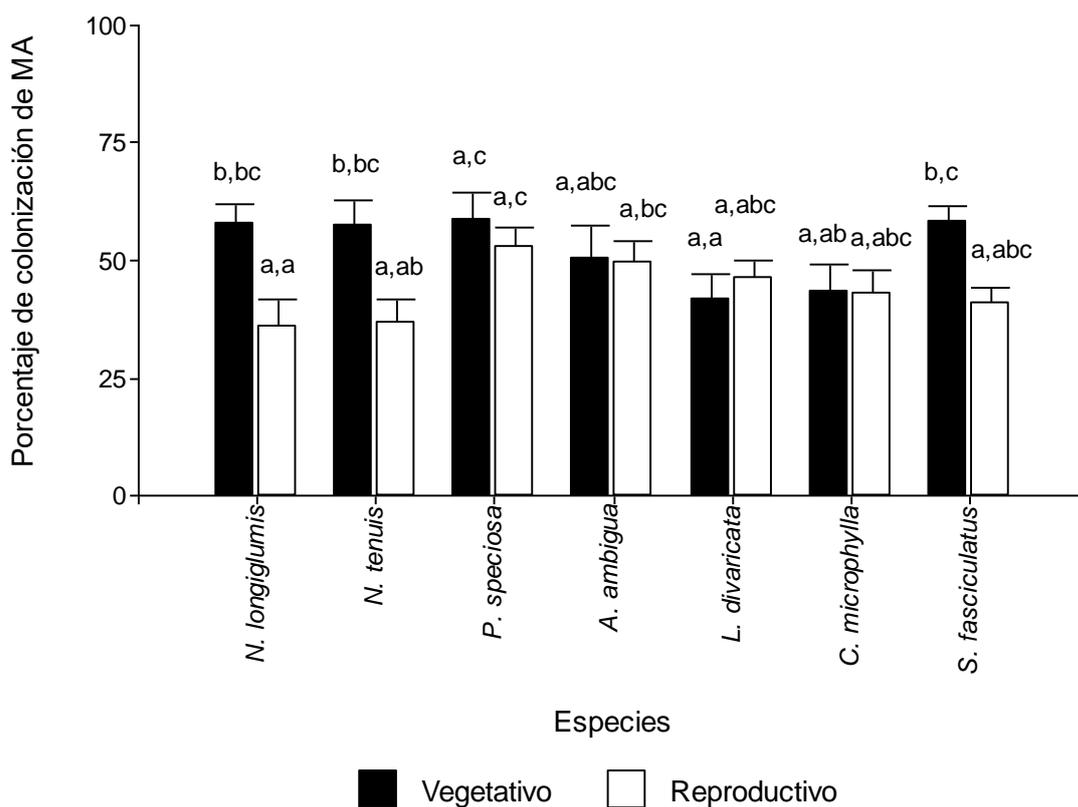


Figura 8.3.1: Porcentaje de colonización de micorrizas arbusculares en cada especie, en dos estadios fenológicos distintos (vegetativo y reproductivo) bajo condiciones naturales. Cada barra es el promedio + 1 error estándar de $n=4$. Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre los distintos estados fenológicos dentro de la misma especie (primer letra) o entre las distintas especies dentro del mismo estado fenológico (segunda letra).

8.3.2. Micorrizas arbusculares en parcelas experimentales.

En ningún caso se observó efecto de bloque ($p > 0,05$). Las interacciones cuádruples y triples no fueron significativas ($p > 0,05$). Cuando se analizaron las especies que se encontraban en monocultivo versus aquellas presentes en las parcelas combinadas de 6 especies, no se encontró interacción entre Especies*Riqueza ($p > 0,05$). Sin embargo, hubo efecto ($p \leq 0,05$) de los factores principales, especies (Figura 8.3.2) y riqueza específica (Figura 8.3.3). Los mayores ($p \leq 0,05$) y el menor ($p \leq 0,05$) porcentaje de colonización de micorrizas arbusculares se hallaron en *N. longiglumis* y *A. ambigua*, y en *L. divaricata*, respectivamente (Figura 8.3.2). Las demás especies (es decir, *N. tenuis*, *S. fasciculatus* y *A. semibaccata*) mostraron valores intermedios ($p \leq 0,05$) en dichos valores. Además, en las parcelas con las 6 especies especies juntas se encontró un mayor porcentaje de colonización de MA ($p \leq 0,05$) que en los monocultivos (Figura 8.3.3).

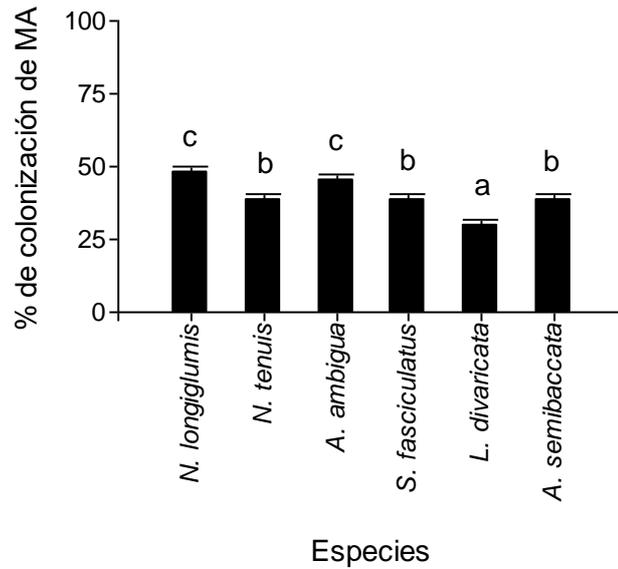


Figura 8.3.2: Porcentaje de colonización de micorrizas arbusculares para cada especie en parcelas experimentales. Cada barra es el promedio + 1 error estándar de $n=24$. Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre especies.

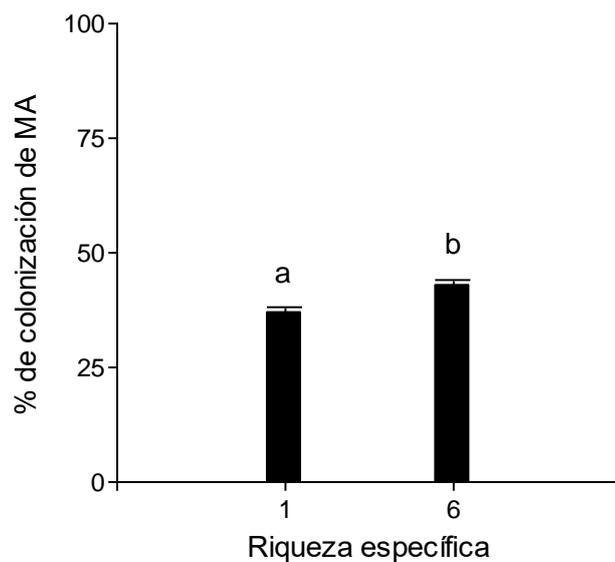


Figura 8.3.3: Porcentaje de colonización de micorrizas arbusculares de acuerdo a la riqueza de especies en parcelas (1= monocultivos; 6= combinación de seis especies en las parcelas). Cada barra es el promedio + 1 error estándar de $n=24$. Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre la riqueza específica.

En los monocultivos, los mayores ($p \leq 0,05$) porcentajes de colonización por MA se determinaron en *N. longiglumis* y *A. ambigua*, y el menor ($p \leq 0,05$) en *L. divaricata*, observándose valores intermedios ($p \leq 0,05$) en las demás especies (Figura 8.3.4). Las diferencias entre especies no fueron tan marcadas en las parcelas con combinaciones de seis especies. Sin embargo, *L. divaricata* tuvo un menor ($p \leq 0,05$) porcentaje de colonización de MA

que *N. longiglumis*, *A. ambigua* y *S. fasciculatus* (Figura 8.3.4). Por otro lado, *A. semibaccata*, *L. divaricata* y *S. fasciculatus* tuvieron un mayor ($p \leq 0,05$) porcentaje de colonización por MA cuando éstas especies estaban en parcelas combinadas que cuando estaban en monocultivos (Figura 8.3.4).

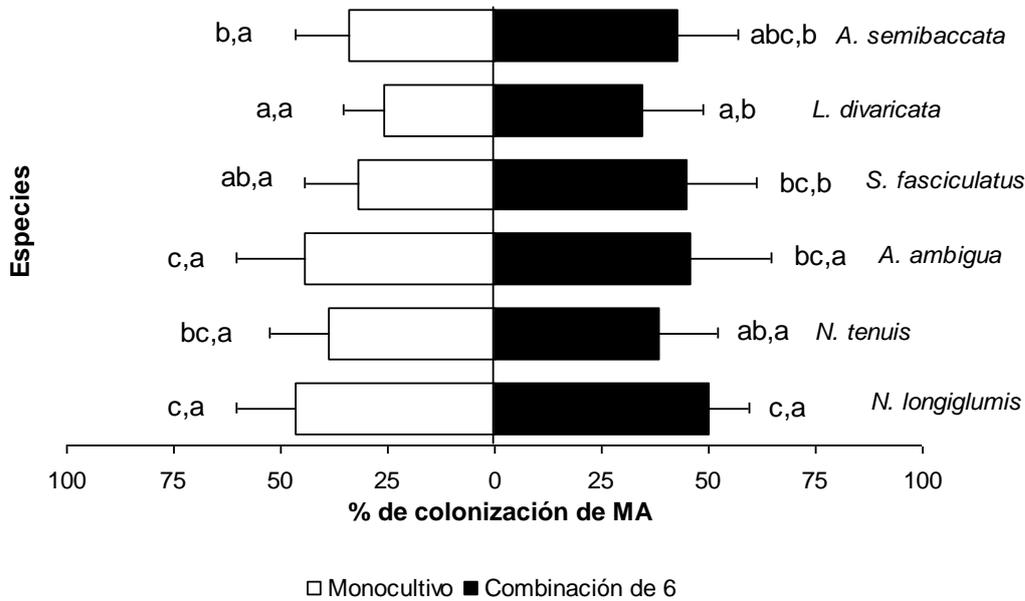


Figura 8.3.4: Porcentaje de colonización de micorrizas arbusculares para cada especie, y según la riqueza específica en parcelas experimentales. Cada barra es el promedio + 1 error estándar de $n=12$. La primera letra antes de la coma compara especies dentro de un mismo grado de riqueza específica. La segunda letra compara el monocultivo versus la mezcla de seis especies dentro de cada especie.

Cuando se analizaron las especies por separado, se encontró interacción Riqueza Específica*Año ($p \leq 0,05$) en *N. longiglumis*, *N. tenuis* y *A. semibaccata*. Para *N. longiglumis*, en las parcelas con el monocultivo y en aquellas con combinaciones de 4 especies, se obtuvo un mayor ($p \leq 0,05$) porcentaje de colonización de MA en el segundo que en el primer año ($p \leq 0,05$) (Figura 8.3.5 A). Nuevamente, el porcentaje de colonización por MA fue mayor ($p \leq 0,05$) en el segundo que en el primer año cuando se combinaron las seis especies en *N. tenuis* (Figura 8.3.5 B) o cuatro y seis especies en *A. semibaccata* (Figura 8.3.5 C). El porcentaje de colonización por MA se incrementó ($p \leq 0,05$) cuando la riqueza específica aumentó a seis especies en *N. longiglumis*, o de cuatro a seis especies en *A. semibaccata* en el primer año de estudio (Figura 8.3.5 A, C respectivamente). Similarmente, el porcentaje de colonización por MA en el segundo año aumentó ($p \leq 0,05$) cuando la riqueza específica se incrementó ($p \leq 0,05$) de dos a cuatro o

seis especies en *A. semibaccata* (Figura 8.3.5 C). La única excepción ocurrió durante el primer año en *N. tenuis* donde el porcentaje de colonización por MA fue menor ($p \leq 0,05$) cuando la riqueza específica fue de seis que de dos especies (Figura 8.3.5 B).

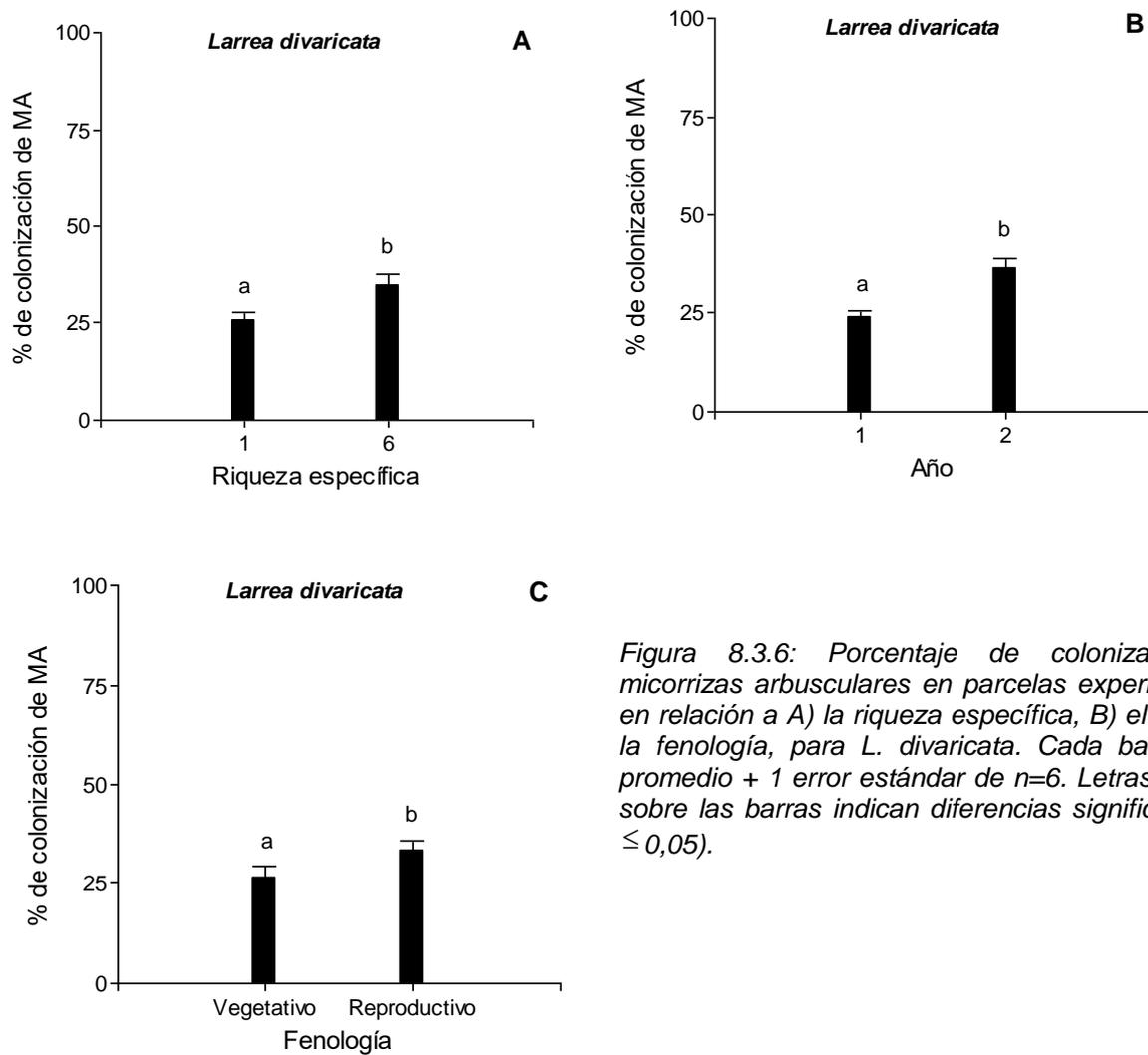


Figura 8.3.6: Porcentaje de colonización de micorrizas arbusculares en parcelas experimentales en relación a A) la riqueza específica, B) el año y C) la fenología, para *L. divaricata*. Cada barra es el promedio + 1 error estándar de $n=6$. Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$).

En *A. ambigua*, no hubo interacción de ningún orden, ni efecto de ningún factor ($p > 0,05$). En *L. divaricata*, si bien no hubo interacción de ningún orden, si hubo efectos de los factores principales, riqueza de especies, fenología y año ($p \leq 0,05$) (Figura 8.3.6). El porcentaje de colonización por MA aumentó ($p \leq 0,05$) cuando la riqueza específica se incrementó de una a seis especies, desde el primero al segundo año, y desde el estadio vegetativo al reproductivo (Figura 8.3.6)

En *S. fasciculatus* hubo interacción entre la fenología y el año (Figura 8.3.7). En el primer año se observó una disminución en el porcentaje de colonización de MA desde mayo a noviembre ($p \leq 0,05$). En noviembre de 2014 (segundo año) se observó un mayor porcentaje de colonización por MA ($p \leq 0,05$) que en noviembre del año anterior.

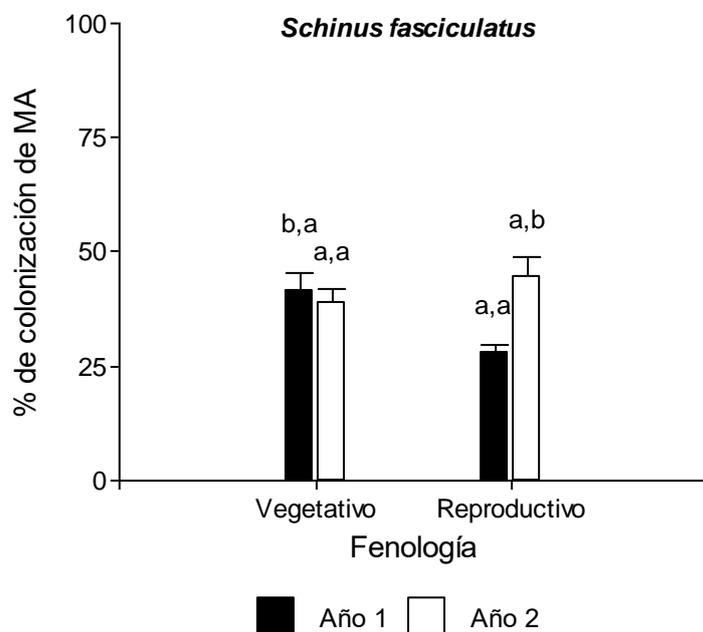


Figura 8.3.7: Porcentaje de colonización de micorrizas arbusculares en parcelas experimentales para *S. fasciculatus*, en distintas fases fenológicas. Cada barra es el promedio + 1 error estándar de $n=6$. Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre los distintos estadios fenológicos dentro del mismo año (primer letra) o entre años dentro de un mismo estadio fenológico (segunda letra).

8.4 Discusión

Nassella longiglumis, *N. tenuis* y *Schinus fasciculatus* tuvieron una mayor presencia de MA cuando estas especies estaban en estado de crecimiento vegetativo que en reproductivo. Estudios previos (Brundrett y Kendrick, 1990; Harley y Smith, 1983) indican que los cambios estacionales en la actividad de los HMA pueden ser regulados por la fenología de la raíz. Esto se debe a que las asociaciones de HMA sólo se forman en raíces jóvenes, y tienen un período limitado de actividad. El crecimiento de las raíces en los ecosistemas naturales generalmente se produce en momentos en que las condiciones de temperatura y humedad del suelo son favorables (Allen, 1983; Gregory, 1987; Hayes y Seastedt, 1986; Richards, 1986).

El monte donde se realizó el muestreo estuvo sobrepastoreado hasta el año 1980, luego se alambró y permitió su recuperación hasta 1996 (Giorgetti *et al.*, 2006). A partir de este año se

procedió a realizar en el mismo un pastoreo rotativo de baja densidad (Kugler *et al.*, 2008). Los hongos micorrícicos aumentan su abundancia y riqueza a medida que avanza la sucesión, como resultado de un incremento en la diversidad de plantas hospederas y a cambios en las propiedades del hábitat (Helm *et al.*, 1996; Jumpponen *et al.*, 2002). La colonización de micorrizas arbusculares en las plantas es sustancialmente mayor en un terreno virgen que en pastizales mejorados (Bardgett *et al.*, 1997; Donnison *et al.*, 2000). Se ha demostrado que la fertilidad es mayor en suelos vírgenes que en aquellos disturbados (Dihesh *et al.*, 2004). Niveles de fertilidad similares pueden haber contribuido a la falta de diferencias significativas del porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares en el pastizal natural versus los claros en el mismo. Un aumento de la fertilidad del suelo puede influir en la composición de las comunidades de hongos MA por medio de varios mecanismos (Liu *et al.*, 2015). Por ejemplo, la fertilización puede aumentar la competencia entre las especies coexistentes de hongos MA porque las plantas en general reducen la cantidad de hidratos de carbono suministrados a las micorrizas cuando no están limitadas por los nutrientes del suelo (Johnson, 2010; Olsson *et al.*, 2010). Una mayor competencia entre las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares puede resultar en la pérdida de su riqueza y un cambio en la composición hacia especies de hongos MA que son competitivamente superiores cuando los carbohidratos son limitados (Johnson, 1993). Desde que las especies de hongos MA pueden habitar suelos con diferentes condiciones fisicoquímicas (Alguacil *et al.*, 2010; Dumbrell *et al.*, 2010), la fertilidad puede seleccionar directamente los taxones que crecen mejor en condiciones ricas en nutrientes. Finalmente, las plantas pueden seleccionar activamente los taxones de hongos MA que mejoran la provisión de nutrientes (Parniske, 2008; Kiers *et al.*, 2011; Bever, 2015).

Tanto en el monte, como en las parcelas experimentales, en *L. divaricata* se observó un menor porcentaje de colonización de MA, aunque este porcentaje aumentó cuando la especie se encontró acompañada de otras especies en las parcelas. Esto puede deberse a la presencia de nódulos en el género *Larrea*. Schnack y Covas (1946), sugirieron que los nódulos podrían ser causados por un simbionte similar al *Rhizobium* de las leguminosas o a las micorrizas de otras plantas. Aunque aún no está clara la etiología de estos nódulos, su presencia fue confirmada en ejemplares aislados trasplantados de *L. divaricata* a las parcelas (Cardillo, D. Comunicación personal. Dpto. Agronomía. UNS. Bahía Blanca). Quizás la presencia de MA disminuye en esta especie si ya hay otras estructuras en la planta que cumplen el mismo rol.

En las parcelas experimentales, se observó un mayor porcentaje de colonización por MA cuando la riqueza específica fue de seis especies en comparación a los monocultivos. Esto puede deberse a un aumento en el contenido de nutrientes en el suelo al incrementarse la riqueza específica, lo que favoreció la presencia de los hongos formadores de micorrizas arbusculares. *Atriplex semibaccata*, *Larrea divaricata* y *Schinus fasciculatus* tuvieron un mayor

porcentaje de colonización por MA en las parcelas de 6 especies que en el monocultivo. El porcentaje de colonización por MA está directamente relacionado con la riqueza de especies vegetales (León, 2006). Hooper *et al.* (2000) y Waldrop *et al.* (2006) atribuyen el mayor porcentaje de colonización por MA al incrementarse la riqueza específica a un aumento en la variabilidad microclimática y la complejidad del hábitat, por ejemplo en relación a la estructura del suelo y la arquitectura de raíces. Las ventajas de obtener un mayor porcentaje de colonización por HMA al incrementarse la riqueza específica pueden ser varias. Si las MA reciclan más eficientemente los nutrientes en épocas de mayor actividad, esto debería mejorar su captación de nutrientes del suelo a medida que más sitios de intercambio están disponibles en el mismo (Cavagnaro, 2015). Por otra parte, hay pruebas convincentes que las MA interactúan con una amplia gama de otros organismos del suelo que participan en los procesos de reciclaje de nutrientes (Cavagnaro, 2015). Los hongos MA no sólo influyen el crecimiento de las plantas y la absorción de nutrientes, sino también su retención (Köhl y van der Heijden, 2016). Las especies de hongos formadores de MA difieren en su efecto sobre la lixiviación de nutrientes (Köhl y van der Heijden, 2016). Éste es un importante aspecto a estudiar en la zona de estudio, donde se informó una gran riqueza específica de HMA (Ambrosino *et al.*, 2013). En vista de la urgente necesidad de una agricultura más sostenible, de bajos insumos, éstas propiedades de los hongos MA podrían ser utilizadas para reducir el consumo de fertilizantes y la contaminación del medio ambiente a través de la escorrentía de los mismos en sistemas agropecuarios (Köhl y van der Heijden, 2016). La simbiosis con las micorrizas es dependiente de la planta huésped (Köhl y van der Heijden, 2016), por lo que es de esperar que comunidades más diversas de plantas tengan una mayor riqueza de HMA.

En *N. longiglumis*, *N. tenuis* y *A. semibaccata* hubo un mayor porcentaje de colonización de MA en el segundo año que en el primer año: en *N. longiglumis* en las parcelas de 4 especies, en *N. tenuis* en las parcelas de 6 especies y en *A. semibaccata* en parcelas de 4 y 6 especies. Tanto en *L. divaricata* como en *S. fasciculatus* también se observó un mayor porcentaje de colonización de MA en el segundo año. Esto se pudo deber a un aumento en la fertilidad del suelo en las parcelas experimentales a medida que se produjeron cambios en la comunidad vegetal con el transcurso del tiempo. Hayman (1971) y Kabir *et al.* (1996) informaron que el estado de fertilidad del suelo probablemente regula la proliferación de hifas de AMF en el mismo. Los HMA pueden secretar fosfatasa que contribuyen a hidrolizar el fosfato a partir de compuestos orgánicos de P (Joner *et al.*, 2000; Koide y Kabir, 2000). Estudios recientes han determinado efectos bioestimulantes prometedores de los HMA en incrementar el tamaño del sistema radical en las plantas y por lo tanto, la absorción de macro y micronutrientes (Youssef *et al.*, 2015). Esto permitiría que las MA contribuyan a asegurar la producción y estabilidad del rendimiento de una manera ambientalmente sostenible (Youssef *et al.*, 2015). Además, el estrés producido durante y después del trasplante puede haber contribuido al menor porcentaje de

colonización de MA en el primer año que en el segundo. Estudios previos (Moreira *et al.*, 2006) informaron que ciertas situaciones de estrés pueden estimular una mayor producción de esporas, lo que podría ser importante para la supervivencia del endófito. Esto podría haber ocurrido en las parcelas estudiadas.

La ocurrencia de micorrizas en los ecosistemas ha sido objeto de numerosas investigaciones que han demostrado su importancia en todo el mundo. Sin embargo, existe la necesidad de más investigación que incorpore una comprensión de la fenología de la raíz, el no lixiviado de nutrientes en el suelo cuando plantas de ecosistemas más diversos presentan mayor colonización de MA, y distinga entre diferentes tipos o grados de asociaciones de micorrizas. Estudios enfocados en esta dirección pueden parecer ser de poco valor práctico inmediato. Sin embargo, serán inevitablemente de gran beneficio en investigaciones relacionadas con la silvicultura y la revegetación, y ayudarán a comprender el funcionamiento de las raíces y micorrizas en situaciones agrícolas.

SÍNTESIS E INVESTIGACIONES FUTURAS

Se conoce poco acerca de cómo la riqueza específica en pastizales naturales afecta la producción a escala de ecosistema (Loreau *et al.*, 2002). Pastizales, arbustales, sabanas y montes, que pueden ser considerados colectivamente como pastizales, ocupan alrededor del 45-52% de la superficie de la Tierra (Matthews, 1983). Las comunidades de plantas en estos ecosistemas están típicamente formadas por una capa continua de especies de gramíneas y una discontinua de especies leñosas. La influencia de la herbivoría, el fuego, el suelo y el clima en ambas capas de vegetación ha sido estudiada extensivamente (Sala, 1988, McNaughton, 1991). Sin embargo, el entendimiento de las interacciones entre especies herbáceas perennes y arbustos leñosos en ecosistemas semiáridos sigue siendo difícil de alcanzar. Además, el sobrepastoreo y las prácticas de manejo inadecuadas de los pastizales naturales del centro de Argentina han llevado a una incipiente o incrementada erosión del suelo, y a la creación de ambientes desérticos en estas regiones templadas, semiáridas, afectando indirectamente las condiciones microbiológicas del suelo (Busso y Fernández, en prensa).

En esta tesis, se evaluaron (1) la relación entre distintos parámetros demográficos y de crecimiento en 6 especies nativas y naturalizadas comunes de la Provincia Fitogeográfica del Monte y la riqueza específica, y (2) los efectos de la riqueza específica sobre distintos parámetros microbiológicos del suelo, en particular la respiración basal, actividad enzimática de la deshidrogenasa y el porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares.

Los resultados obtenidos permitieron aceptar parte de las hipótesis planteadas inicialmente y rechazar otras. La implantación en las parcelas con los monocultivos fue mayor que en la parcela con la mezcla de especies. La relación positiva entre los factores determinantes del crecimiento y la riqueza específica no fue clara. Por ejemplo, en parcelas con las mezclas de especies, *A. semibaccata* fue la que presentó mayor área foliar. Mayores valores para este parámetro probablemente contribuyen a determinar una mayor capacidad competitiva en *A. semibaccata*. Sin embargo, en *N. longiglumis* y *A. ambigua* la relación con la riqueza específica fue negativa, ya que estas especies presentaron mayor área foliar en el monocultivo. Tampoco hubo efecto de la riqueza específica en la tasa relativa de crecimiento.

Los resultados no fueron concluyentes estadísticamente con respecto a la producción de biomasa aérea a medida que aumentó la riqueza específica en las parcelas experimentales. Los estudios que se han efectuado para múltiples generaciones (Hooper *et al.*, 2005), concluyen que los mecanismos cambian a través del tiempo a medida que las especies interactúan con la estructura de las comunidades experimentales (Fox, 2004; Weaiss *et al.*, 2007). Esto plantea la

posibilidad que las interpretaciones pasadas de la relación riqueza-función han sido muy influenciadas por estudios que todavía tienen que permitir la dinámica de la población. En *A. semibaccata*, *N. tenuis* y *L. divaricata*, 3 especies de grupos funcionales distintos, se observó una tendencia al aumento de la biomasa individual a medida que aumentó la riqueza específica. En algunos casos, la separación espacial de nichos puede aumentar la productividad en mezclas, pero este efecto varía considerablemente entre comunidades con combinaciones de especies particulares (Wacker *et al.*, 2009). Por otro lado, *S. fasciculatus* y *N. longiglumis* no presentaron cambios, y *A. ambigua* presentó una tendencia negativa, es decir, una disminución de su biomasa individual a medida que aumentó la riqueza específica en la parcela experimental. Aguiar *et al.* (2013) informaron que la diversidad no influye en la producción de biomasa en comunidades vegetales. Por ejemplo, la producción de biomasa puede ser influenciada por la etapa de desarrollo de los individuos y no por la diversidad de la comunidad. Actualmente, no hay consenso en cuanto al efecto neto de la diversidad sobre la producción de biomasa. El efecto positivo de la biodiversidad sobre la producción de biomasa aérea no puede ser fácilmente explicado por solo un o unos pocos mecanismos comunes. Más bien, parece que los mecanismos varían con el conjunto particular de especies combinadas en cada comunidad.

Los efectos de complementación y muestreo no pudieron calcularse. En el año 2012 se efectuó el trasplante de 2808 plantas de tres grupos funcionales distintos en parcelas experimentales ubicadas dentro de una clausura de 18 años, cerrada al ingreso de animales. En agosto de 2014, a meses de finalizar el trabajo de campo (tenía un corte final previsto para enero de 2015) ingresaron ovejas a la clausura en forma accidental. Las ovejas consumieron selectivamente las plantas trasplantadas durante un período corto de tiempo, pero afectando la información finalmente obtenida. Este episodio fue realmente una excepción en la Chacra Experimental Patagones, que cuenta con gente encargada de cuidar los ensayos las 24 horas. La fecha de corte de todas las plantas del estudio, por lo tanto, debió ser retrasada desde enero a mayo 2015, aprovechando la temporada de mayor precipitación en este período y dando tiempo al crecimiento de las plantas. Igualmente, eso afectó el número final de plantas por especie por parcela.

Con respecto a los parámetros microbiológicos, la respiración basal y la actividad de la enzima deshidrogenasa en el suelo parecieron estar más relacionados con una escala temporal o de fenología de la plantas, que con la riqueza específica. De acuerdo con Schadt *et al.* (2003) las relaciones entre las plantas y las comunidades biológicas del suelo operan a una escala estacional, involucrando varios mecanismos que son de importancia para el suministro de nutrientes a las plantas durante la estación de crecimiento. En condiciones naturales no se encontraron diferencias a nivel espacial (entre las especies del monte y las que se encontraban en claros), aunque si hubo diferencias a nivel temporal: hubo mayor actividad respiratoria en

mayo, cuando la mayoría de las especies estaba en estado vegetativo o senescente, que en noviembre. La menor actividad en noviembre coincide con lo encontrado por otros autores (Buchanan y King, 1992; Sicardi *et al.*, 2004). Sicardi *et al.* (2004), detectaron una menor población microbiana del suelo durante la primavera y el verano, a la misma profundidad del suelo (0-10 cm) que en esta tesis. Esto se podría deber a las altas temperaturas y un menor contenido de la humedad del suelo a esa profundidad, durante las estaciones más cálidas.

La respiración del suelo mostró un comportamiento cíclico durante los dos años de estudio, observándose una menor respiración basal en los meses de mayo 2013/ 2014, cuando las especies se encontraban en activo crecimiento en el estado vegetativo. Comparativamente, la respiración basal fue mayor en noviembre, cuando tanto las gramíneas como los arbustos se encontraban en el período de floración y fructificación. En cuanto a los efectos de la identidad y diversidad de especies vegetales sobre la respiración microbiana del suelo, se observó que a medida que aumenta el número de especies, la respiración en el suelo también se vio favorecida, o permaneció igual, pero en ningún caso el efecto fue desfavorable. La mayor parte de los últimos estudios se han centrado en la productividad, el estado de los nutrientes del suelo y la lixiviación como indicadores de la función de los ecosistemas. Sin embargo, la respiración del suelo se ha estudiado sólo en raras ocasiones, a menudo en estudios a corto plazo (por ejemplo, Craine *et al.*, 2001 a, b; De Boeck *et al.*, 2007).

El tamaño y la actividad de las poblaciones microbianas del suelo puede ser modificado por determinadas especies vegetales (Van Der Heijden *et al.*, 2008). Al hacerlo, dichas especies tienen el potencial de afectar a los procesos ecosistémicos como la respiración del suelo. Sin embargo, la importancia relativa de la diversidad vegetal y la composición florística de la comunidad es desconocida en relación a la regulación de las tasas de respiración del suelo (Johnson *et al.*, 2008). Estudios realizados por Ithurrart (2013) demostraron que debajo de plantas de *A. ambigua* se encontró mayor concentración de nitrógeno disponible que debajo de *P. ligularis* y *N. tenuis*. Este resultado se podría asociar con un mayor aporte de materia orgánica de las raíces de *A. ambigua*, comparado con las otras dos especies. Ambrosino *et al.* (2014) encontraron que las raíces de las plantas de *A. ambigua* aportaron una mayor cantidad de materia orgánica al suelo que aquellas de plantas de *P. ligularis* y *N. tenuis* en el mismo sitio de estudio, luego de dos meses de iniciada la investigación. Una mayor disponibilidad de nitrógeno puede estimular la actividad microbiana del suelo para descomponer brozas de raíz, con la condición de que la broza contenga compuestos de carbono fácilmente descomponibles (Cong *et al.*, 2015). Los resultados en esta tesis no fueron concluyentes estadísticamente, pero se observó un aumento de la respiración basal a medida que aumenta la riqueza de especies en la parcela experimental en las 3 especies de gramíneas. También se observó una disminución de la actividad respiratoria en las parcelas que contuvieron *S. fasciculatus*. La existencia de

inhibidores (ejemplo: polifenoles) en la broza puede inhibir el crecimiento microbiano y la actividad de toda la comunidad, impidiendo la descomposición de toda la mezcla (Schimel *et al.*, 1998). *Schinus fasciculatus* pertenece a la familia de las Anacardiaceae, que se caracteriza por la presencia de fenoles tóxicos en las hojas, lo que constituiría una defensa química contra el ataque de insectos y vertebrados (Joel, 1980; Mitchell, 1990). Por lo tanto, la cobertura vegetal y la identidad de las especies juegan un papel importante en el suelo, definiendo la actividad de la comunidad microbiana en ecosistemas áridos. En general, los parches de plantas en sistemas áridos (por ejemplo, Busso *et al.*, 2009 a y b; Busso *et al.*, 2012) mitigan los efectos de condiciones extremas sobre las plantas y la comunidad microbiana asociada actuando como reservorios de biodiversidad del suelo. (Hortal *et al.*, 2015).

Los resultados encontrados para la actividad de la enzima deshidrogenasa no concuerdan con lo hallado para respiración basal en suelos del monte: la mayor actividad enzimática de la deshidrogenasa se encontró en el mes de noviembre, difiriendo significativamente de la actividad en mayo. En general, las actividades enzimáticas no se correlacionan con la respiración o el número total de microorganismos del suelo, ya que son específicas a un sustrato y relativas a reacciones específicas. La actividad de la deshidrogenasa tampoco se correlacionó con la respiración en este estudio, a pesar que esa enzima es parte integral de los microorganismos. Resultados similares fueron encontrados por Skujins (1978) y Frankerberger y Dick (1983). La falta de una correlación significativa entre la actividad enzimática y la respiración microbiana puede deberse a que la actividad enzimática (i) sea principalmente extracelular en la naturaleza y no estrechamente asociada con la población microbiana y/o (ii) que dicha actividad se origine a partir de una fuente que no sea microbiana, como las raíces de las plantas y los residuos orgánicos del suelo. La actividad enzimática de la deshidrogenasa no debe ser considerada únicamente como índice de la actividad microbiológica en sistemas tan complejos como los suelos de zonas áridas, ya que éstos están sujetos a enormes desequilibrios ambientales (Gili *et al.*, 2004).

En mayo de 2013, cuando las especies se encontraban en estado vegetativo, se encontró mayor actividad enzimática cuando éstas crecían en el monte que cuando lo hacían aisladas una de otras. Es común que los parches donde existen arbustos puedan tener efectos positivos en la comunidad de plantas en los ecosistemas áridos (Busso *et al.*, 2012). Los parches de plantas mitigan los efectos de las condiciones ambientales en las asociaciones entre las comunidades vegetales y las plantas (Busso *et al.*, 2012) y las comunidades microbianas del suelo, y promueven la biodiversidad del suelo y el funcionamiento del ecosistema en ambientes áridos (Hortal *et al.*, 2015). Los arbustos promueven la actividad microbiana, la biomasa, la diversidad y cambios en las comunidades de microorganismos, sobre todo en suelos más pobres, donde las

condiciones abióticas son más severas debido a los suelos más pobres y las condiciones cálidas y secas (Hortal *et al.*, 2015).

La respiración basal en las parcelas fue menor en los meses de mayo 2013/ 2014, cuando las especies se encontraban en estado vegetativo, que en noviembre. Resultados similares se obtuvieron para la actividad enzimática de la deshidrogenasa pero solo en el segundo año. Al medir la actividad microbiana, se observó que un porcentaje de humedad en el suelo favoreció la actividad de los microorganismos en el mismo. A bajos porcentajes de humedad, la actividad microbiana fue menor similarmente a lo obtenido por Ramos y Zúñiga (2008). La actividad de la deshidrogenasa aumenta considerablemente cuando la temperatura del aire alcanza los 37°C (Ramos y Zúñiga, 2008). Aunque en mayo 2014 la humedad del aire fue elevada, se registraron temperaturas bajo cero. Esto puede contribuir a explicar la baja actividad enzimática encontrada en las parcelas en ese mes. Los disturbios naturales como la sequía y el congelamiento pueden deprimir la actividad microbiana en un 50% o más. Estos cambios pueden enmascarar los efectos más pequeños de las actividades humanas sobre las comunidades microbianas del suelo y sus procesos (Domsch *et al.*, 1983).

Las actividades humanas han modificado tanto la composición como la riqueza específica de los ecosistemas, dando lugar a la preocupación de que el funcionamiento del ecosistema puede ser afectado negativamente por esta pérdida de la biodiversidad (Loranger-Merciris *et al.*, 2006). Los estudios experimentales han demostrado que la pérdida de diversidad de plantas puede afectar negativamente el funcionamiento del ecosistema sobre el suelo (Wardle *et al.*, 2004). Sin embargo, pocos estudios han examinado el impacto de la disminución de la diversidad de plantas en la biota subterránea (Wardle *et al.*, 2004). Los microorganismos del suelo son en su mayoría heterótrofos. Por lo tanto, utilizan exudados de plantas o el material vegetal en descomposición de los alimentos. Una reducción en la cantidad y calidad de los alimentos para los microorganismos causada por una pérdida de la diversidad de plantas debe modificar la abundancia, actividad y la diversidad de las comunidades microbianas del suelo (Wardle y Lavelle, 1997; Hooper *et al.*, 2000).

En cuanto a la H4, la colonización por micorrizas arbusculares parece estar más relacionada con un efecto fenológico de las especies involucradas que con la riqueza específica *per se*. En el monte, *N. longiglumis*, *N. tenuis* y *Schinus fasciculatus* tuvieron una mayor presencia de MA cuando estas especies vegetales estaban en estado de crecimiento vegetativo que en reproductivo. Estudios previos (Harley y Smith, 1983; Brundrett y Kendrick, 1990) indican que los cambios estacionales en la actividad de los HMA pueden ser regulados por la fenología de la raíz. Esto se debe a que las asociaciones de HMA sólo se forman en raíces jóvenes, y tienen un período limitado de actividad (Brundrett y Kendrick, 1988, 1990). El crecimiento de las raíces en los ecosistemas naturales generalmente se produce cuando las condiciones de

temperatura y humedad del suelo son favorables (Allen, 1983; Hayes y Seastedt, 1986; Richards, 1986; Gregory, 1987).

Tanto en el monte como en las parcelas experimentales, *L. divaricata* mostró un menor porcentaje de colonización de MA, aunque este porcentaje aumentó cuando dicha especie se encontró acompañada de otras especies vegetales en las parcelas. Esto puede deberse a la presencia de nódulos en el género *Larrea*. Schnack y Covas (1946) expresaron la suposición de que los nódulos podrían ser causados por un simbionte similar al *Rhizobium* de las leguminosas o a las micorrizas de otras plantas. Aunque aún no está clara la etiología de estos nódulos, su presencia fue confirmada en ejemplares aislados trasplantados de *L. divaricata* a las parcelas. Quizás la presencia de MA disminuye en esta especie si ya hay otras estructuras en la planta que cumplen el mismo rol.

En parcelas experimentales, cuando la riqueza específica fue de seis especies se observó un mayor porcentaje de colonización por MA en comparación a los monocultivos. Esto puede deberse a un aumento en el contenido de nutrientes en el suelo al incrementarse la riqueza específica, lo que favoreció la presencia de los hongos formadores de micorrizas arbusculares. *Atriplex semibaccata*, *Larrea divaricata* y *Schinus fasciculatus* tuvieron un mayor porcentaje de colonización por MA en las parcelas de 6 especies que en el monocultivo. Leon (2006) informó que el porcentaje de colonización por MA está directamente relacionado con la riqueza de especies vegetales. Hooper *et al.* (2000) y Waldrop *et al.* (2006) atribuyen el mayor porcentaje de colonización por MA al incrementarse la riqueza específica a un aumento en la variabilidad microclimática y la complejidad del hábitat.

En *N. longiglumis*, *N. tenuis* y *A. semibaccata* hubo un porcentaje de colonización mayor en el segundo que en el primer año: en *N. longiglumis* en las parcelas de 4 especies, en *N. tenuis* en las parcelas de 6 especies, y en *A. semibaccata* en parcelas de 4 y 6 especies. Tanto en *L. divaricata* como en *S. fasciculatus* se observó un mayor porcentaje de colonización de MA en el segundo año. Esto podría deberse, al menos en parte, a un aumento en la fertilidad del suelo en las parcelas experimentales a medida que se incrementó la edad de la comunidad vegetal. Además, el estrés del trasplante puede haber contribuido a la reducción en el porcentaje de colonización de MA en el primer que en el segundo año. En estudios previos (Moreira *et al.*, 2006) se encontró que ciertas situaciones de estrés pueden provocar un estímulo para una mayor producción de esporas, lo que podría ser importante para la supervivencia del endófito. Este podría haber sido el caso en las parcelas estudiadas.

La ocurrencia de micorrizas en los ecosistemas ha sido objeto de numerosas investigaciones que han demostrado su importancia en todo el mundo (Van der Heijden *et al.*, 2015). Sin embargo, se necesita más investigación que incorpore una comprensión de la

fenología de la raíz y del no lixiviado de nutrientes en el suelo cuando plantas de ecosistemas más diversos presentan mayor colonización de MA.

Las interacciones planta-planta son importantes determinantes de la estructura y función de una comunidad. Interacciones positivas (de facilitación) y negativas (competencia, alelopatía) ocurren simultáneamente y son dinámicas (Callaway & Walker, 1997). Por ejemplo, las plantas pueden mejorar el microclima, reducir las probabilidades de daño por los herbívoros, o mejorar las propiedades del suelo para otras plantas (Briske y Richards, 1995; Callaway, 1995). Sin embargo, también pueden limitar el crecimiento de otras plantas reduciendo la disponibilidad de luz y de agua en el suelo (Breshears *et al.*, 1997), o excretando sustancias alelopáticas (Williamson, 1990). Las interacciones planta-planta son importantes en los ecosistemas áridos y semiáridos porque la humedad del suelo impulsa la producción primaria e influye en la dinámica de nutrientes (Walter, 1971). En estas regiones, se presume a menudo que las gramíneas y los arbustos coexisten dividiendo verticalmente el agua del suelo: las hierbas absorberían la mayor parte del agua de las capas superiores del suelo, y los arbustos lo harían de las capas inferiores del mismo (Walter, 1971). Sin embargo, los arbustos pueden tener efectos positivos y negativos sobre gramíneas y herbáceas (Busso *et al.*, 2012) y aún no se conoce de qué manera la interacción de estos tres grupos funcionales afecta el desarrollo de cada grupo particular.

Los arbustos juegan un papel fundamental en la iniciación de procesos de restauración en áreas degradadas donde actúan concentrando los escasos recursos formando verdaderas “islas fértiles” (Wallace 1980, Whisenant, 1995; Busso y Bonvissuto, 2009 a y b; Busso *et al.*, 2012). Estas islas fértiles tienen altos contenidos de materia orgánica y disponibilidad de nutrientes, siendo más eficientes en el mantenimiento de la vegetación que un sistema donde la misma cantidad de nutrientes son distribuidos uniformemente en todo el suelo (Wallace 1980).

Los estudios informados en esta tesis demostraron que un aumento en la riqueza de especies en la comunidad vegetal puede (1) aumentar la producción de biomasa aérea; (2) incrementar la respiración basal en el suelo y (3) aumentar el porcentaje de colonización por micorrizas arbusculares.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- A'Bear, A.D., Johnson, S., Jones, H. 2014. Putting the 'upstairs-downstairs' into ecosystem service: what can aboveground–belowground ecology tell us? *Biological Control* 75: 97–107.
- Abbas, M., Ebeling, A., Oelmann, Y., Ptacnik, R., Roscher, C., Weigelt, A. 2013. Hillebrand, H. Biodiversity Effects on Plant Stoichiometry. *PLoS ONE* 8(3):e58179. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0058179>
- Aerts, R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany* 50:29–37
- Agnelli, A., Ascher, J., Corti, G., Ceccherini, M.T., Nannipieri, P., Pietramellara, G. 2004. Distribution of microbial communities in a forest soil profile investigated by microbial biomass, soil respiration and DGGE of total and extracellular DNA. *Soil Biology & Biochemistry* 36: 859–868.
- Aguiar, M.I., Fialho, J.S., das Chagas, F., Araújo, S., Matoso, M., Oliveira, T.S. 2013. Does biomass production depend on plant community diversity? *Agroforestry Systems* 87 (3): 699-711.
- Alef, K., Nannipieri, P. 1998. Enzyme activities: Catalase activity. En: Alef, K., Nannipieri, P. (eds.). *Methods in applied soil microbiology and biochemistry*, Academic Press, London. Gran Bretaña. Pp. 576.
- Alguacil, M.M., Lozano, Z., Campoy, M.J., Roldan, A. 2010. Phosphorus fertilization management modifies the biodiversity of AM fungi in a tropical savanna forage system. *Soil Biology and Biochemistry* 42(7): 1114-1122.
- Allen, E.B. 1995. Restoration ecology: limits and possibilities in arid and semiarid lands. In: Roundy, B.A., MacArthur, E.D., Duran, E., Haley, J.S., Mann, D.K. (Compilers) *Proceedings of the Wildland Shrub and Arid Land Restoration Symposium*. USDA general technical report INT-GTR-315, Ogden. pp 7–15.
- Allen, M.F. 1983. Formation of vesicular-arbuscular mycorrhizae in *Atriplex gardneri* (Chenopodiaceae): seasonal response in a cool desert. *Mycologia* 75: 773-776.
- Alvarez, R., Santanoglia, O. 1985. Actividad biológica y biomasa microbiana en diferentes suelos incubados bajo las mismas condiciones ambientales. *Ciencia del Suelo* 3: 180-184.
- Alzugaray, C., Carnevale, N., Salinas, A., Pioli, R. 2007. Factores bióticos y abióticos que afectan la calidad de las semillas de *Schinopsis balansae* Engl. y *Aspidosperma quebracho-blanco* Schldl. *Revista Iberoamericana de Micología* 24 (2):142-147.
- Alzugaray, C., Carnevale, N.J., Salinas, A.R., Moreno, L., Boggio, J.P. 2007. Calidad de semillas de árboles y arbustos autóctonos de la cuña boscosa santafesina. *Análisis de Semillas* 1(99):99-104.

- Ambrosino, M., Montechia, M., Busso, C.A., Cardillo, D., Torres, Y., Montenegro, O., Ithurrt, L., Ponce, D., Giorgetti, H., Rodríguez, G. 2013. Análisis de las comunidades microbianas de suelos de gramíneas perennes expuestas a defoliación. *Rebios 2013. IX Reunión Nacional Científico-Técnica de Biología de Suelos y I Congreso Nacional de Biología Molecular de Suelos*. Santiago del Estero. Disponible en CD.
- Anderson, J.P.E. 1982. Soil respiration. In A.L. Page (ed.). *Methods of Soil Analysis. Part 2. Chemical and Microbiological Properties*, 2nd ed. American Society of Agronomy and Soil Science Society of America. Madison, Wisconsin, pp. 837-871.
- Anderson, R.L. 2005. Improving sustainability of cropping systems in the Central Great Plains. *Journal of Sustainable Agriculture* 26 (1): 97–114.
- Armado, A., Contreras F., García, P., Paolini, J. 2009. Correlación de actividades enzimáticas con la respiración basal en suelos cacaoteros del occidente venezolano. *Avances en Química* 4 (2): 73-77.
- Baldock, J., Nelson, P. 2000. Soil Organic Matter. In: *Handbook of Soil Science* (Sumner, M. E. y col., eds.), CRC Press, Boca Ratón, USA. Pp. B25-B84.
- Bardgett, R.D., Mawdsle, J.L., Edwards, S., Hobbs, P.J., Rodwell, J.S., Davies, W.J. 1999. Plant species and nitrogen effects on soil biological properties of temperate upland grasslands. *Functional Ecology* 13(5): 650–660.
- Bardgett, R., Leemans, D., Cook, R. & Hobbs, P. 1997. Seasonality of the soil biota of grazed and ungrazed hill grasslands. *Soil Biology & Biochemistry* 29(8): 1285-1294.
- Bardgett, R.D. 2005. *The Biology of Soil: A Community and Ecosystem Approach*, Oxford University Press.
- Bardgett, R.D., Cook, R., Yeates, G.W., Donnison, L., Hobbs, P.J. and McAlister E. 1997. Grassland management to promote soil biodiversity. Pages 132–137. in R. D. Sheldrick, editor. *Grassland management in environmentally sensitive areas*. British Grassland Society, Reading, UK.
- Bardgett, R.D., Streeter, T. & Bol, R. 2003. Soil microbes compete effectively with plants for organic nitrogen inputs to temperate grasslands. *Ecology* 84 (5): 1277–1287.
- Bardgett, R.D., Streeter, T.C., Cole, L. Hartley, R.I. 2002. Linkages between soil biota, nitrogen availability, and plant nitrogen uptake in a mountain ecosystem in the Scottish Highlands. *Applied Soil Ecology* 19:121–143.
- Bardgett, R.D., Wardle, D.A., 2010. *Aboveground–Belowground Linkages: Biotics interactions, ecosystem processes and global change*. Oxford University Press. Oxford, UK.
- Bardgett, R.D., Wardle, D.A., Yeates G.W. 1998. Linking above-ground and below-ground food webs: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry* 30: 1867–1878.

- Barroso, F.G., Pedreño, A., Martínez, T., Robles, A.B. y González-Rebollar, J.L. 2005. Potencialidad de las especies C4 como alimento para el ganado en repoblaciones de zonas semiáridas. En: Osoro, K. Argamenteira, A. y Larraceleta, A. (eds.): Producciones Agroganaderas: gestión eficiente y conservación del medio natural. SERIDA, Gijón, pp. 351- 357.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., 1998. Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination. Academic Press, San Diego, California.
- Bastida, F., Barberá, G. G., García, C., and Hernández, T. 2008. Influence of orientation, vegetation and season on soil microbial and biochemical characteristics under semiarid conditions. *Applied Soil Ecology* 38: 62–70.
- Baudoin, E., Benizri, E., Guckert, A. 2002. Impact of growth stage on the bacterial community structure along maize roots, as determined by metabolic and genetic fingerprinting. *Applied Soil Ecology* 19: 135–145.
- Becker, G. F., Busso, C. A. y Montani, T. 1997. Effects of defoliating *Stipa tenuis* and *Piptochaetium napostaense* at different phenological stages. I. Axillary bud viability and growth. *Journal of Arid Environments* 35: 233-250 (Inglaterra).
- Becker, G. F., Busso, C. A., Montani, T., Brevedan, R. E., Orchansky, A., Burgos, M. A. y Flemmer, A. C. 1997. Effects of defoliating *Stipa tenuis* and *Piptochaetium napostaense* at different phenological stages. II. Tiller demography and growth. *Journal of Arid Environments* 35: 251-268 (Inglaterra).
- Becker, G. F., Busso, C. A., Montani, T., Burgos, M. A., Flemmer, A. y Toribio, M. 1997. Effects of defoliating *Stipa tenuis* and *Piptochaetium napostaense* at different phenological stages. III. Root growth. *Journal of Arid Environments* 35: 269-283 (Inglaterra).
- Belsky, A.J. 1990. Tree/grass ratios in East African savannas: a comparison of existing models. *Journal of Biogeography* 17: 483–489.
- Belsky, A.J., 1994. Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients and tree grass competition. *Ecology* 75: 922–932.
- Belsky, A.J., R.G. Amundson, J.M. Duxbury, S.J. Riha, A.R. Ali y S.M. Mwonga. 1989. The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savannah in Kenya. *Journal of Applied Ecology* 26: 1005-1024.
- Benizri, E., Amiaud, B. 2005. Relationship between plants and soil microbial communities in fertilized grasslands. *Soil Biology & Biochemistry* 37: 2055–2064.
- Berendse, F. 1981. Competition between plant population with different rooting depths II. Pot experiment . *Oecología* 48 (3): 334-341.
- Bever, J.D. 2015. Preferential allocation, physio-evolutionary feedbacks, and the stability and environmental patterns of mutualism between plants and their root symbionts. *New Phytologist* 205(4): 1503-1514.

- Bever, J.D., Dickie, I.A., Facelli, E., Facelli, J., Klironomos, J., Moora, M., Rillig, M.C., Stock, W.D., Tibbett, M. & Zobel, M. 2010. Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 25 (8): 468–478.
- Bever, J.D., Westover, K.M., Antonovics, J., 1997. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology* 85 (5): 561–573.
- Beyer, L., Wachendor, C., Balzen, F.M. and Balzer-Graf, U.R. 1992. The effect of soil texture and soil management on microbial biomass and soil enzyme activities in arable soils of Northwest Germany. *Agrobiological Research* 45: 276-283.
- Bisigato, A., Villagra, P.E., Ares, J., Rossi, B.E., 2009. Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: a multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of Arid Environments* 73 (2): 182–191.
- Blank, R.R. 2010. Intraspecific and interspecific pair-wise seedling competition between exotic annual grasses and native perennials: plant–soil relationship. *Plant and Soil* 326: 331–343.
- Blazquez, F., Peláez, D.V., Andrioli, R.J. y Elia, O.R. 2014. Influence of woody species on aerial growth of perennial grasses in semi-arid rangelands of central Argentina. *PHYTON* 83: 397-405.
- Bolton, H., Elliott, L.F., Papendick, R.I., & Bezdicsek, D.F. 1985. Soil microbial biomass and selected soil enzyme activities: effect of fertilization and cropping practices. *Soil biology and Biochemistry* 17(3): 297-302.
- Bowman, W.D. and Steltzer, H. 1998. Positive feedbacks to anthropogenic nitrogen deposition in Rocky Mountain alpine tundra. *Ambio* 27 (7): 514–517.
- Breshears, D.D., Rich, P.M., Barnes, F.J. & Campbell, K. 1997. Overstory-imposed heterogeneity in solar radiation and soil moisture in a semiarid woodland. *Ecological Applications* 7: 1201–1215.
- Brooker, R. W., F. T. Maestre, R. M. Callaway, C. J. Lortie, L. A. Cavieres, G. Kunstler, P. Liancourt, *et al.* 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96:18–34.
- Brookes, P.C., Tate, K.R. and Jenkinson, D. S. 1983. The adenylate energy charge of the soil microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry* 15: 9-16.
- Broughton, L.C., Gros, K.L. 2000. Patterns of diversity in plant and soil microbial communities along a productivity gradient in a Michigan old-field. *Oecologia* 125: 420–427.
- Brown, C.S., Anderson, V.J., Claassen, V.P, Stannard, M.E, Wilson, L.M., Atkinson, S.Y., Bromberg, J.E., Grant III, T.A., Munis, M.D. 2008. Restoration ecology and invasive plants in the semiarid west. *Invasive Plant Science and Management* 1(4):399–413.
- Brundrett, M.C. and Kendrick, B. 1990. The roots and mycorrhizas of herbaceous woodland plants I. Quantitative aspects of morphology. *New Phytologist* 114: 457-468.

- Bruno, J.F., Stachowics, J.J., y Bertness M.D. 2003. Trends in Ecology and Evolution 18: 119-125.
- Brzezinska, M., Stepniewska, Z. & Stepniewski, W. 1998. Soil oxygen status and dehydrogenase activity. Soil Biology and Biochemistry 30(13): 1783-1790.
- Buchanan, M., King, L.D., 1992. Seasonal fluctuations in soil microbial biomass carbon, phosphorus, and activity in no-till and reduced-chemical-input maize agro-ecosystems. Biology and Fertility of Soils 13 (4): 211–217.
- Burckhardt, D., Basset, Y. 2000. The jumping plant-lice (Hemiptera, Psylloidea) associated with *Schinus* (Anacardiaceae): systematics, biogeography and host plant relationships. Journal of Natural History 34:57-155.
- Busso Carlos, Montengro Oscar, Torres Yanina, Giorgetti Hugo, Rodríguez Gustavo. 2016. Aboveground net primary productivity and cover of vegetation exposed to various disturbances in arid Argentina. Applied Ecology and Environmental Research 14: 51-75.
- Busso, C. A. y J. H. Richards. 1995. Drought and clipping effect on tiller demography and growth of two tussock grasses in Utah. Journal of Arid Environment 29: 239-251 (Inglaterra).
- Busso, C. A., J. H. Richards y N. J. Chatterton. 1990. Nonstructural carbohydrates and spring regrowth of two cool-season grasses: Interaction of drought and clipping. Journal of Range Management 43: 336- 343 (Estados Unidos).
- Busso, C.A. y G.L. Bonvissuto. 2009. Soil seed bank in and between vegetation patches in arid Patagonia, Argentina. Environmental and Experimental Botany 67:188-195 (Irlanda).
- Busso, C.A. y G.L. Bonvissuto. 2009. Structure of vegetation patches in northwestern Patagonia, Argentina. Biodiversity and Conservation 18: 3017-3041.
- Busso, C.A. y J.H. Richards. 1989. Fenología y crecimiento en dos especies de gramíneas: Efectos del estrés hídrico. Revista de la Facultad de Agronomía 10:127-138.
- Busso, C.A., Bolletta, A.I., Flemmer, A.C. y Montani, T. 2008. Influence of field soil water status on arbuscular mycorrhiza in three semi-arid perennial grasses of different successional stages in rangelands of central Argentina. Annales Botanici Fennici 45 (6): 435-447.
- Busso, C.A., Bonvissuto, G.L. y Y.A. Torres. 2012. Germination and seedling establishment of grasses and shrubs in arid Patagonia, Argentina. Land Degradation and Development 23:116-129.
- Busso, C.A., Brevedan, R.E., Flemmer, A.C., Bolletta, A.I. 2003. Morphophysiological and demographic responses of perennial grasses to defoliation under water stress. En: Plant Physiology and Plant Molecular Biology in the New Millenium. Advances in Plant Physiology, Vol. V. Hemantaranjan, A (ed.). Scientific Publishers, Jodhpur, India, p. 341-395.
- Busso, C.A., Mueller, R.J. y Richards J.H. 1989. Effects of drought and defoliation on bud viability in two caespitose grasses. Annals of Botany 63: 477-485 (Inglaterra).

- Cabeza, C.E. 1989. Efecto del déficit hídrico en la germinación, emergencia y crecimiento de plántulas de algunas gramíneas forrajeras nativas de Argentina, presentes en la provincia de La Pampa. Tesis de Magister. UNS. 100 pp.
- Cabezas-Gutiérrez, M., Peña, J.P., Duarte, H.D., Colorado, J.F., Lora, R. 2009. Un modelo para la estimación del área foliar en tres especies forestales de forma no destructiva. Rev. U.D.C.A, Actividad . & Divulgación Científica 12(1):121-130.
- Cabrera, A.L. & Torres, M. A. 1970. *Stipa*, en A. L. Cabrera (ed.), Flora de la Provincia de Buenos Aires. Colección Científica Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria 4 (2): 255-290.
- Cabrera, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas Argentinas. En: Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Buenos Aires. Acme S.A.C.I.
- Callaway, R.M. & Walker, L.R. 1997. Competition and facilitation: a symmetric approach to interactions in plant communities. Ecology 78: 1958–1965.
- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. The Botanical Review 61: 306–349.
- Cameron, T., Wearing, H., Rohani, P., Sait, S. 2007. Two-species asymmetric competition: effects of age structure on intra and interspecific interactions. Journal of Animal Ecology 76 (1):83–93.
- Cano, E. 1988. Pastizales naturales de La Pampa. Descripción de las especies más importantes. Tomo I. Convenio AACREA-Provincia de La Pampa. 438 pp.
- Cao, D., Shi, F., Koike, T., Lu, Z., Sun, J. 2014. Halophyte plant communities affecting enzyme activity and microbes in saline soils of the yellow river delta in China. Soil Air Water 42:1433–1440
- Cardillo, D., Busso, C., Torres, Y.A., Ambrosino, M., Ithurrart, L., Montenegro, O., Giorgetti, H., Rodriguez, G. 2013. “Efecto de la longevidad de las semillas en la germinación de *Nassella tenuis* y *Amelichloa ambigua*”. II Taller Regional sobre Rehabilitación y Restauración en la Diagonal Árida de la Argentina, Mendoza.
- Cardillo, D., Busso, C., Torres, Y.A., Ambrosino, M., Ithurrart, L., Montenegro, O., Giorgetti, H., Rodriguez, G. 2013. “Establecimiento y supervivencia de especies perennes nativas en la región fitogeográfica del Monte”. II Taller Regional sobre Rehabilitación y Restauración en la Diagonal Árida de la Argentina, Mendoza.
- Cardinale, B. J., Wright, J.P., Cadotte, M.W., Carroll, I.T., Hector, A., Srivastava, S.D., Loreau, M., Weis, J. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time due to complementary resource use: A meta-analysis. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 104 (46):18123–18128.
- Cardinale, B.J., Palmer, M.A., Collins, S.L. 2002 Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. Nature 415 (6870):426–429.

- Cardinale, B.J., Srivastava, D.S., Duffy, J.E., Wright, J.P., Downing, A.L., Sankaran, M., Jouseau, C. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443 (7114): 989–992.
- Carson, W. P., and G. W. Barrett. 1988. Succession in oldfield plant communities: effects of contrasting types of nutrient enrichment. *Ecology* 69 (4): 984-994.
- Cassida, L.E. 1977. Microbial metabolic activity in soil as measured by dehydrogenase determinations. *Applied and Environmental Microbiology* 34, 630-636.
- Cavagnaro, T.R., Bender S.F., Asghari H.R., van der Heijden M.G.A. 2015. The role of arbuscular mycorrhizas in reducing soil nutrient loss. *Trends in Plant Science* 20 (5): 283–290.
- Chang, S.X., Shi, Z., Thomas, B.R. 2016. Soil respiration and its temperature sensitivity in agricultural and afforested poplar plantation systems in northern Alberta. *Biology and Fertility of Soils* 2:1-13.
- Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H. L., y Mack, M.C. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405 (6783): 234-242.
- Chapin, S.I., Sala, O.E., Burke, I., Grime, J., Hooper, D., Lauenroth, W., Lombard, A., Mooney, H., Mosier, A., Naeem, S., *et al.* 1998. Ecosystem consequences of changing biodiversity. *Bioscience* 48 (1):45–52.
- Cheng, W., Kuzyakov, Y. 2005. Root effects on soil organic matter decomposition. In: S. Wright, S., Zobel, R. (eds.), *Roots and Soil Management: Interactions Between Roots and the Soil*, Agronomy Monograph No. 48, American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, USA, pp. 119–143.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 343–366.
- Cialdella, A.M., Muñoz-Schick M. & O. Morrone. 2013. Synopsis of the Austro-American species of the genus *Nassella* (Poaceae, Pooideae, Stipeae). *Darwiniana*, nueva serie 1(1): 76-161.
- Clark, R.B., Zeto, S.K. 2000. Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. *Journal of Plant Nutrition* 23 (7): 867–902.
- Cojocar, M., Droby, S., Glotter, E., Goldman, A., Gottlieb, H.E., Jacoby B., Prusky, D. 1986. 5-(12-Heptadecenyl)-resorcinol, the major component of the antifungal activity in the peel of mango fruit. *Phytochemistry* 25 (5): 1093 - 1095.
- Commander, L.E, Merritt, D.J., Rokich, D.P., Dixon, K.W. 2009. Seed biology of Australian arid zone species: Germination of 18 species used for rehabilitation. *Journal of Arid Environments* 73 (6): 617–625.
- Cong, W.F., Van Ruijven, J., Mommer, L., De Deyn, G.B., Berendse, F., Hoffland, E. 2014. Plant species richness promotes soil carbon and nitrogen stocks in grasslands without legumes. *Journal of Ecology* 102 (5): 1163-1170.

- Cong, W.F., van Ruijven, J., van der Wer, W., De Deyn, G.B., Momme, L., Berends, F., Hoffland, E. 2015. Plant species richness leaves a legacy of enhanced root litter-induced decomposition in soil. *Soil Biology & Biochemistry* 80: 341–348.
- Craine, J.M., Froehle, J., Tilman, D.G., Wedin, D.A., Chapin, F.S. 2001. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos* 93: 274–285.
- Craine, J.M., Wedin, D.A., Reich, P.B. 2001a. Grassland species effects on soil CO₂ flux track the effects of elevated CO₂ and nitrogen. *New Phytologist* 150 (2): 425–434.
- Craine, J.M., Wedin, D.A., Reich, P.B. 2001b. The response of soil CO₂ flux to changes in atmospheric CO₂, nitrogen supply and plant diversity. *Global Change Biology* 7(8):947–953.
- Dabler, A., Roscher, C., Temperton, V. M., Schumacher, J. and Schulze, E.-D. 2008. Adaptive survival mechanisms and growth limitations of small-stature herb species across a plant diversity gradient. *Plant Biology* 10: 573–587. doi:10.1111/j.1438-8677.2008.00073.x
- Daehler, C.C. 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:183–211.
- Daily, G.C. 1997. *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Washington, DC Island Press.
- De Boeck, H.J. *et al.* 2007. How do climate warming and species richness affect CO₂ fluxes in experimental grasslands? *New Phytologist* 175(3): 512–522.
- De Wit, C.T. & Van den Bergh, J.P. 1965. Competition between herbage plants. *Journal of Agricultural Sciences* 13: 212-221.
- Dias, A.T.C., Van Ruijven, J., Berends, F. 2010. Plant species richness regulates soil respiration through changes in productivity. *Oecologia* 163 (3):805-813.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S. *et al.* 2007. Plant trait response to grazing – a global synthesis. *Global Change Biology* 13: 313–341.
- Díaz, Sandra, Cabido, Marcelo. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16 (11): 646-655.
- Dick, R.1997. Soil enzyme activities as integrative indicators of soil health. In: *Biological Indicators of Soil Health* (Pankhursts, C.; Doube, B. y Gupta, V., editors), CAB International, Oxon, United Kingdom. Pp. 121-156.
- Dick, W.A., Tabatabai, M.A. 1993. Significance and potential uses of soil enzymes. Metting FB Jr (ed.). En: *Soil Microbial Ecology*. Marcel Dekker, New York, pp. 95-127. 92??
- Dick,R. 1994. Soil enzyme activities as indicators of soil quality. In: *Defining soil quality for a sustainable environment* (Doran, J., Coleman, D., Bezdicsek, D. y Stewart, B.(eds.), SSSA. Special publication N° 35, Madison, WI, USA. Pp. 107-124.

- Dinesh, R., Chaudhuri, S.G., Ganeshamurthy, A.N., Pramanik, S. C. 2004. Biochemical properties of soils of undisturbed and disturbed mangrove forests of South Andaman (India). *Wetlands Ecology and Management* 12 (5): 309-320.
- Distel, R.A, Bóo, R.M. 1996. Vegetation states and transitions in temperate semiarid rangelands of Argentina. En: *Proceedings of the Vth International Rangeland Congress. Rangelands in a Sustainable Biosphere West*, EN (ed.). Society for Range Management, Salt Lake City, USA, p. 117-118.
- Distel, R.A. y Fernández, O.A. 1986. Productivity of *Stipa tenuis* Phil. and *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hack in semi-arid Argentina. *Journal of Arid Environments* 11: 93-96.
- Distel, R.A. y Fernández, O.A. 1988. Dynamics of root growth and decay in two grasses native to semi-arid Argentina. *Australian Journal of Ecology* 13: 327- 336.
- Distel, R.A., D.V. Peláez & O.A. Fernández. 1992. Germination of *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hackel and *Stipa tenuis* Phil. and seedling survival under field conditions. *Rangeland Journal* 14:49-55.
- Domsch, K.H., Jagnow, G. and Anderson, T.H. 1983. An ecological concept for the assessment of side-effects of agrochemicals on soil microorganisms. *Residue Reviews* 86:65-105.
- Donnison, L.M., Griffith, G.S., Hedger, J., Hobbs, P.J., Bardgett, R.D. 2000, Management influences on soil microbial communities and their function in botanically diverse haymeadows of northern England and Wales. *Soil Biology and Biochemistry* 32 (2): 253-263.
- Donzelli, D., De Michele, C., Scholes, R.J. 2013. Competition between trees and grasses for both soil water and mineral nitrogen in dry savannas. *Journal of theoretical biology* 332:181–90.
- Dreyer, J., Gratton, A. 2014. Habitat linkages in conservation biological control: lessons from the land–water interface. *Biological Control* 75: 68–76.
- Du, E. Fang, J. 2014. Linking belowground and aboveground phenology in two boreal forests in Northeast China. *Oecologia* 176:883–892.
- Duffy, J.E. 2003. Biodiversity loss, trophic skew and ecosystem functioning. *Ecology Letters* 6: 680–687. doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00494.x. hay que poner esto??
- Dukes, J.S. 2001. Productivity and complementarity in grassland microcosms of varying diversity. *Oikos* 94(3): 468-480.
- Dumbrell, A.J., Nelson, M., Helgason, T., Dytham, C., Fitter, A.H., 2010. Relative roles of niche and neutral processes in structuring a soil microbial community. *ISME Journal* 4(3): 337-345.
- Dybzinski, R. y Tilman, D. 2007. Resource use patterns predict long-term outcomes of plant competition for nutrients and light. *The American Naturalist* 170:305–318.

- Easlon, H. M., Nemali, K.S., Richards, J.H., Hanson, D.T., Juenger, T.E and J. K. Mckay. 2014. The physiological basis for genetic variation in water use efficiency and carbon isotope composition in *Arabidopsis thaliana*. *Photosynthesis Research* 119: 119 – 129.
- Falkengren-Grerup, U., K. F. Mansson, and M. O. Olsson. 2000. Uptake capacity of amino acids by ten grasses and forbs in relation to soil acidity and nitrogen availability. *Environmental and Experimental Botany* 44 (3):207–219.
- Fang, C., Moncrieff, J.B., Gholz,H.L., Clark, K.L. 1998. Soil CO₂ efflux and its spatial variation in a Florida slash pine plantation. *Plant Soil* 205: 135–146.
- Fargione, J. *et al.* 2007. From selection to complementarity: shifts in the causes of biodiversity-productivity relationships in a long-term biodiversity experiment. *Proceeding of the Royal Society of London, Biological Science* 274 (1611): 871–876.
- Fargione, J., Brown, C.S., Tilman, D. 2003. Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 100:8916–8920.
- Fenner, M., Thompson, K. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge: Cambridge University Press, USA, 250 pp.
- Fernández, O.A., Busso, C.A., 1997. *Arid and Semi-Arid Rangelands: Two Thirds of Argentina*. RALA Report 200, pp. 41–60.
- Fetene, M. 2003. Intra- and inter-specific competition between seedlings of *Acacia etbaica* and a perennial grass (*Hyparrhenia hirta*). *Journal of Arid Environments* 55 (3): 441–451
- Fiedler, R., Proksch, G. 1975. The determination of Nitrogen-15 by emission and mass spectrometry in biochemical analysis: a review. *Analytica Chimica Acta* 78:1-62.
- Figueroa, J.A., Jaksic, M. 2004. Latencia y banco de semillas en plantas de la región mediterránea de Chile central. 2004. *Revista Chilena Historia Natural* 77(1): 201-215.
- Fioretti, S., Tonda, M., Videla, E., Carrieri, S., Ponce, M. T. 2009. Determinación de la época más adecuada para la propagación agámica de gramíneas ornamentales. Mendoza (Argentina). *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo* 41(1): 55-64.
- Fischer, M., Rottstock, T., Marquard, L., Middelho, V .C., Roscher, C., Temperton, V.M., Oelmann, Y., Weigelt, A. 2008. L'expérience de léna démontre les avantages de la diversité végétale pour les prairies. *Fourrages* 195:275–286
- Fitter, A.H., and Hay, R.K.M. (1983) *Environmental Physiology of Plants*. Academic Press, London. 355 pp.
- Fitter, A.H., Helgason, T., Hodge, A. 2011. Nutritional exchanges in the arbuscularmycorrhizal symbiosis: implications for sustainable agriculture. *Fungal Biololy Reviews* 25 (1): 68–72.
- Flemmer, A.C., Busso, C.A., Fernández, O.A. 2002a. Bud viability in perennial grasses: Water stress and defoliation effects. *Journal of Range Management* 55:150-163.

- Flemmer, A.C., Busso, C.A., Fernández, O.A., Montani, T. 2002b. Root growth, appearance and disappearance in perennial grasses: Effects of the timing of water stress with or without defoliation. *Canadian Journal of Plant Science* 82 (3): 539-547.
- Flombaum, P., Sala, O.E. 2008. Higher effect of plant species diversity on productivity in natural than artificial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (16): 6087–6090.
- Fontaine, S., Marotti, A. & Abbadie, L. 2003. The Priming Effect of Organic Matter: A Question of Microbial Competition. *Soil Biology & Biochemistry* 35: 837-843.
- Foster, B. L. 1999. Establishment, competition and the distribution of native grasses among Michigan old-fields. *Journal of Ecology* 87 (3) 476–489.
- Fowler, N. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:89–110.
- Fox, J.W. 2004. Effects of algal and herbivore diversity on the partitioning of biomass within and among trophic levels. *Ecology* 85 (2): 549–559.
- Frankenberger, W.T. Jr, Dick, W.A. 1983. Relationships between enzyme activities and microbial growth and activity indices in soil. *Soil Science Society of America Journal* 47: 945-951.
- Fridley, J.D. 2001. The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where and why?. *Oikos* 93 (3): 514-526.
- Friedel, J.K., Mölter, K., Fischer, W.R. 1994. Comparison and improvement of methods for determining soil dehydrogenase activity by using triphenyltetrazolium chloride and iodonitrotetrazolium chloride. *Biology and Fertility of Soils* 18(4): 291-296.
- García, C., Hernández, T., Costa, F. 1994. Microbial activity in soils under Mediterranean environmental conditions. *Soil Biology and Biochemistry* 26 (9): 1185–1191.
- García-Fayos, P., Gulias, J., Martínez, J., Marzo, A., Melero, J.P., Traveset, A., Veintimilla, P., Verdú, M., Cerdá, V., Gasque, M., Medrano, H. 2001. Bases ecológicas para la recolección, almacenamiento y germinación de semillas de especies de uso forestal de la Comunidad Valenciana. *Banc de Llavors Forestals* (eds). Valencia, España, 91 pp.
- García-Serrano, H., Escarre J., Garnier, E., y Sans X.F. 2005. A comparative growth analysis between alien invader and native *Senecio species* with distinct distribution ranges. *Ecoscience* 12 (1): 35–43.
- Gartner, T.B., Cardon, Z.G. 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104 (2): 230-246.
- Gaston, K.J. y Spicer, J.I. 2004. *Biodiversity*. Second Ed. Blackwell Publishing Co, Oxford. Falta algo???
- Gaumont-Guay, D., Black, T.A., Griffis, T.J., Barr, A.G., Jassal, R.S., Nesic, Z. 2006. Interpreting the dependence of soil respiration on soil temperature and water content in a boreal aspen stand. *Agri For Meteorol* 140:220–235.

- Ghaly, A. & Mahmoud, N. 2006. Optimum Conditions For Measuring Dehydrogenase Activity of *Aspergillus niger* Using TTC. *American Journal of Biochemistry & Biotechnology* 2: 186-194.
- Gianfreda, L., Rao, M.A., Piotrowska, A., Palumbo, G. and Colombo, C. 2005. Soil enzyme activities as affected by anthropogenic alterations: intensive agricultural practices and organic pollution. *Science of the Total Environment* 341: 265–279.
- Gilbert, B., Turkington, R. & Srivastava D.S. 2009. Dominant species and diversity: linking relative abundance to controls of species establishment. *The American Naturalist* 174: 850–862.
- Gili, P., Marando, G., Irisarri, J., y Sagardoy, M. 2004. Actividad biológica y enzimática en suelos afectados por sales del Alto Valle de Río Negro y Neuquén. *Revista Argentina de Microbiología* (online) vol 36(4).
- Gill, R.A., Jackson, R.B. 2000. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist* 147: 13-31.
- Giorgetti, H., Montenegro, O.A., Rodríguez, G.D., Busso, C.A., Montani, T., Burgos, M.A., Flemmer, A.C., Toribio, M.B., Horvitz, S.S. 1997. The comparative influence of past management and rainfall on range herbaceous standing crop in east-central Argentina: 14 years of observations. *Journal of Arid Environments* 36 (4): 623-637.
- Giorgetti, H.D., Busso, C.A., Montenegro O.A., Rodríguez G. D. y N.M. Kugler. 2006. Cattle raising in central, semiarid rangelands of Argentina. *Rangelands* 28 (1): 32-36.
- Giorgetti, H.D., Z. Manuel, O.A. Montenegro, G.D. Rodríguez & C.A. Busso. 2000. Phenology of some herbaceous and woody species in central semiarid Argentina. *Phyton- International Journal of Experimental Botany* 69: 91-108.
- Giovannetti, M. 1985. Seasonal variations of vesicular-arbuscular mycorrhiza, and endogonaceous spores in a maritime sand dune. *Transactions of the British Mycological Society* 84 (4): 679-684.
- Giovannetti, M., Fortuna, P., Citernesi, A.S., Morini, S., Nuti, M.P. 2001. The occurrence of anastomosis formation and nuclear exchange in intact arbuscular mycorrhizal networks. *New Phytologist* 151(3): 717–724.
- Giovannetti, M., Mosse, B. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytologist* 84:489-499.
- Giusti, L. 1997. Chenopodiaceae, en A. T. Hunziker (ed.), *Flora Fanerogámica Argentina*, Programa PROFLORACONICET 40: 1-52. Córdoba: Pugliese Siena.
- Goldberg, D. E. and Thomas E. Miller. 1990 Effects of different resource additions of species diversity in an annual plant community. *Ecology* 71(1): 213-225.
- Gregory, P. J. 1987. Development and growth of root systems in plant communities. In: *Root Development and Function* (Ed. by P. J, Gregory, J. V. Lake and D. A. Rose). pp. 147-166. Cambridge University Press Cambridge.

- Grime, J.P. 1973. Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management* 1:151-167.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Bath.
- Grime, J.P. y Hunt, R. 1975. Relative growth-rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* 63: 393–422.
- Grime, J.P., Brown, V.K., Thompson, K., Masters, G.J., Hillier, S.H., Clarke, I.P., Askew, A.P., Corker, D., Kieley, J.P., 2000. The response of two contrasting limestone grasslands to simulated climate change. *Science* 289: 762–765.
- Grime, J.P., J.M.L. Mackey, S.H. Hillier y D.J. Read. 1987. Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature* 328: 420-422.
- Gruneisen, P. H., Padín, O. H., & Portal, R. 1996. *La Vegetación de Monte en el Yacimiento Aguada de la Pichana. Investigaciones, Textos y Fotografías*.
- Gruneisen, P.H., Padín, O., Portal, R. 1996. *La Vegetación de Monte en el Yacimiento Aguada de la Pichana*. En: <http://www.ecopuerto.com/html/orghtml/cae/Templates/total/pichana.html>.
- Gubsch, M., Buchmann, N., Schmid, B., Schulze, E.D., Lipowsky, A., & Roscher, C. 2011. Differential effects of plant diversity on functional trait variation of grass species. *Annals of Botany* 107(1): 157–169. <http://doi.org/10.1093/aob/mcq220>
- Haichar, F.e.Z., Marol, C., Berge, O., Rangel-Castro, J.I., Prosser, J.I., Balesdent, J., Heulin, T., Achouak, W., 2008. Plant host habitat and root exudates shape soil bacterial community structure. *ISME Journal* 2: 1221-1230.
- Hamilton, M., Murray, B., Cadotte, M.W., Hose, G.C., Baker, A.C., Harris, C.J. and Licari, D. 2005. Life-history correlates of plant invasiveness at regional and continental scales. *Ecology Letters* 8 (10):1066–1074.
- Handa, I.T., Aerts, R., Berendse, F., Berg, M.P., Bruder, A., Butenschoen, O., Chauvet, E., Gessner, M.O., Jabiol, J., Makkonen, M., McKie, B.G., Malmqvist, B., Peeters, E.T.H.M., Scheu, S., Schmid, B., Van Ruijven, J., Vos, V.C.A., Hättenschwiler, S. 2014. Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature* 509: 218-221.
- Harguindeguy, N.P., Blundo, C.M., Gurvich, D.E., Diaz, S., Cuevas, E. 2008. More than the sum of its parts? Assessing litter heterogeneity effects on the decomposition of litter mixtures through leaf chemistry. *Plant and Soil* 303, 151-159.
- Harley, J.L. y Smith, S.E. 1983. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, Toronto.
- Hättenschwiler, S., Tiunov, A.V., Scheu, S. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36: 191-218.
- Hawkins, H.J., A. Johansen, and E. George. 2000. Uptake and transport of organic and inorganic nitrogen by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 226 (2): 275–285.

- Hayes, D.C. and Seastedt, T.R. 1986. Root dynamics of tallgrass prairie in wet and dry years. *Canadian Journal of Botany* 65: 787-791. 86 o 87 creó que es 87
- Hayman, D.S., 1971. Plant growth response to vesicular–arbuscular mycorrhiza. VI Effect of light and temperature. *New Phytologist* 73: 71–80.
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M.C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Freitas, H., Giller, P.S., Good, J., Harris, R., Högberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P.W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C.P.H., O'Donovan, G., Otway, S.J., Pereira, J.S., Prinz, A., Read, D.J., Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E.D., Siamantziouras, A.S.D., Spehn, E.M., Terry, A.C., Troumbis, A.Y., Woodward, F.I., Yachi, S., Lawton, J.H. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286: 1123–1127.
- Helm, D.J, Allen, E.B., Trappe J.M. 1996 Mycorrhizal chronosequence near Exit Glacier, Alaska. *Canadian Journal of Botany* 74 (9):1496–1506.
- Hilbert, D.W., Swift, D.M., Detling, J.K, Dyer, M.I. 1981. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia* 51(1):14-18.
- Hill, T.C.J., McPherson, E.F., Harris, J.A., Birch, P., 1993. Microbial biomass estimated by phospholipid phosphate in soils with diverse microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry* 25 (12): 1779-1786.
- Hille, R., Lambers, J., Harpole, W.S., Tilman, D., Knops, J. and Reich, P.B. 2004. Mechanisms responsible for the positive diversity-productivity relationship in Minnesota grasslands. *Ecology Letters* 7(8): 661-668.
- Høgh-Jensen, H. & Schjoerring, J.K. 2000. Below-ground nitrogen transfer between different grassland species: direct quantification by ¹⁵N leaf feeding compared with indirect dilution of soil ¹⁵N. *Plant and Soil* 227: 171–183.
- Hooper D.U., Vitousek P.M. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277: 1302–1305.
- Hooper, D.U. y J.S. Dukes. 2004. Overyielding among plant functional groups in a long-term experiment. *Ecology Letters* 7: 95-105.
- Hooper, D.U., Bignell, D.E., Brown, V.K., Brussard, L., Dangerfield, J.M., Wall, D.H., Wardle, D.A., Coleman, D.C., Giller, K.E., Lavelle, P. *et al.* 2000. Interactions between aboveground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: patterns, mechanisms, and feedbacks. *BioScience* 50(12): 1049.
- Hooper, D.U., Bignell, D.E., Brown, V.K., Brussaard, L., Dangerfield, J.M., Wall, D.H., Wardle, D.A., Coleman, D.C., Giller, K.E., Lavelle, P., Van der Putten, W.H., De Ruiter, P.C., Rusek, J., Silver, W.L., Tiedje, J.M., Wolters, V., 2000. Interactions between aboveground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: patterns, mechanisms, and feedbacks. *BioScience* 50: 1049-1061.

- 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 Monographs* 75: 3-35.
- Hortal, S., Bastida, F., Moreno, J.L., Armas, C., García, C., Pugnaire F.I. 2015. Benefactor and allelopathic shrub species have different effects on the soil microbial community along an environmental severity gradient. *Soil Biology and Biochemistry* 88: 8-57.
- Houston, M. Biodiversity. Cambridge University Press. Cambridge. 1994.
- <http://www.biostimulants.eu/>
- Hubbell, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton, NJ: Princeton University Press. Vol. 32.
- Hunt, R. 1990. Basic Growth Analysis: Plant Growth Analysis for Beginners. Unwin Hyman, London, UK.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113: 81-101.
- Huston, M.A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110: 449-460.
- Huston, M.A., Aarssen, L.W., Austin, M.P., Cade, B.S., Fridley, J.D., Garnier, E., Grime, J.P., Lauenroth, W.K., Thompson, K., Wardle, D.A. No consistent effect of plant diversity on productivity. *Science* 289: 1255a.
- IBODA, 2012. F. O. Zuloaga, O. Morrone & M. J. Belgrano (eds.). Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur. Missouri Botanical Garden Press.
- IBODA, 2012. Instituto de Botánica Darwinion. Base de datos. Flora del Cono Sur. Disponible <http://www2.darwin.edu.ar>.
- Inoue, T., Nagai, S., Inoue, S., Ozak, M., Sakai, S., Muraoka, H., Koizumi, H. 2012. Seasonal variability of soil respiration in multiple ecosystems under the same physical-geographical environmental conditions in central Japan. *Forest Science and Technology* 8:52–60.
- Inouye, R.S., N.J., Huntley, D., Tilman, and J.R. Tester. 1987. Pocket gophers (*Geomys bursarius*), vegetation, and soil nitrogen along a successional sere in east central Minnesota. *Oecologia (Berlin)* 72 (2):178-184.
- Ithurrart, Leticia Soledad, Busso, Carlos Alberto, Montenegro Oscar Alberto, Giorgetti Hugo, Rodríguez Gustavo, Cardillo Daniela, Ambrosino, Mariela Lis. 2017. Total soil available nitrogen under perennial grasses after burning and defoliation. *Russian Journal Of Ecology* (en prensa).
- James, J. y Drenovsky, R. 2007. A Basis for Relative Growth Rate Differences Between Native and Invasive Forb Seedlings. *Rangeland Ecology and Management* 60(4):395–400.
- Jenkinson, D.S. and Ladd J.N. 1981. Microbial biomass in soil: measurement and turnover. In *Soil Biochemistry* 5: 415-471. (E.A. Paul and J.N. Ladd, eds). Dekker, New York.

- Joel, D.M. 1980. Resin ducts in the mango fruit: a defense system. *Journal of Experimental Botany* 31 (6): 1707 – 1718.
- Johnson, D., Booth, R.E., Whiteley, A.S., Bailey, M.J., Read, D.J., Grime, J.P., Leake, J.R., 2003. Plant community composition affects the biomass, activity and diversity of microorganisms in limestone grassland soil. *European Journal of Soil Science* 54:671–678.
- Johnson, D., Phoenix, G.K., Grime, J.P. 2008. Plant community composition, not diversity, regulates soil respiration in grasslands. *Biology Letters* 4 (4):345–34.
- Johnson, N.C. 2010. Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytologist* 185(3): 631-647.
- Johnson, N.C., 1993. Can fertilization of soil select less mutualistic mycorrhizae? *Ecological Applications* 3 (4): 749-757.
- Johnson, N.C., Hoeksema, J.D., Bever, J.D., Chaudhary, V.B., Gehring, C., Klironomos, J., Koide, R., Miller, R.M., Moore, J., Moutoglis, P., Schwartz, M., Simard, S., Swenson, W., Umbanhowar, J., Wilson, G., Zabinski, C 2006. From Lilliput to Brobdingnag: extending models of mycorrhizal function across scales. *Bioscience* 56: 889-900.
- Joner, E.J., Ravnskov, S., Jakobsen, I. 2000. Arbuscular mycorrhizal phosphate trans-*port* under monoxenic conditions using radio-labeled inorganic and organic phosphate. *Biotechnology Letters* 22 (21): 1705–1708.
- Jonhson, D., Vandenkoornhuysen, P.J., Leake, J.R., Gilbert, L.A., Booth, R.E., Grime J.P., Young, J.P.W., Read, D.J. 2004. Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms. *New Phytologist* 161(2): 503–516.
- Jumpponen, A., Mulder, C.P.H., Huss-Danell, K., Högborg, P. 2005. Winners and losers in herbaceous plant communities: insights from foliar carbon isotope composition in monocultures and mixtures. *Journal of Ecology* 93: 1136–1147.
- Jumpponen, A., Trappe, J.M., Cázares, E. 2002. Occurrence of ectomycorrhizal fungi on the forefront of retreating Lyman Glacier (Washington, USA) in relation to time since deglaciation. *Mycorrhiza* 12 (1): 43-49.
- Kabir, Z., O'Halloran, I.P., Hamel, C. 1996. The proliferation of fungal hyphae in soils supporting mycorrhizal and non-mycorrhizal plants. *Mycorrhiza* 6: 477–480.
- Kellman M. 1979. Soil enrichment by neotropical savanna trees. *Journal of Ecology* 67: 565-577.
- Kiers, E.T., Duhamel, M., Beesetty, Y., *et al.* 2011. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science* 333: 880-882.
- King, D.A. 1990 The adaptive significance of tree height. *American Naturalist* 135: 809-828.
- Knops, J.M.H., Bradley, K.L., Wedin, D.A. 2002. Mechanisms of plant species impacts on ecosystem nitrogen cycling. *Ecology Letters* 5: 454–466.
- Knops, Jmh., Wedin, D. and Tilman, D. 2001. Biodiversity and decomposition in experimental grassland ecosystems. *Oecologia* 126:(3) 429-433.

- Köhl, L. y van der Heijden M. 2016. Arbuscular mycorrhizal fungal species differ in their effect on nutrient leaching. *Soil Biology & Biochemistry* 94: 191-199.
- Koide, R.T., Kabir, Z. 2000. Extraradical hyphae of the mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* can hydrolyze organic phosphate. *New Phytologist* 148: 511–517
- Kowalchuck, G.A., Buma, D.S., de Boer, W., Klinkhamer, P.G.L., van Veen, J.A., 2002. Effects of above-ground plant species composition and diversity on the diversity of soil-borne microorganisms. *Antonie Van Leeuwenhoek International Journal* 81: 509–520.
- Kröpfl, A.I., N.M. Villasuso y G. Peter. 2012. Guía para el reconocimiento de especies de los pastizales del Monte Oriental de Patagonia. INTA Bariloche, Argentina.
- Kugler, N., H.D. Giorgetti, G.D. Rodríguez, G. Cecchi, O.A. Montenegro y C.A. Busso. 2008. Cow performance in conventional and early weaning herds in north Patagonia, Argentina. *Rangelands* 30: 12-16 (Estados Unidos).
- Kuhur, M., Gartia, S.K., Pate, A.K. 2012. Quantifying the contribution of diferente soil properties on enzyme activities in dry tropical ecosystems. *Journal of Agricultural and Biological Science* 7(9):763-773.
- Kuzyakov, Y., Gavrichkova, O. 2010. Time lag between photosynthesis and carbon dioxide efflux from soil: a review of mechanisms and controls. *Glob Chang Biol* 16:3386–3406.
- Lambers, H., 1987. Growth, respiration, exudation and symbiotic associations: the fate of carbon translocated to the roots. In: Gregory, P.J., Lake, J.V., Rose, D.A. (eds.). *Root Development and Function*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 125-145.
- Lambers, H., Chapin F. S. y Pons T. L. 1998. *Plant physiological ecology*. New York, NY: Springer-Verlag. 540 pp.
- Lavorel, S., Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545–556.
- Lawton, J.H. 2000. *Community Ecology in a Changing World*. Ecology Institute, Oldendorf, Germany. Vol. 11.
- Lehman, C., Tilman, D. 2000. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. *American Naturalist* 156:534 –552.
- Lenhard, G. 1956. Die dehydrogenase-activitat des Bodens als Mass fiir mikroorganismen-tatigk eit im Boden. *Zeitschrift fur Pflanzenernahrung und Bodenkunde* 73: 1- 11.
- León, D. 2006. Evaluación y caracterización de micorrizas arbusculares asociadas a Yuca (*Manihot esculenta* sp.) en dos regiones de la Amazonía colombiana. Trabajo de grado, Microbiología Agrícola y Veterinaria. Universidad Pontificia Javeriana, Bogotá, Colombia.
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, Princeton.
- Lipson, D.A. and Schmidt, S.K. 2004. Seasonal changes in an alpine bacterial community in the Colorado Rocky Mountains. *Applied and Environmental Microbiology* 70(5): 2867-2879.
- Lipson, D.A. *et al.* 1999. Links between microbial population dynamics and nitrogen availability in an alpine ecosystem. *Ecology* 80(5): 1623-1631.

- Liu Z., Fu, B., Zheng, X, Liu, G. 2010. Plant biomass, soil water content and soil N:P ratio regulating soil microbial functional diversity in a temperate steppe: a regional scale study. *Soil Biology and Biochemistry* 42:445–450.
- Liu, Yongjun, Johnson, N.C., Mao, Lin, Shi Guoxi, Shengjing, Jiang Xiaojun Ma, Guozhen Du, Lizhe An, Feng, Huyuan. 2015. Phylogenetic structure of arbuscular mycorrhizal community shifts in response to increasing soil fertility. *Soil Biology and Biochemistry* 89: 196-205.
- Lopez-Pintor, A., A. Gomez Sal, & J.M. Rey Benayas. 2006. Shrubs as a source of spatial heterogeneity - the case of *Retama sphaerocarpa* in Mediterranean pastures of central Spain. *Acta Oecologica* 29: 247–255.
- Loranger-Merciri, G., Barthes, L., Gastine, A., Leadley, P. 2006. Rapid effects of plant species diversity and identity on soil microbial communities in experimental grassland ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 38(8): 2336–2343.
- Loreau, M. 1998. Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95(10): 5632-5636.
- Loreau, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91(1): 3-17.
- Loreau, M. 2010. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Science* 365(1537):49-60.
- Loreau, M., Hector, A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412: 72–76.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. 2002. Biodiversity and ecosystem functionin : synthesis and perspectives. Oxford, U.K.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D.A. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804–808.
- Lorentzen .S., Roscher, C., Schumacher, J., Schulze, E.D., Schmid B. 2008. Species richness and identity affect the use of aboveground space in experimental grasslands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 10: 73–87.
- Louis, I. and Lim, G. 1987. Spore density and root colonization of vesicular-arbuscular mycorrhizas in tropical soil. *Transactions of the British Mycological Society* 88(2): 207-212.
- Macarthur, R. and Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377–385.
- Maly, S., Korthals, G.W., Van Dijk, C., Van der Putten, W.H., De Boer W. 2000. Effect of vegetation manipulation of abandoned arable land on soil microbial properties. *Biology and Fertility of Soils* 31: 121–127.

- Mangla, S., Sheley, R., James, J., Radosevich, S. 2011. Intra and interspecific competition among invasive and native species during early stages of plant growth. *Plant Ecology* 212 (4): 531–542.
- Marañón, T. 2001. Ecología del banco de semillas y dinámica de comunidades mediterráneas. En: *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. Zamora Rodríguez, R., Pugnaire, F.I., (eds.). Capítulo 6, CSIC, AEET, Madrid pp. 153-180.
- Marschner, H. 1998. Role of root growth, arbuscular mycorrhiza, and root exudates for the efficiency in nutrient acquisition. *Field Crops Research* 56(1): 203-207.
- Martín, GO (h), Nicosia, M.G, Colombo, M, Lucas, J. 2001. Fenología de floración y fructificación en leñosas nativas del Chaco Semiárido de Tucumán y algunas consideraciones para su aprovechamiento forrajero. II Reunión de Producción Vegetal del NOA, Tucumán, Argentina, pp. 325-334.
- Matsuki, M. 1996. Regulation of plant phenolic synthesis: from biochemistry to ecology and evolution. *Australian Journal of Botany* 44(6): 613 - 634.
- Matthews, E. 1983. Global vegetation and land use: new high resolution data bases for climate studies. *Journal of Climate and Applied Meteorology* 22: 474-487.
- Mayor, M.D, R.M. Bóo, D.V. Peláez & O.R. Elía. 2003. Seasonal variation of the soil seed bank of grasses in central Argentina as related to grazing and shrub cover. *Journal of Arid Environments* 53:467- 477.
- Mayor, M.D., R.M. Boó, D.V. Peláez, O.R. Elía & M.A. Tomás. 2007. Influence of shrub cover on germination, dormancy and viability of buried and unburied seeds of *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hackel. *Journal of Arid Environments* 68 (4): 509-521.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178–185.
- McNaughton, S.J. 1991. Dryland herbaceous perennials In: Mooney, H.A., Winner, W.E. & Pell, E.J. (eds.), *Response of Plants to Multiple Stresses*. pp. 307-328. Academic Press, New York, USA.
- Mikola, J., Bardgett, R.D., Hedlund, K. 2002. Biodiversity, ecosystem functioning and soil decomposer food webs. In: Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. (eds.), *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press, Oxford, pp. 169-180.
- Milne, J. 2004 Forage plant characteristics: how to meet animal requirements. *Grassland Sci Eur* 7:31–43.
- Mirás Avalos, J.M., Sande Fouz, P., Vidal Vázquez, E. 2007. Actividad deshidrogenasa en dos posiciones topográficas de un suelo de cultivo. *Cadernos do Lab Xeolóxico Laxe* 32:151–163.
- Mitchell, J.D. 1990. The poisonous Anacardiaceae genera of the world. *Advances in Economic Botany* 8:103-129. Book ISSN 0741-8280.

- Mittelbach, G.G., C.F. Steiner, S.M. Scheiner, K.L. Gross, H.L. Reynolds, R.B. Waide, M.R. Willig, S.I. Dobson, and L. Gough. 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82(9): 2381–2396.
- Moles, A. T., Warton, D.I., Warman, L., Swenson, N.G., Laffan, S.W., Zanne, A.E., Pitman, A., Hemmings, F.A. and Leishman, M.R. 2009. Global patterns in plant height. *Journal of Ecology* 97: 923–932.
- Moor, M. and Zobel, M. 1996. Effect of arbuscular mycorrhiza on inter- and intraspecific competition of two grassland species. *Oecologia* 108 (1): 79–84.
- Moore, A.W. and Russell J.S. 1972. Factors affecting dehydrogenase activity as an index of soil fertility. *Plant and Soil* 37(3): 675-682.
- Moreira., Baertta, D., Tsai, Siu Mui y Cardoso, Elke Jurandy Bran Nogueira. 2006. Spore density and root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi in preserved or disturbed *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. ecosystems. *Scientia Agricola* 63(4): 380-385.
- 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(2): 155-161.
- Mouquet, N., Moore, J.L., y Loreau, M. 2002. Plant species richness and community productivity: why the mechanism that promotes coexistence matters. *Ecology Letters* 5(1): 56-65.
- Moyano, F.E., Kutsch, W.L., Rebmann, C. 2008. Soil respiration fluxes in relation to photosynthetic activity in broad-leaf and needle-leaf forest stands. *Agricultural and Forest Meteorology* 148:135–143.
- Múlgura, M. E. 1984. Contribuciones al estudio del género *Atriplex* (Chenopodiaceae) en la Argentina, III. *Darwiniana* 25 (1-4): 235-253.
- Mwangi ,P.N., Schmitz, M., Scherber, C., Roscher, C., Schumacher, J., Scherer-Lorenzen, M., *et al.* 2007. Niche pre-emption increases with species richness in plant communities. *Journal of Ecology* 95: 65–78.
- N, Bessler H, Engels C, Gleixner G, Habekost M, *et al.* 2010. Plant diversity effects on soil microorganisms support the singular hypothesis. *Ecology* 91: 485–496.
- Naeem, S, Chapin FS III, Costanza R., Ehrlich, P.R., Golley, F.B., Hooper, D.U., Lawton, J.H., O'Neill, R.V., Mooney, H.A., Sala. O.E., *et al.* 1999. *Issues in Ecology* 4: 1-11.
- Naeem, S. and Wright, J.P. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* 6: 567–579. doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00471.x.
- Naeem, S., Li, S.B. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 390 (6659): 507–509.
- Naeem, S., Thompson, L., Lawler, S.P., Lawton, J.H., Woodfin, R.M., 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368: 734–737.

- Nakamura, N. 2008. Species richness and aggregation effects on the productivity of ruderal plant communities under drought perturbation. *Bioscience Horizons* 1(2):128–135.
- Nannipieri, P., Greco, S. and Ceccanti, B. 1990. Ecological significance of the biological activity in soil. (J.-M. Bollag and G. Stotzky, (eds)). Dekker, New York. *Soil Biochemistry* 6:293-355.
- Nannipieri, P., Pechozzini, F., Arcara, P.G. and Piovanelli C. 1979. Changes in amino acids, enzyme activities and biomass during soil microbial growth. *Soil Science* 127 (1): 26-34.
- Näsholm, T., K. Huss-Danell, and P. Högberg. 2000. Uptake of organic nitrogen in the field by four agriculturally important plant species. *Ecology* 81(4):1155–1161.
- Newman, E. I. 1973. Competition and diversity in herbaceous vegetation. *Nature* 244:310-311.
- Niklaus, P.A., Kandeler, E., Leadley, P.W., Schmid, B., Tscherko, D., Körner, C. 2001. A link between plant diversity, elevated CO₂ and soil nitrate. *Oecologia* 127: 540–548.
- Nune, J.S., Araújo, A.S.F., Nunes, L.A.P.L., Lima, L.M., Carneiro, R.F.V., Tsai, S.M. Salviano, A.A.C. 2012. Land degradation on soil microbial biomass and activity in Northeast Brazil. *Pedosphere* 22 (1): 88–95.
- Oelmann, Y., Buchmann, N., Gleixner, G., Habekost, M., Roscher, C., *et al.* 2011. Plant diversity effects on aboveground and belowground N pools in temperate grassland ecosystems: Development in the first 5 years after establishment. *Global Biogeochemical Cycles* 25: 1–11.
- Olsson, P.A., Rahm, J., Aliasgharzad, N. 2010. Carbon dynamics in mycorrhizal symbioses is linked to carbon costs and phosphorus benefits. *FEMS Microbiology Ecology* 72 (1): 125–131.
- Owen, A.G., and D.L. Jones. 2001. Competition for amino acids between wheat roots and rhizosphere microorganisms and the role of amino acids in plant N acquisition. *Soil Biology and Biochemistry* 33(4): 651–657.
- Owen, D., Williams, A.P., Griffith, G.W., Withers, P.J.A. 2015. Use of commercial bio-inoculants to increase agricultural production through improved phosphorus acquisition. *Applied Soil Ecology* 86: 41–54.
- Paez, A., Busso, C.A., Montenegro, O.A., Rodríguez, G.D. y Giorgetti, H.D. 2005. Seed weight variation and its effects on germination in *Stipa* species. *PHYTON, International Journal of Experimental Botany* 74: 1- 14.
- Palleres, E. 2007. Efectos de la depredación por insectos sobre semillas de *Prosopis flexuosa* (Fabaceae, Mimosoideae) y su relación con el consumo por roedores pequeños del desierto del Monte. Tesis de Grado. Universidad Del Aconcagua.
- Pankhurst, C.E., Ophel-Keller, K., Doube, B.M., Gupta, V.V.S.R., 1996. Biodiversity of soil microbial communities in agricultural systems. *Biodiversity and Conservation* 5 (2): 197–209.
- Parniske, M., 2008. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology* 6(10): 763-775.

- Passera, C.B. Y. Borsetto, O., 1989. Aspectos Ecológicos de *Atriplex lampa*. Investigaciones Agrarias. Producción y Protección Vegetales, INIA 4(2): 179-198.
- Passera, Carlos B. Cavagnaro, J. Bruno, Sartor, Carmen E. 2010. Plantas C3; C4 y CAM nativas del Monte árido argentino, adaptaciones y potencial biológico. C4 y CAM Características Generales y uso en programas de desarrollo de tierras áridas y semiáridas. Homenaje al Dr. J. Lopez Gorgé. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. p. 165 - 176.
- Paynel, F., Murray, P.J. & Cliquet, J.B. 2001. Root exudates: a pathway for short-term N transfer from clover and ryegrass. *Plant and Soil* 229 (2): 235–243.
- Pensiero, J., Muñoz, J., D. Martinez, V. 2005. Alternativas de sustentabilidad del bosque nativo del espinal. Proyecto Bosques Nativos y Áreas Protegidas. Proyecto de Investigación Aplicada a los Recursos Forestales Nativos (PIARFON). Area Etnobotánica 45 pp.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W. K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., van der Heijden, M.G.A., Sack, L., Blonde, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61(3): 167-234. <http://dx.doi.org/10.1071/BT12225>.
- Pommerening, A. y Muszta, A. 2015. Methods of modelling relative growth rate. *Forest Ecosystems* 2 (1):5.
- Pontes L da S, Louault F, Carre`re P, Maire V, Andueza D, Soussana J.F. 2010. The role of plant traits and their plasticity in the response of pasture grasses to nutrients and cutting frequency. *Annals of Botany* 105: 957–965.
- Pontes, L. da S., Maire, V., Louault, F., Soussana, J. F., & Carrère, P. 2012. Impacts of species interactions on grass community productivity under contrasting management regimes. *Oecologia* 168(3):761-771.
- Poorter, H. 1989. Interspecific variation in relative growth rate: on ecological causes and physiological consequences. In: H. Lambers (ed.). *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. The Hague, Netherlands: SPB Academic Publishing. pp. 45–68.
- Porazinska, D.L., Bardgett, R.D., Blaauw, M.B., Hunt, H.W., Parsons, A.N., Seastedt, T.R., Wall, D.H., 2003. Relationships at the aboveground–belowground interface: plants, soil biota, and soil processes. *Ecological Monographs* 73, 377–395.
- Pratt, C. R. 1984. Response of *Solidago graminifolia* and *S. juncea* to nitrogen fertilization applications: changes in biomass allocation and implications for community structure. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 111: 469-478.

- Qureshi, S., Richards, B., Hay, A., Tsai, C., McBride, M., Baveye, P. & Steenhuis T. 2003. Effect of microbial activity on trace element release from sewage sludge. *Environmental Science and Technology* 37 (15): 3361-3366.
- Raich, JW, Tufekcioglu, A. 2000. Vegetation and soil respiration: correlations and controls. *Biogeochemistry* 48(1): 71–90.
- Ramos, E., Zúñiga, D. 2008. Efecto de la humedad temperatura y ph del suelo en la actividad microbiana a nivel de laboratorio. *Ecología Aplicada* 7(1,2): 123-130.
- Rattray, E.A.S., Paterson, E., Killham, K., 1995. Characterisation of the dynamics of C-partitioning within *Lolium perenne* and to the rhizosphere microbial biomass using ¹⁴C pulse chase. *Biology and Fertility of Soils* 19: 280-286.
- Read, D.J. 1994. Plant–microbe mutualisms and community structure. In *Biodiversity and Ecosystem Function* (Schulze, E.D. and Mooney, H.A., eds), pp. 181–209, Springer-Verlag.
- Read, D.J., and K. Haselwandter. 1981. Observations on the mycorrhizal status of some alpine plant communities. *New Phytologist* 88 (2):341–352.
- Richards, J.H. 1986. Root form and depth distribution in several biomes. In: *Mineral Exploration: Biological Systems and Organic Matter* (Ed. by D Carlisle. W. L. Berry. I.R. Kaplan and J.R. Wanerson). pp. 82-97 Prentice Hall. New Jersey.
- Rillig, M.C., Mummey, D.L., 2006. Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist* 171(1): 41-53.
- Rodríguez-Loinaz, G., M. Onaindia, I. Amezaga, I. Mijangos, C. Garbisu. 2008. Relationship between vegetation diversity and soil functional diversity in native mixed-oak forests. *Soil Biol Biochem*, 40: 49–60.
- Roig, F. A. 1978. *Stipa*, en M.N. Correa (ed.), Flora Patagónica. Colección Científica Instituto Nacional Tecnología Agropecuaria. 8 (3): 288-333.
- Roscher, C., Schumacher, J., Baade, J, *et al.* 2004. The role of biodiversity for element cycling and trophic interactions: an experimental approach in a grassland community. *Basic and Applied Ecology* 5: 107–121.
- Roscher, C., Schumacher, J., Weisser, W.W., Schmid, B., Schulze, E.D. 2007. Detecting the role of individual species for overyielding in experimental grassland communities composed of potentially dominant species. *Oecologia* 154: 535–549.
- Roscher, C., Temperton, V.M., Scherer-Lorenzen. *et al.* 2005. Overyielding in experimental grassland communities-irrespective of species pool or spatial scale. *Ecology Letters* 8:419–29.
- Roscher, C., J. Schumacher, W. W., Weisser, and E.D. Schulze. 2008. Genetic identity affects performance of species in grasslands of different plant diversity: an experiment with *Lolium perenne* cultivars. *Annals of Botany* 102:113–125.
- Ross, D.J. 1970. Effects of storage on dehydrogenase activity of soils. *Soil Biology and Biochemistry* 2(1): 55-61.

- Ross, D.J. 1971. Some factors influencing the estimation of dehydrogenase activities of some soils under pasture. *Soil Biology & Biochemistry* 3(2): 97-110.
- Rossi, B.E., & Villagra, P. E. 2003. Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understorey species in arid Argentina. *Journal of Vegetation Science* 14(4): 543-550.
- Ruijven, J, Berendse, F. 2003. Positive effects of plant species diversity on productivity in the absence of legumes. *Ecology Letters* 6(3): 170–175.
- Ruijven, J.V., Berendse, F. 2005. Diversity–productivity relationships: initial effects, long-term patterns, and underlying mechanisms. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 102(3): 695–700.
- Ruiz Leal, A. 1972. Aportes al inventario de los recursos naturales renovables de la Provincia de Mendoza. *Flora Popular Mendocina*. IADIZA. Deserta 3: 1-299.
- Saint Pierre, C., Busso, C.A., Montenegro, O.A., Rodríguez, G.D., Giorgetti, H.D., Montani, T., Bravo, O.A. 2002. Root proliferation in perennial grasses of low and high palatability. *Plant Ecology* 165(2): 161-169.
- Saint Pierre, C., Busso, C.A., Montenegro, O.A., Rodríguez, G.D., Giorgetti, H.D., Montani, T., Bravo, O.A. 2004. Defoliation tolerance and ammonium uptake rate in perennial tussock grasses. *Journal of Range Management* 57: 82-88.
- Saint Pierre, C., Busso, C.A., Montenegro, O.A., Rodríguez, G.D., Giorgetti, H.D., Montani, T., Bravo, O. 2004. Direct assessment of competitive ability and defoliation tolerance in perennial grasses. *Canadian Journal of Plant Science* 84(1):195-204.
- Sajjad M.H, Lodhi A. y Azam F. 2002. Changes in enzyme activity during the decomposition of plant residues in soil. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 5(9):952-955.
- Sala, O.E. 1988. The effect of herbivory on vegetation structure In: M.J.A. Werger, P.J.M. van der Aart, H.J. During and J.T.A Verhoeven (eds.). *Plant form and vegetation structure*, pp. 317-330. Academic Publishing, The Hague, The Netherlands.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sannwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A. *et al.* 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770–1774.
- Sala, O.E., Golluscio, R.A., Lauenroth, W.K., Soriano, A. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia* 81: 501-505.
- Sanderson, M.A., Skinner, R.H., Barker, D.J., Edwards, G.R., Tracy, B.F., Wedin, D.A 2004. Plant species diversity and management of temperate forage and grazing land ecosystems. *Crop Science* 44:1132–1144.
- Sbrana, C., Avio, L., Giovanetti, M., 2014. Beneficial mycorrhizal symbionts affecting the production of health-promoting phytochemicals. *Electrophoresis* 35(11):1535–1546.
- Schadt, C.W. *et al.* 2003. Seasonal dynamics of previously unknown fungal lineages in tundra soils. *Science* 301(5638): 1359–1361.

- Schamp, B.S. *et al.* 2008. Dispersion of traits related to competitive ability in an old-field plant community. *Journal of Ecology* 96: 204–212.
- Scherber, C., Milcu, A., Partsch, S., Scheu, S., Weisser, W.W. 2006. The effects of plant diversity and insect herbivory on performance of individual plant species in experimental grassland. *Journal of Ecology* 94: 922–931.
- Schimel, J., Cates, R., Ruess, R. 1998. The role of balsam poplar secondary chemicals in controlling soil nutrient dynamics through succession in the Alaskan taiga. *Biogeochemistry* 42(1-2): 221-234.
- Schlapfer, F., Schmid, B. 1999. Ecosystem Effects of Biodiversity: A classification of Hypotheses and Exploration of Empirical Results. *Ecological Applications* 9 (3): 893–912.
- Schlesinger, W.H., Andrew, J.A. 2000. Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry* 48:7–20.
- Schmid, B., Hector, A., Huston, M.A., Inchausti, P., Nijs, I., Leadley, P.W., y Tilman, D. 2002. The design and analysis of biodiversity experiments. In: *Biodiversity and ecosystem functioning* (eds. Loreau, M., Naeem, S. e Inchausti, P.), pp. 61-75. Oxford University Press, Oxford.
- Schmid, B., Joshi, J., Schläpfer, F. 2002. Empirical evidence for biodiversity–ecosystem functioning relationships. In: Kinzig, A., Pacala, S., Tilman, D. (eds.). *Functional Consequences of Biodiversity: Experimental Progress and Theoretical Extensions*. Princeton University Press, Princeton, pp. 120–150.
- Schmidtke, A., Rottstock, T., Gaedke, U., & Fischer, M. 2010. Plant community diversity and composition affect individual plant performance. *Oecologia*, 164(3): 665-677. Retrieved from <http://www.ijstor.org/stable/40926686>
- Schnack, B. y Covas, G. 1946. Nódulos radiculares en *Larrea divaricata* Cav. *Revista Argentina de Agronomía* 13(3): 236-237.
- Scholes, R.J. 1990. The influence of soil fertility on the ecology of southern African dry savannas. *Biogeography* 17:417-419.
- Scholes, R.J., Archer, S.R. 1997. Tree–grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 517–544.
- Scholes, R.J., Walker, B.H., 1993. *An African Savanna-Synthesis of the Nylsvley Study*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Schwinning, S. and Parsons, A.J. 1996. Analysis of the coexistence mechanisms for grasses and legumes in grazing systems. *Journal of Ecology* 84: 799–813.
- Sheley, R.L., Larson, L.L. 1994. Comparative growth and interference between cheatgrass and yellow starthistle seedlings. *Journal of Range Management* 47:470–474.
- Shields, J.A., Paul, E.A., Low, W.E., Parkinson, D. 1973. Turnover of microbial tissue in soil under field conditions. *Soil Biology and Biochemistry* 5(6): 753–764.

- Sicardi, M., Garcia-Préachac, F., Frioni, L. 2004. Soil microbial indicators sensitive to land use conversion from pastures to commercial *Eucalyptus grandis* (Hill ex Maiden) plantations in Uruguay. *Applied Soil Ecology* 27(2): 125–133.
- Silvertown, J., Dodd, M., Gowin, D. 2001. Phylogeny and the niche structure of meadow plant communities. *Journal of Ecology* 89: 428–435.
- Simmonds, M. 2001. Importance of flavonoids in insect-plant interactions: feeding and oviposition. *Phytochemistry* 56(3): 245 - 252.
- Simmonds, M. 2003. Flavonoid-insect interactions: recent advances in our knowledge. *Phytochemistry* 64(1): 21- 30.
- Singh, D.K., Kumar, S., 2008. Nitrate reductase, arginine deaminase, urease and dehydrogenase activities in natural soil (ridges with forest) and in cotton soil after cetamiprid treatments. *Chemosphere* 71: 412–418.
- Skujins, J., y Burns, R.G. 1976. Extracellular enzymes in soil. *CRC Critical Reviews in Microbiology* 4(4): 383-421.
- Skujins, J.J. 1978. History of abiotic soil enzyme research. Burns, R.G.(ed.). En: *Soil Enzyme* Academic Press, New York, pp. 1-49.
- Smith, M. D., J. C. Wilcox, T. Kelly, and A. K. Knapp. 2004. Dominance not richness determines invasibility of tallgrass prairie. *Oikos* 106:253–262.
- Smith, R.G., Gross, K.L., Robertson, G.P. 2008. Effects of crop diversity on agroecosystem function: crop yield response. *Ecosystems* 11(3): 355–366.
- Smith, S.E., Read, D.J., 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*, 3rd ed. Academic Press, London.
- Smukler, S., Sánchez-Moreno, S., Fonte, S.J., Ferris, H., Klonsky, K., O'geen, A.T., Scow, K.M., Steenwerth, K.L., Jackson, L.E. 2010. Biodiversity and multiple ecosystem functions in an organic farmscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 139(1): 80–97.
- Spehn, E.M. *et al.* 2005. Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands. *Ecological Monographs* 75(1): 37–63.
- Spehn, E.M., Joshi, J., Schmid, B., Alpehi, J., Körner, C. 2000a. Plant diversity effects on soil heterotrophic activity in experimental grassland ecosystems. *Plant and Soil* 224(2): 217–230.
- Spehn, E.M., Joshi, J., Schmid, B., Diemer, M., Körner, C. 2000b. Aboveground resource use increases with plant species richness in experimental grassland ecosystems. *Functional Ecology* 14(3): 326–337.
- Srivastava, D. S., and M. Vellend. 2005. Biodiversity-ecosystem function research: is it relevant to conservation? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:267–294.
- Steibel, P.E, Troiani, H.O. 2008. La identidad de *Schinus fasciculatus* var *arenicola* y la rehabilitación de *Schinus sinuatus* (Anacardiaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 43(1-2):157-166.

- Stephan, A., Meyer, A.H., Schmid, B. 2000. Plant diversity affects culturable soil bacteria in experimental grassland communities. *Journal of Ecology* 88(6): 988–998.
- Stevens, J.C., Barrett-Lennard, E.G., Dixon, K.W. 2006. Enhancing the germination of three fodder shrubs (*Atriplex amnicola*, *A. nummularia*, *A. undulata*; Chenopodiaceae): implications for the optimisation of field establishment. *Australian Journal of Agricultural Research* 57(12): 1279–1289.
- Stevenson, I.L. 1959. Dehydrogenase activity in soils. *Canadian Journal of Microbiology* 5(2): 229-235.
- Subhani, A., Changyong, H., Zhengmiao, Y., Min, L. & El-ghamry, A. 2001. Impact of Soil Environment and Agronomic Practices On Microbial/Dehydrogenase Enzyme Activity In: Soil. A Review. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 4: 333-338.
- Sultan, S.E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends Plant Science* 5:537–542.
- Swift, M.J., Izac, A.M.N., Van Noordwijk, M. 2004. Biodiversity and ecosystem services in agricultural landscapes—are we asking the right questions?. *Agriculture Ecosystems and Environments* 104(1): 113–134.
- Swinnen, J., Van Veen, J.A., Merckx, R., 1994. ¹⁴C pulse-labelling of fieldgrown spring wheat: an evaluation of its use in rhizosphere carbon budget estimations. *Soil Biology & Biochemistry* 2: 161-170.
- Tabatabai, M A. 1982. Soil enzymes. In *Methods of Soil Analysis. Part II* (A. L. Page. R. H. Miller and D. R. Keeney. eds). *Agronomy* 9, American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin. pp. 903-947.
- Tabatabai, M.A. 1994. Soil enzymes. Weaver, R.W., Angle, J.S. and Bottomley, P.S. (eds). *En: Methods of Soil Analysis. Part 2. Microbiological and Biochemical Properties. SSSA Book Series No. 5*, Madison, pp. 775-833.
- Tainton, N.M., Walker, B.H., 1992. Grasslands of Southern Africa. In: Coupland, R.T. (ed.). *Ecosystems of the World, Vol. 8B. Natural Grasslands. Eastern Hemisphere*. Elsevier, Amsterdam, Netherlands, pp. 265–290.
- Thein, S., Roscher, C., Schulze, E.D. 2008. Effects of trait plasticity on aboveground biomass production depend on species identity in experimental grasslands. *Basic and Applied Ecology* 9(5):475-84.
- Thompson, K., Askew, A.P., Grime, J.P., Dunnett, N.P., Willis, A.J. 2005. Biodiversity, ecosystem function and plant traits in mature and immature plant communities. *Functional Ecology* 19(2): 355–358.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. *Monographs in Population Biology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Tilman, D. 1983. Plant succession and gopher disturbance along an experimental gradient. *Oecologia* 60: 285-292.

- Tilman, D. 1984. Plant dominance along an experimental nutrient gradient. *Ecology* 65 (5): 1445-1453.
- Tilman, D. 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58:3–15
- Tilman, D. y Pacala, S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. In: Ricklefs, R.E., Schluter, D. (eds) *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago. Pp:13-25.
- Tilman, D., Downing, J.A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363–365.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M.E., y Siemann, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystems processes. *Science* 277(5330): 1300-1302.
- Tilman, D., Palosky, S., Lehman, C. 2005. Diversity, productivity and temporal stability in the economies of humans and nature. *Journal of Environmental Economics and Management* 49(3): 405–426.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., Lehman, C.L. 2001. *Science* 294: 843-845.
- Tilman, D., Wedin, D., Knops, J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379(6567): 718–720.
- Tinker, P.B., Nye, P.H., 2000. *Solute Movement in the Rhizosphere*. (N°L-0530). University Press, Oxford, U.K.
- Tjoelker, M. G., Craine, J. M., Wedin, D., Reich, P. B. and Tilman, D. 2005. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist* 167: 493–508. doi:10.1111/j.1469-8137.2005.01428.x
- Tolaba, J.A. 2006. Chenopodiaceae. En L. J. Novara (ed.), *Flora Valle de Lerma*. Aportes Botánicos de Salta, Serie Flora 7(18): 1-48.
- Torres, Y.A., Busso, C.A., Montenegro, O.A., Ithurrart, L., Giorgetti, H., Rodríguez G., Bentivegna, D., Brevedan, R., Fernández, O., Mujica, M.M., Baioni, S., Entío, J., Fioretti, M. y Tucac, G. 2011. Defoliation effects on the arbuscular mycorrhizas of ten perennial grass genotypes in arid Patagonia, Argentina. *Applied Soil Ecology* 49: 208-214.
- Torres, Y.A., C.A. Busso, Montenegro, O.A., Ithurrart, L., Giorgetti, H., Rodríguez G., Bentivegna, D., Brevedan, R., Fernández, O., Mujica, M. M., Baioni, S., Entío, J., Fioretti, M. y Tucac. 2013. Plant growth and survival of five perennial grass genotypes exposed to various defoliation managements in arid Argentina. *Grass and Forage Science* 69: 580-595.
- Torres, Y.A., C.A. Busso, Montenegro, O.A., Ithurrart, L., Giorgetti, H., Rodríguez G., Bentivegna, D., Brevedan, R., Fernández, O., Mujica, M. M., Baioni, S., Entío, J., Fioretti, M. y Tucac, G. 2014. Root proliferation in perennial grasses in arid Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Land* 6: 195-204.

- Torres, Y.A., C.A. Busso, O.A. Montenegro, H.D. Giorgetti H.D. Rodríguez y D. Bentivegna. 2010. Osmotic adjustment in *Leymus cinereus* cv. "Trailhead" under field conditions. *PHYTON, International Journal of Experimental Botany* 79:195-198 (FI=0,171 en 2009).
- Trannin, W.S., Urquiaga, S., Guerra, G., Ibjibijen, J. & Cadisch, G. 2000. Interspecies competition and N transfer in a tropical grass-legume mixture. *Biology and Fertility of Soils* 32(6): 441–448.
- Trasar-Cepeda, C.; Gil-Sotres, F. & Leiros, M. 2007. Thermodynamic Parameters of Enzymes In Grassland Soils From Galicia, NW Spain. *Soil Biology & Biochemistry* 39: 311-319.
- Trevors, J.T. 1984. Dehydrogenase activity in soil: a comparison between the INT and TTC assay. *Soil Biology and Biochemistry* 16(6): 673-674.
- Ushio, M., Kitayama, K. & Balser T.C. 2010. Tree species effects on soil enzyme activities through effects on soil physicochemical and microbial properties in a tropical montane forest on Mt. Kinabalu, Borneo. *Pedobiologica* 53: 227–233.
- Ushio, M., Wagai, R., Balser, T.C. & Kitayama, K. 2008. Variations in the soil microbial community composition of a tropical montane forest ecosystem: does tree species matter? *Soil Biology and Biochemistry* 40: 2699– 2702.
- Van Der Heijden M., Bardgett, R.D., Van Straalen, N.M. 2008. The Unseen Majority: Soil Microbes As Drivers Of Plant Diversity And Productivity In Terrestrial Ecosystems. *Ecology Letters* 11(3): 296-310.
- Van der Heijden, M.G.A. *et al.* 2006. Symbiotic bacteria as a determinant of plant community structure and plant productivity in dune grassland. *FEMS Microbiology Ecology* 56(2): 178–187. Van Der Heijden, M. G., Bakker, R., Verwaal, J., Scheublin, T. R., Rutten, M., Van Logtestijn, R., & Staehelin, C. (2006). Symbiotic bacteria as a determinant of plant community structure and plant productivity in dune grassland. *FEMS Microbiology Ecology*, 56(2), 178-187. 6 autores más ???
- Van der Heijden, M.G.A., Martin, F., Selosse, M.A., Sanders, I.R., 2015. Mycorrhizal ecology and Evolution: the past, the present and the future. *New Phytologist* 205(4): 1406-1423.
- Van der Putten, W.H., Vet, L.E., Harver, J.A. and F.L. Wäckers. 2001. Linking above- and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens and their antagonists. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (10): 547–554.
- Van Ruijven, J. y Berendse, F. 2003. Positive effects of plant species diversity on productivity in the absence of legumes. *Ecology Letters* 6(3): 170-175.
- Van Ruijven, J., Berendse, F. 2005. Diversity-productivity relationships: initial effects, long-term patterns, and underlying mechanisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102(3): 695-700.
- Van Veen, J.A., Liljeroth, E., Lekkerkerk, J.A., 1991. Carbon fluxes in plant-soil systems at elevated atmospheric CO₂ levels. *Ecological Applications* 1: 175-181.

- Vasquez, E., Sheley, R.L., Svejcar, T.J. 2008. Creating invasion resistant soils via nitrogen management. *Invasive Plant Science and Management* 1(3): 304–314.
- Vázquez-Yanes, C., A. I. Batis Muñoz, M. I. Alcocer Silva, M. Gual Díaz y C. Sánchez Dirzo. 1999. Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Reporte técnico del proyecto J084. CONABIO-Instituto de Ecología, UNAM.
- Velagala, R.P., Sheley, R., Jacobs, J. 1997. Influence of density on intermediate wheatgrass and spotted knapweed interference. *Journal of Range Management* 50:523–529.
- Villagra, P.E. 2000. Aspectos ecológicos de los algarrobales argentinos. *Muldequina* 9(2):35-51.
- Visser, S., and D. Parkinson. 1989. Microbial respiration and biomass in a lodgepole pine stand acidified with elemental sulphur. *Canadian Journal of Forest Research* 19(8): 955-961.
- Vogelsang, K.M. *et al.* 2006. Mycorrhizal fungal identity and richness determine the diversity and productivity of a tallgrass prairie system. *New Phytologist* 172(3): 554–562.
- Von Schmieden, U. 1969. Descripción y aplicación de algunas gramíneas ornamentales. *Revista de la Facultad de Agronomía y Veterinaria, Buenos Aires* 17(3): 15-21.
- Vos, V.C.A., Van Ruijven, J., Berg, M.P., Peeters, E.T.H.M., Berendse, F., 2013. Leaf litter quality drives litter mixing effects through complementary resource use among detritivores. *Oecologia* 173(1): 269-280.
- Vyas, D. & Gupta, R.K. 2014. Effect of edaphic factors on the diversity of VAM fungi. *Tropical Plant Research* 1(1):14–25.
- Wacker, L., Baudois, O., Eichenberger-Glinz, S. y Schmid, B. 2009. Effects of plant species richness on stand structure and productivity. *Journal of Plant Ecology* 2 (2): 95-106.
- Waksman, S.A., and R.L. Starkey. 1924. Microbiological analysis of soil as an index of soil fertility. VII. Carbon dioxide evolution. *Soil Science* 17(2): 141-162.
- Waldrop, M.P., Zak, D.R., Blackwood, C.B., Curtis, D., Tilman, D. 2006. Resource availability controls fungal diversity across a plant diversity gradient. *Ecology Letters* 9: 1127–1135.
- Walker, B.H., Noy-Meir, I., 1982. Aspects of stability and resilience of savanna ecosystems. In: Huntley, B.J., Walker, B.H. (eds.). *Ecology of Tropical Savannas*. Ecological Studies, Vol. 42. Springer, Berlin, Germany, pp. 143–145.
- Wallace, A. y Rommey E.M. 1980 The role of Pioneer species in revegetation of disturbed desert areas. *Soil-Plant-Animal Relationships Bearing on Revegetation and Land Reclamation in Nevada Deserts*. Great Basin Naturalist Memoirs 4. Brigham Young University.
- Walter, H. 1971. *Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation*. Edinburgh: Oliver & Boyd. 539 pp.
- Wang, C., Yang, J., Zhang, Q. 2006. Soil respiration in six temperate forests in China. *Global Change Biology* 12:2103–2114.
- Ward, D., Wiegand, K., Getzin, S. 2013. Walter's two-layer hypothesis revisited: back to the roots! *Oecologia* 172 (3): 617–30.

- Wardle, D.A. 2002. Communities and Ecosystems: Linking the Aboveground and Belowground Components. Monographs in Population Biology 34. Princeton University Press, New Jersey.
- Wardle, D.A. 2005. How plant communities influence decomposer communities. In: Bardgett, R.D., Usher, M.D., Hopkins, D.W. (eds.), Biological Diversity and Function in Soils. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 119–138.
- Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Klironomos, J.N., Setälä, H., Van der Putten, W.H., Wall, D.H., 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304: 1629-1633.
- Wardle, D.A., Bonner K.I., Barke, G.M., Yeates, G.W., Nicholson, K.S., Bardget, R.D., Watson, R.N., Ghani, A. 1999. Plant removals in perennial grassland: vegetation dynamics, decomposers, soil biodiversity, and ecosystem properties. *Ecological Monographs* 69(4): 535–568.
- Wardle, D.A., Bonner, K.I., Barker, G.M. 2000. Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition. *Oikos* 89(1): 11-23.
- Wardle, D.A., Bonner, K.I., Nicholson, K.S., 1997. Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos* 79: 247-258.
- Wardle, D.A., Lavelle, P., 1997. Linkages between soil biota, plant litter quality and decomposition. In: Cadish, G., Giller, K.E. (eds.), *Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition*. CAB International, Wallingford, pp. 107–124.
- Warembourg, F.R., Estelric, H.D. 2001. Plant phenology and soil fertility effects on below-ground carbon allocation for an annual (*Bromus madritensis*) and a perennial (*Bromus erectus*) grass species. *Soil Biology and Biochemistry* 33: 1291–1303.
- Wassmuth, B.E., Stoll, P., Tschardtke, T., Thies, C. 2009. Spatial aggregation facilitates coexistence and diversity of wild plant species in field margins. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11(2): 127–135.
- Waterman P., Mole S. 1994. *Analysis of Phenolic Plant Metabolites*. Blackwell Scientific Publication (ed.), Oxford, UK.
- Weigelt, A., Marquard, E., Temperton, V.M, Roscher, C., Scherber, C., Mwangi, P., Von Felten, S., Buchmann, N., Schmid, B., Schulze E-D, Weisser W.W. 2010. The Jena Experiment: six years of data from a grassland biodiversity experiment. *Ecology* 91:930–931
- Weigelt, A., Weisser, W.W., Burchmann, N., Scherer Lorenzen, M. 2009. Biodiversity for multifunctional grasslands: equal productivity in high-diversity low-input and low-diversity high-input systems. *Biogeosciences* 6:1695–1706.
- [Weiss, J.J.](#), [Cardinal, B.J.](#), [Forshay, K.J.](#), [Ives, A.R.](#) 2007. Effects of species diversity on community biomass production change over the course of succession. [Ecology](#) 88(4):929-939.

- Werner, P.A. 1990. Ecological determinants of savannas: Abiotic and biotic. *Journal of Biogeography* 17: 401-402.
- Whisenant, S. G., T. L. Thurow, and S. J. Maranz. 1995. Initiating autogenic restoration on shallow semiarid sites. *Restoration Ecology* 3: 61–67.
- Williamson, G.B. 1990. Allelopathy, Koch's postulates, and the neck riddle. In: Grace, J.B. & Tilman, D. (eds). *Perspectives on Plant Competition*, pp. 143–162. New York: Academic Press. 484 pp.
- Wilson, E.O. 1999. *The diversity of life*. Reissue ed. W. W. Norton and Company, New York.
- Wilson, G.W.T., Hartnett, D.C. 1998. Interspecific variation in plant responses to mycorrhizal colonization in tallgrass prairie. *American Journal of Botany* 85(12): 1732–1738.
- Wolińska Agnieszka y Zofia Stępniewska. 2012. Capítulo 8: Dehydrogenase Activity in the Soil Environment. *Biochemistry, Genetics and Molecular Biology "Dehydrogenases"*, book edited by Rosa Angela Canuto, ISBN 978-953-307-019-3.
- Wolińska, A. & Stępniewska, Z. 2011. Microorganisms Abundance and Dehydrogenase Activity As a Consequence of Soil Reoxidation Process, In: *Soil Tillage & Microbial Activities*, M. Miransari, (ed.), 111-143, Research Singpost, Kerala, India.
- www.lista-planear.org
- Yin, B., Crowley, D., Sparovek, G., De Melo, W.J., Borneman, J. 2000. Bacterial functional redundancy along a soil reclamation gradient. *Applied and Environmental Microbiology* 66(10): 4361-4365.
- Young, K., Mangold, J. M. 2008. Medusahead (*Taeniatherum caput-medusae*) outperforms squirrel tail (*Elymus elymoides*) through interference and growth rate. *Invasive Plant Science and Management* 1:73–81.
- Youssef, R., Philipp, F., Schneider, C., Schwarz, D., Giovannetti, M., Agnolucci, M., De Pascale, S., Bonini, P., Colla, G. 2015. Arbuscular mycorrhizal fungi act as biostimulants in horticultural crops. *Scientia Horticulturae* 196: 91-108.
- Zabaloy, M.C., Gómez, M.A. 2008. Microbial respiration in soils of the Argentinian Pampas after metsulfuron-methyl, 2,4-D and glyphosate treatments. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 39: 370-385.
- Zavaleta, E.S., Pasari, J.R., Hulvey, K.B., Tilman, G.D. 2010. Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity. *Proceeding of the National Academy of Science USA* 107:1443–1446.
- Zhang, C.B., Wang, J., Liu, W.L., Zhu, S.X., Liu, D., Chang, S.X., Chang, J., Ge, Y. 2010. Effects of plant diversity on nutrient retention and enzyme activities in a fullscale constructed wetland. *Bioresource Technology*, 101 : 1686–1692.
- Zhang, D., Hui, D., Luo, Y., Zhou, G., 2008. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology* 1(2): 85-93.

Zhu, Y.Y., Chen, H.R., Fan, J.H., Wang, Y.Y., Li Y., Chen, J.B., Fan, J.X., Yang, S.S., Hu, L.P., Leung, H., Mew, T.M., Teng, O., Wang, Z.H., Mundt, C.C. 2000. Genetic diversity and disease control in rice. *Nature* 406:718–722.