



TESIS DOCTOR EN BIOLOGÍA

PROCESOS ECOLÓGICOS INTERVINIENTES EN LA INVASIÓN DE *NASSELLA*
TRICHOTOMA EN EL PASTIZAL SERRANO DEL SISTEMA DE VENTANIA.

ANDRÉS GARCÍA

BAHÍA BLANCA ARGENTINA

2019

PREFACIO

Esta Tesis se presenta 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 los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semi-Árida (CERZOS) durante el período comprendido entre el 02 de Abril de 2015 y el 10 de Noviembre de 2019, bajo la dirección del Profesor Dr. Roberto A. Distel, Profesor Titular del Departamento de Agronomía, y del Dr. Alejandro Loydi, Ayudante de Docencia del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia.

Andrés García

agarcia@criba.edu.ar

Bahía Blanca, Noviembre de 2019



Universidad Nacional del Sur
Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

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

Agradecimientos

El desarrollo de esta tesis fue posible gracias al incentivo y aliento de muchas personas. Quiero agradecer especialmente a mis directores, Dr. Roberto Distel y Dr. Alejandro Loydí, quienes me brindaron la oportunidad de postularme a una beca con ellos aún sin conocerme y me permitieron crecer en aspectos científicos y académicos. A mis compañeros de laboratorio y de oficina Ms. Sc. Paola Fernández, Ms. Sc. Gastón Puthod, Lic. Carlos Zotelo por su compañerismo y colaboración.

Al personal del CERZOS y del Depto. de Biología, Bioqca. y Fcia., por haberme facilitado el uso de laboratorios y oficinas. Al personal de Estancia Rodolfo Funke, por haber facilitado el ingreso al área de estudio y por brindar sus instalaciones y recursos para la instauración de la clausura. La realización de esta tesis fue posible gracias al otorgamiento de Beca Interna Doctoral del CONICET, y al gobierno anterior que lo permitió fomentando la investigación.

A todos los que me acompañaron a tomar datos al campo y en invernáculo Gonzalo García, Emilio Filipuzzi, Cra. Melina Abregú Aguirre, Bernardo Deluchi, y especialmente a la Lic. Cecilia Scarfó. Finalmente a mis amigos quienes me apoyaron de alguna u otra manera en toda esta etapa. A mi familia, por todo su apoyo moral y cariño incondicional.

Resumen

La alteración de procesos ecológicos tales como la dinámica de las interacciones biológicas, el ciclado de nutrientes y la dispersión de propágulos por parte de disturbios como el sobrepastoreo, promueve la ocurrencia de invasiones biológicas. En el caso de los pastizales naturales del sistema serrano de Ventania, el sobrepastoreo ha producido el reemplazo de gramíneas palatables por comunidades con alta representatividad de gramíneas no palatables como *Nassella trichotoma*. Esta especie posee características que explicarían su comportamiento invasor, por ejemplo: evitación del pastoreo, tolerancia a la defoliación a través de la elaboración de una alta densidad de macollos, alta producción y frecuencia de semillas en el banco del suelo, entre otros. A pesar de lo mencionado, el conocimiento sobre cómo los procesos ecológicos vinculados a los atributos de *N. trichotoma* intervienen en el incremento de su representatividad en su rango de hábitats de origen es incierto. Por tanto, el objetivo general de esta tesis es contribuir al entendimiento del proceso de invasión de *N. trichotoma* en el pastizal serrano del Sistema de Ventania a través del análisis de las características y requerimientos de esta especie en los distintos estadios de su ciclo de vida. Los objetivos específicos de esta tesis fueron (1) cuantificar y describir el patrón de distribución espacial de *N. trichotoma* en el banco de semillas del suelo en áreas con diferente abundancia de la especie, (2) evaluar el reclutamiento de plántulas de *N. trichotoma* y de una gramínea palatable en parches de vegetación dominados por una u otra especie y bajo distintas intensidades de defoliación, (3) determinar las relaciones de competencia entre *N. trichotoma* y especies palatables del pastizal serrano bajo distintos niveles de intensidad y selectividad de defoliaciones (mecanismo de competencia), (4) evaluar la productividad de biomasa aérea de *N. trichotoma* bajo distintos niveles de intensidad de defoliación (mecanismo de tolerancia), y (5) determinar la variación temporal en la concentración de proteína y de fibra en los tejidos foliares de *N. trichotoma* en plantas sometidas a distintos niveles de defoliación. La metodología utilizada comprendió muestreos de banco de semillas, siembra de semillas, estudios de competencia mediada por la defoliación y análisis de calidad nutritiva de las muestras. La densidad de semillas en el banco del suelo fue relativamente elevada a todos los niveles de abundancia estudiados. El reclutamiento de *N. trichotoma* fue mayor en micrositios con bajos niveles de competencia aérea en comparación con una especie palatable. Al mismo tiempo, *N. trichotoma* presentó un cierto grado de tolerancia a la defoliación y, contrario a lo postulado, la defoliación selectiva sobre gramíneas palatables creciendo en competencia aparente con *N. trichotoma* no parecería beneficiar a esta última en la competencia interespecífica. Por último, los resultados no apoyaron la hipótesis que el disturbio por defoliación mejora la calidad de *N. trichotoma*, al menos a las intensidades de defoliación aplicadas en el presente estudio. Los resultados obtenidos aportan evidencia a que *N. trichotoma* presenta mecanismos ecológicos que le otorgarían a la misma un carácter invasor y atributos de especie estrés/disturbio tolerante.

Palabras clave: *Nassella trichotoma* (Ness) Hack. ex Arechav, procesos ecológicos, invasión, banco de semillas, reclutamiento, evitación y tolerancia a la defoliación, calidad físico-química.

Abstract

The alteration of ecological processes such as dynamics of biological interactions, nutrient cycling and propagule dispersal by disturbances such as overgrazing, promotes the occurrence of biological invasions. In the case of natural grasslands of the Ventania mountain system, overgrazing has led to the replacement of palatable grasses by communities with high representativity of non-palatable grasses such as *Nassella trichotoma*. This species has characteristics that may explain its invasive behavior, for instance: grazing avoidance mechanism, certain degree of tolerance to defoliation relying on the elaboration of a high density of tillers, high production and frequency of seeds in the soil seed bank, among others. In spite of the aforementioned, information about how ecological processes linked to attributes of *N. trichotoma* intervene in increasing their representativeness in its region of origin is lacking. The specific objectives of this thesis were (1) to quantify and describe the spatial distribution pattern of *N. trichotoma* propagule density in the soil seed bank in areas with different species abundance in the established vegetation, (2) to evaluate the recruitment of seedlings of *N. trichotoma* and a palatable grass species in microsites located in patches of vegetation dominated by one or another species and under different intensities of defoliation, (3) to determine the competition relationships between *N. trichotoma* and a palatable species under different levels of intensity and selectivity of defoliation (competition mechanism), (4) to evaluate the standing biomass productivity of *N. trichotoma* under different levels of defoliation intensity (tolerance mechanism), and (5) to determine the temporal variation of physicochemical quality of foliar tissue of *N. trichotoma* under different intensities of defoliation. The methodology included seed bank sampling, seed sowing, competition studies mediated by defoliation and nutritional quality analysis of the samples. Seed density in the soil bank was relatively high at all abundance levels. The recruitment of *N. trichotoma* was higher at microsites with low levels of aerial competition in comparison to the palatable species. At the same time, *N. trichotoma* presented a certain degree of tolerance to defoliation and, contrary to expectations, selective defoliation on palatable grasses growing in apparent competition with *N. trichotoma* did not benefit the latter in interspecific competition. Finally, the results did not support the hypothesis that defoliation increases the chemical quality of *N. trichotoma*, at least at the intensities of defoliation applied in the present study. The results obtained provide evidence that *N. trichotoma* presents ecological mechanisms that may explain its invasive character and attributes of a stress/tolerant species.

Keywords: *Nassella trichotoma* (Ness) Hack. ex Arechav, ecological processes, invasion, seed bank, recruitment, avoidance and tolerance mechanisms, physicochemical quality.

ÍNDICE GENERAL

Introducción General	11
1.1 Descripción del Problema	11
1.2 Antecedentes generales sobre el tema	13
1.3 Fundamentos del problema y objetivos generales	15
1.4 Hipótesis y Objetivos	17
1.5 Área de Estudio	19
1.5.1 Geología y Suelo	19
1.5.2 Clima	20
1.5.3 Vegetación	20
1.5.4 Área de muestreo	21
Densidad y variabilidad espacial del banco de semillas de <i>Nassella trichotoma</i> , y su relación con la densidad de individuos adultos establecidos.	23
2.1 Introducción	23
2.2 Materiales y Métodos	25
2.2.1 Diseño del muestreo	25
2.3 Resultados	27
2.4 Discusión	29
Efecto de la competencia ejercida por la vegetación establecida sobre el reclutamiento de <i>Nassella trichotoma</i>	32
3.1 Introducción	32
3.2 Materiales y Métodos	34
3.2.1 Diseño experimental	34
Experimento en invernáculo	36
3.2.2 Análisis estadísticos	37
3.3 Resultados	38
3.3.1 Experimento de campo	38
3.3.2 Experimento de invernáculo	45
3.4 Discusión	49
Mecanismos de competencia y tolerancia de <i>Nassella trichotoma</i> en respuesta a la defoliación	52
4.1 Introducción	52
4.2 Materiales y Métodos	56
4.2.1 Experimento de competencia a campo	56
4.2.3 Experimento de tolerancia en invernáculo	58
4.2.4 Análisis Estadísticos	59
4.3 Resultados	59

4.3.1 Experimento de competencia a campo.....	59
4.3.2 Experimento de tolerancia a campo.....	61
4.3.3 Experimento en invernáculo.....	64
4.4 Discusión	66
Variación temporal de la composición química de los rebrotes de <i>Nassella trichotoma</i> bajo distintas intensidades de defoliación.....	69
5.1 Introducción.....	69
5.2 Materiales y Métodos	70
5.3 Resultados	71
5.3.1 Contenido de proteína bruta.....	71
5.3.2 Contenido de fibras.....	73
5.4 Discusión.....	78
Conclusiones generales y perspectivas futuras.....	80
Bibliografía.....	83

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1 Ubicación del establecimiento Fundación Funke y del sitio de muestreo.	22
Figura 2.1 Densidad de <i>Nassella trichotoma</i> (semillas m ⁻²) en los meses de muestreo: marzo, agosto y diciembre de 2016. Letras distintas indican diferencias significativas entre las medias de las fechas de muestreo.....	27
Figura 2.2 Relación de la densidad de semillas de <i>N. trichotoma</i> (número de semillas m ⁻²) con la cobertura de individuos establecidos de <i>N. trichotoma</i> (%) (izquierda) y la densidad (derecha) de individuos establecidos de <i>N. trichotoma</i> en los meses de marzo (a y d) , agosto (b y e) y diciembre (c y f). Las líneas continuas y discontinuas indican resultados significativos o marginalmente significativos de la regresión, respectivamente. Se detalla el coeficiente de determinación (R ²) y la probabilidad de error de la curva de regresión (p).	28
Figura 3.1 Densidad promedio general de plántulas de <i>Nassella trichotoma</i> y <i>Chascolytrum subaristatum</i> a lo largo del periodo experimental. Las barras representan ± 1 error estándar. ...	39
Figura 3.2 Valores medios del <i>Effect Size</i> (Ln RR) correspondientes a la densidad de plántulas de <i>Nassella trichotoma</i> y <i>Chascolytrum subaristatum</i> . Los gráficos a y b muestran el efecto del nivel de defoliación de la vegetación establecida: AI (Alta intensidad de defoliación), BI (baja intensidad de defoliación), SD (Control Sin Defoliación), para <i>N. trichotoma</i> y <i>C. subaristatum</i> , respectivamente. Los gráficos c y d muestran el efecto de la identidad de la vegetación establecida (<i>N. trichotoma</i> o <i>C. subaristatum</i>) para <i>N. trichotoma</i> y <i>C. subaristatum</i> , respectivamente. Valores del <i>Effect Size</i> <0 indican una mayor densidad de plántulas promedio en el control (suelo desnudo) que en los tratamientos (nivel de defoliación e identidad de la vegetación establecida). Letras distintas indican diferencia significativa (p<0.05). Las barras representan ± 1 error estándar....	40
Figura 3.3 Valores medios del <i>Effect Size</i> (Ln RR) correspondientes al establecimiento de plántulas de <i>Nassella trichotoma</i> y <i>Chascolytrum subaristatum</i> . Los gráficos a y b muestran el efecto del nivel de defoliación de la vegetación establecida: AI (Alta intensidad de defoliación), BI (baja intensidad de defoliación), SD (Control Sin Defoliación), para <i>N. trichotoma</i> y <i>C. subaristatum</i> , respectivamente. Los gráficos c y d muestran el efecto de la identidad de la vegetación establecida (<i>N. trichotoma</i> o <i>C. subaristatum</i>) para <i>N. trichotoma</i> y <i>C. subaristatum</i> , respectivamente. Valores del <i>Effect Size</i> <0 indican mayor establecimiento de plántulas en el control (suelo desnudo) que en los tratamientos (nivel de defoliación e identidad de la vegetación establecida). Letras distintas indican diferencia significativa (p<0.05). Las barras representan ± 1 error estándar.	41
Figura 3.4 Densidad promedio general de plántulas de <i>Nassella trichotoma</i> y <i>Chascolytrum subaristatum</i> a lo largo del periodo experimental. Las barras representan ± 1 error estándar. ...	45
Figura 3.5 Valores medios del <i>Effect Size</i> (Ln RR) correspondientes a la densidad de plántulas de <i>Nassella trichotoma</i> y <i>Chascolytrum subaristatum</i> . Los gráficos a y b muestran el efecto del nivel de defoliación de la vegetación establecida AI (Alta intensidad de defoliación), BI (baja intensidad de defoliación), SD (Control Sin Defoliación), para <i>N. trichotoma</i> y <i>C. subaristatum</i> , respectivamente. Los gráficos c y d muestran el efecto de la identidad de la vegetación establecida (planta adulta de <i>N. trichotoma</i> o <i>C. subaristatum</i>) para <i>N. trichotoma</i> y <i>C. subaristatum</i> , respectivamente. Valores del <i>Effect Size</i> <0 indican una mayor densidad de plántulas promedio en el control (suelo desnudo) que en los tratamientos (nivel de defoliación e identidad de la vegetación establecida). Letras distintas indican diferencia significativa (p<0.05). Las barras representan ± 1 error estándar.....	46

Figura 3.6 Valores medios del *Effect Size* (Ln RR) correspondientes al establecimiento de plántulas de *Nassella trichotoma* y *Chascolytrum subaristatum*. Los gráficos **a** y **b** muestran el efecto del nivel de defoliación de la vegetación establecida: AI (Alta intensidad de defoliación), BI (baja intensidad de defoliación), SD (Control Sin Defoliación), para *N. trichotoma* y *C. subaristatum*, respectivamente. Los gráficos **c** y **d** muestran el efecto de la identidad de la vegetación establecida (planta adulta de *N. trichotoma* o *C. subaristatum*) para *N. trichotoma* y *C. subaristatum*, respectivamente. Valores del *Effect Size* <0 indican mayor establecimiento de plántulas en el control (suelo desnudo) que en los tratamientos (nivel de defoliación e identidad de la vegetación establecida). Letras distintas indican diferencia significativa ($p < 0.05$). Las barras representan ± 1 error estándar.....47

Figura 4.1 Esquema de la competencia aparente mediada por el ganado entre *N. trichotoma* y gramíneas perennes palatables del pastizal de las sierras de Ventania. La línea entera representa interacción directa y a la truncada interacción de competencia aparente (indirecta). Los símbolos “+”, “-” y “0”, representan interacciones positivas, negativas y neutras, respectivamente. El grosor de las líneas representa la intensidad de la interacción. Extraída y modificada de Holt (1984). .54

Figura 4.2 Biomasa acumulada de *N. trichotoma* durante la estación de crecimiento 2016, en función del tratamiento defoliación: AI (Alta Intensidad), BI (Baja Intensidad) y SD (Sin Defoliación), y según la selectividad de la defoliación: “selectiva” (barras blancas, defoliación gramíneas palatables únicamente) y “no selectiva” (barras grises, defoliación de *N. trichotoma* y de las gramíneas palatables). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$).60

Figura 4.3 Biomasa acumulada de *N. trichotoma* durante la estación de crecimiento 2017, en función del tratamiento defoliación: AI (Alta Intensidad), BI (Baja Intensidad) y SD (Sin Defoliación), y según la selectividad de la defoliación: “selectiva” (barras blancas, defoliación gramíneas palatables únicamente) y “no selectiva” (barras grises, defoliación de *N. trichotoma* y de las gramíneas palatables). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$).60

Figura 4.4 Biomasa acumulada de *N. trichotoma* y *C. subaristatum* durante la estación de crecimiento 2016, en función del tratamiento defoliación: AI (Alta Intensidad), BI (Baja Intensidad) y SD (Sin Defoliación). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).....61

Figura 4.5 Biomasa acumulada de *N. trichotoma* y *C. subaristatum* durante la estación de crecimiento 2017, en función del tratamiento defoliación: AI (Alta Intensidad), BI (Baja Intensidad) y SD (Sin Defoliación). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).....62

Figura 4.6 Biomasa acumulada relativa al área basal viva de la mata (g/cm^2) de *N. trichotoma* y *C. subaristatum* durante la estación de crecimiento 2016, en función del tratamiento defoliación: AI (Alta Intensidad), BI (Baja Intensidad) y SD (Sin Defoliación). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).....63

Figura 4.7 Biomasa acumulada relativa al área basal viva de la mata (g/cm^2) de *N. trichotoma* y *C. subaristatum* durante la estación de crecimiento 2017, en función del tratamiento defoliación: AI (Alta Intensidad), BI (Baja Intensidad) y SD (Sin Defoliación). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media, “ns” indica diferencias no significativas entre los tratamientos ($p > 0,05$).....63

Figura 4.8 Biomasa acumulada de *N. trichotoma* y *C. subaristatum* a lo largo del experimento en invernáculo, en función del tratamiento defoliación: AI (Alta Intensidad), BI (Baja Intensidad) y

SD (Sin Defoliación). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$). 64

Figura 4.9 Número de macollos de *N. trichotoma* y *C. subaristatum* medidos al final del experimento en invernáculo, en función del tratamiento defoliación: AI (Alta Intensidad), BI (Baja Intensidad) y SD (Sin Defoliación). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$). 65

Figura 5.1 Contenido de proteína bruta (%) de la biomasa de *N. trichotoma* medido al final de la estación de crecimiento (diciembre 2017), en función de la intensidad de la defoliación: AI (Alta Intensidad), BI (Baja Intensidad) y SD (Sin Defoliación). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. 71

Figura 5.2 Contenido de proteína bruta (%) en plantas de *N. trichotoma* sometidas a alta intensidad de defoliación en las distintas fechas medidas a lo largo del ciclo anual de crecimiento (2017). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas ($p < 0,05$). 72

Figura 5.3 Contenido de proteína bruta (%) en plantas de *N. trichotoma* sometidas a baja intensidad de defoliación en las distintas fechas medidas a lo largo del ciclo anual de crecimiento (2017). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$). 73

Figura 5.4 Contenido de (a) fibra detergente neutro (FDN), (b) fibra detergente ácido (FDA), y (c) lignina detergente ácido (LDA) de la biomasa de *N. trichotoma* medido al final de la estación de crecimiento (diciembre 2017), en función de la intensidad de la defoliación: AI (Alta Intensidad), BI (Baja Intensidad) y SD (Sin Defoliación). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas por encima de las barras indican diferencias significativas entre las medias ($p < 0,05$). 74

Figura 5.5 Contenido de (a) fibra detergente neutro (FDN), (b) fibra detergente ácido (FDA), y (c) lignina detergente ácido (LDA) de la biomasa de *N. trichotoma* sometida a alta intensidad de defoliación en las distintas fechas medidas a lo largo del ciclo anual de crecimiento 2017. La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas por encima de las barras indican diferencias significativas ($p < 0,05$). 76

Figura 5.6 Contenido de (a) fibra detergente neutro (FDN), (b) fibra detergente ácido (FDA), y (c) lignina detergente ácido (LDA) de la biomasa de *N. trichotoma* sometida a baja intensidad de defoliación en las distintas fechas medidas a lo largo del ciclo anual de crecimiento 2017. La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas por encima de las barras indican diferencias significativas ($p < 0,05$). 77

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 3.1. Tabla de ANOVA para la biomasa de plántulas de (a) <i>Nassella trichotoma</i> y (b) <i>Chascolytrum subaristatum</i> . Los tratamientos surgen de la combinación de los tres niveles del factor intensidad de defoliación (SD: Control Sin Defoliación; BI, Baja Intensidad de Defoliación; AI, Alta Intensidad de Defoliación), y de la identidad de la vegetación establecida (<i>N. trichotoma</i> o <i>C. subaristatum</i>).....	42
Tabla 3.2. Tabla de ANOVA para el largo de la hoja de plántulas de (a) <i>Nassella trichotoma</i> y (b) <i>Chascolytrum subaristatum</i> . Los tratamientos surgen de la combinación de los tres niveles del factor intensidad de defoliación (SD: Control Sin Defoliación; BI, Baja Intensidad de Defoliación; AI, Alta Intensidad de Defoliación), y de la identidad de la vegetación establecida (<i>N. trichotoma</i> o <i>C. subaristatum</i>).....	43
Tabla 3.3. Tabla de ANOVA para el número de hojas en las plántulas de (a) <i>Nassella trichotoma</i> y (b) <i>Chascolytrum subaristatum</i> . Los tratamientos surgen de la combinación de los tres niveles del factor intensidad de defoliación (SD: Control Sin Defoliación; BI, Baja Intensidad de Defoliación; AI, Alta Intensidad de Defoliación), y de la identidad de la vegetación establecida (<i>N. trichotoma</i> o <i>C. subaristatum</i>).	44
Tabla 3.4. Tabla de ANOVA para la biomasa de plántulas de (a) <i>Nassella trichotoma</i> y (b) <i>Chascolytrum subaristatum</i> . Los tratamientos surgen de la combinación de los tres niveles del factor intensidad de defoliación (SD: Control Sin Defoliación; BI, Baja Intensidad de Defoliación; AI, Alta Intensidad de Defoliación), y de la identidad de la vegetación establecida (<i>N. trichotoma</i> o <i>C. subaristatum</i>).....	48

Capítulo 1

Introducción General

1.1 Descripción del Problema

La invasión biológica por parte de plantas implica el aumento en la distribución y representatividad de una especie en un área determinada, afectando la diversidad de la comunidad invadida (Richardson *et al.*, 2000). Existe evidencia del rol preponderante de los disturbios antropogénicos como promotores de las invasiones biológicas (McIntyre *et al.*, 2006; Smith y Knapp, 1999; Hobbs y Huenneke, 1992). Estos disturbios alteran los procesos ecológicos (p.ej.: la dinámica de interacciones entre especies, la dispersión de propágulos, el ciclado de nutrientes) y crean las condiciones adecuadas para la ocurrencia de la sobre-representación de una especie en una determinada área (Vitousek, 1990). Ejemplos de disturbios antropogénicos son: la supresión de regímenes naturales de incendios o inundaciones, eliminación de depredadores y sobrepastoreo (Pyšek *et al.*, 2004).

En los pastizales naturales del sistema de Ventania, la introducción de ganado doméstico y la instauración del alambrado, han posibilitado un pastoreo continuo e intenso particularmente sobre las especies de mayor palatabilidad (Barrera y Frangi, 1997). La consecuencia ha sido el reemplazo de comunidades dominadas por gramíneas perennes palatables por comunidades con altas representaciones de gramíneas no palatables, entre ellas *Nassella trichotoma* (Ness) Hack. y Arechav. El pastoreo ejercería una fuerte selectividad sobre las especies palatables y al mismo tiempo un relajamiento en la competencia en beneficio de *N. trichotoma* (Moretto y Distel, 1999). Además, se ha reportado que *N. trichotoma* evita el pastoreo por medio de una gran producción de biomasa con altos contenidos de fibra y lignina, lo que desalienta su consumo (Moretto y Distel, 1999). Al mismo tiempo, esta especie ha mostrado cierto nivel de tolerancia a la defoliación (Distel *et al.*, 2007). El desarrollo de una alta densidad de macollos compensaría, a nivel planta, la menor tasa de crecimiento por macollo individual que esta especie posee en comparación con una especie de gramínea palatable (Flemmer, A. y Distel, R.A., Universidad Nacional del Sur, comunicación personal).

Sin embargo, a pesar de lo mencionado, existe conocimiento limitado de cómo los procesos ecológicos vinculados a los atributos de *N. trichotoma* (evitación del pastoreo, alta concentración de fibras, gran producción de macollos y semillas) intervienen en el

incremento de su representatividad en su rango de hábitats de origen. Por medio de la implementación de los estudios comprendidos en esta tesis se intentó profundizar sobre el conocimiento de la vinculación entre los procesos ecológicos asociados a características funcionales de *N. trichotoma* y la manifestación de un comportamiento invasor.

1.2 Antecedentes generales sobre el tema

Las invasiones biológicas son el resultado de la modificación de mecanismos y procesos ecológicos, causada por cambios a escalas globales en el clima y en el uso de la tierra (Vitousek, 1990). Las invasiones tienen importantes impactos ecológicos en el funcionamiento de los sistemas naturales, y económicos dada la caída de bienes y servicios provistos por los ecosistemas (Simberloff *et al.*, 2013). En las comunidades vegetales, los factores que influyen en el desarrollo del proceso de invasión son: el número de propágulos, las características de las especies de la comunidad y la susceptibilidad de las comunidades de ser invadidas (invasibilidad) (Davis *et al.*, 2000).

El grado de invasibilidad de una comunidad vegetal resulta de la interacción de factores ambientales y biológicos. Los factores ambientales más importantes están vinculados al clima, las propiedades del suelo y el ciclado de nutrientes (Davis *et al.*, 2005; Lavorel *et al.*, 1999). Mientras que los factores biológicos están vinculados al balance de interacciones entre especies (p.ej.: competencia, facilitación), a la presencia de herbívoros y a las características funcionales de las especies (p.ej.: productividad primaria, tolerancia a la herbivoría, cobertura aérea) (Eckstein *et al.*, 2012; Emery y Gross, 2006). Los regímenes de disturbios constituyen uno de los factores más importantes para incrementar la susceptibilidad de una comunidad a ser invadida. Estos causan cambios profundos en la estructura de las comunidades y en la disponibilidad de recursos (McIntyre *et al.*, 1999).

El pastoreo de grandes herbívoros constituye un disturbio que impacta la abundancia de especies en la vegetación establecida (Cingolani *et al.*, 2005; Loucougaray *et al.*, 2004; Sala *et al.*, 1986) y reduce la abundancia de las especies preferidas (Pehrsson, 1988), afectando la diversidad de especies (Watt *et al.*, 2011; Bertiller, 1992; Milberg, 1995; Peco *et al.*, 1998). El pastoreo crea espacios dentro de la vegetación establecida por medio de la remoción de biomasa (Olf y Ritchie, 1998). En estos espacios se incrementa la disponibilidad de recursos (nutrientes, luz) y la competencia ejercida por la vegetación dominante es menor, favoreciendo el establecimiento de nuevos individuos, especialmente de especies oportunistas de carácter invasor (Grime, 1979).

La intensidad y dirección de los cambios florísticos en respuesta al pastoreo dependerían de la historia evolutiva y de la productividad del pastizal (Milchunas *et al.*, 1988). En pastizales productivos y con historia de pastoreo por herbívoros nativos (como el pastizal pampeano austral sometido al pastoreo del guanaco) cabría esperar que el pastoreo moderado incremente la riqueza de especies en la vegetación establecida y en el banco de

semillas (p.ej.: Donelan y Thompson, 1980; Gibson y Watkinson, 1989). Si bien se espera que este tipo de pastizal se comporte resiliente al pastoreo (Loydi *et al.*, 2012a), condiciones prolongadas de sobre-pastoreo podrían conducir a estados de degradación irreversibles (Cingolani *et al.*, 2005), cuya recuperación requeriría la aplicación de medidas activas de restauración (Kiehl *et al.*, 2010).

En el caso particular de los pastizales pampeanos, el pastoreo moderado de grandes herbívoros incrementa la diversidad vegetal, promoviendo algunos grupos como dicotiledóneas, especies de crecimiento en roseta, especies anuales, especies exóticas y/o pastos no palatables (Chaneton *et al.*, 2002; de Villalobos y Zalba, 2010; Loydi y Distel, 2010; Rusch y Oesterheld, 1997; Sala *et al.*, 1986). Desde principios del siglo XX, el uso agropecuario se divide entre cultivos agrícolas, pasturas y pastizales remanentes usados para producción ganadera (Lizzi *et al.*, 2007; Latta *et al.*, 2006). La presión de pastoreo en las áreas de pastizales ha sido comúnmente muy superior a la de los herbívoros nativos (Oesterheld *et al.*, 1992; Oliva *et al.*, 2019), lo cual ha afectado en forma marcada la composición florística y la productividad de los mismos.

En los ambientes serranos del Sistema de Ventania, los pastizales naturales se encuentran dominados por especies de pastos C₃ otoño-invierno-primaverales, con especies de pastos C₄ primavera-estivales como acompañantes o dominantes (p.ej., *Paspalum quadrifarium*) en sitios con suelo húmedo y profundo (Frangi y Bottino, 1995). Estos pastizales evolucionaron en presencia de herbívoros nativos, principalmente guanaco (*Lama guanicoe*) y venado de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus*) (Bilenca y Miñarro, 2004), siendo su productividad relativamente alta (entre 370 y 580 g.m⁻².año⁻¹ de acuerdo a Perez y Frangi, 2007).

1.3 Fundamentos del problema y objetivos generales

Nassella trichotoma es una gramínea perenne nativa, distribuida a lo largo de la región pampeana (Campbell, 1982; Connor, 1960). Es una especie cuyo ciclo fotosintético es C3, que forma matas de follaje denso, de altura variable entre 30 a 70 cm, y un diámetro basal de hasta aproximadamente 25 cm en estado adulto (Badgery *et al.*, 2003). Sus hojas contienen un alto porcentaje de fibra y lignina, lo cual influencia en forma negativa su digestibilidad, y hacen que esta especie sea poco preferida por el ganado (Distel *et al.*, 2007).

El pastoreo continuo e intenso sobre las comunidades palatables favorece la dominancia de *N. trichotoma* por medio de la selectividad. Además, la creación de espacios con bajos niveles de cobertura en la vegetación establecida sería también un mecanismo determinante para la invasión en estos pastizales (Anderson y Briske, 1995). Se ha observado que las plántulas de gramíneas de baja palatabilidad requieren de micrositios libres de competencia para establecerse (Badgery *et al.*, 2008a; Moretto y Distel, 1998). De manera complementaria, el tamaño pequeño de las semillas (<1,5 mm), la facilidad con la que se desprenden de la inflorescencia y son transportadas por el viento, conjuntamente con una alta producción de semillas por panoja (Campbell, 1982), determinarían una gran capacidad de dispersión y representatividad de *N. trichotoma* en la composición del banco de semillas del suelo (Taylor, 1987).

El mecanismo de escape al pastoreo a través del alto contenido de fibras y de lignina en las hojas permite a las especies menos palatables acumular material senescente, reduciendo aún más su valor nutricional (Moretto y Distel, 1999). En este contexto, una práctica común es la aplicación de quemas con el fin de eliminar el material senescente y aprovechar los rebrotes ricos en proteínas y minerales, lo que aumenta su palatabilidad (DeBano *et al.*, 1998). Sin embargo, Distel *et al.*, (2005) encontraron para especies poco palatables del género *Nassella* una rápida acumulación de fibra y lignina en sus hojas, lo que les permitiría evitar el pastoreo desde una etapa temprana de rebrote, antes de entrar en etapa reproductiva. Esto implicaría una afectación en la producción de propágulos de manera diferencial a las especies más palatables del pastizal que son defoliadas durante un período de tiempo más prolongado (Laca *et al.*, 2001).

En base a los antecedentes descriptos, el objetivo general de esta tesis es contribuir al entendimiento del proceso de invasión de *N. trichotoma* en el pastizal serrano del Sistema

de *Ventania* a través del análisis de las características y requerimientos de esta especie en los distintos estadios de su ciclo de vida, y de la influencia del pastoreo sobre las relaciones de competencia interespecífica, con el fin de aportar al conocimiento y a la restauración y manejo del pastizal.

1.4 Hipótesis y Objetivos

La hipótesis general es que *N. trichotoma* presenta características en todo su ciclo de crecimiento que explican su comportamiento invasor, y que la selectividad ejercida por el ganado juega un rol importante en el aumento de la abundancia de esta especie. Las hipótesis específicas en las cuales se basaron los experimentos implementados fueron las siguientes:

1. *Nassella trichotoma* presenta una relativamente elevada densidad de semillas en el banco del suelo, con escasa variabilidad espacial.
2. El establecimiento de plántulas de *N. trichotoma* requiere de micrositios con menor competencia de la vegetación establecida (por la identidad de la especie dominante en el parche o por nivel de defoliación), en comparación con el requerimiento de una gramínea palatable (*Chascolytrum subaristatum*).
3. Las defoliaciones selectivas sobre gramíneas palatables de la comunidad de pastizal creciendo en competencia aparente con individuos de *N. trichotoma* no defoliados reducen la habilidad competitiva de las primeras, favoreciendo a *N. trichotoma* en la competencia interespecífica.
4. *Nassella trichotoma* y *C. subaristatum* presentan igual tolerancia a la defoliación.
5. Individuos de *N. trichotoma* defoliados acumulan una mayor concentración de proteína y menor de fibra al final del ciclo de crecimiento que individuos no defoliados. Al mismo tiempo, una intensidad de defoliación alta atenúa la reducción del contenido de proteína y el incremento del contenido de fibra con el avance del desarrollo de esta especie a lo largo del ciclo anual de crecimiento.

Como consecuencia se propusieron los siguientes objetivos específicos:

1. Cuantificar y describir el patrón de distribución espacial de la densidad de propágulos de *N. trichotoma* en el banco de semillas del suelo, en áreas con diferente nivel de invasión de la especie.
2. Evaluar el reclutamiento de plántulas de *N. trichotoma* y de *Chascolytrum subaristatum* (gramínea palatable) en micrositios ubicados en parches de vegetación dominados por una u otra especie, bajo distintas intensidades de defoliación, en el sitio de pastizal serrano de Ventania.

3. Determinar las relaciones de competencia entre *N. trichotoma* y especies palatables del pastizal serrano bajo distintos niveles de frecuencia, intensidad y selectividad de defoliaciones (mecanismo de competencia directa y aparente).
4. Evaluar la productividad de biomasa aérea de *N. trichotoma* y de *C. subaristatum* bajo distintos niveles de intensidad y frecuencia de defoliaciones (mecanismo de tolerancia).
5. Determinar la concentración de proteína y de fibra en los tejidos foliares de *N. trichotoma* (1) al final del ciclo de crecimiento en plantas sometidas a distintos niveles de defoliación, y (2) y en cada momento de defoliación en plantas sometidas a alta y a baja intensidad de defoliación.

1.5 Área de Estudio

El sitio de estudio elegido para el desarrollo de la presente tesis se encuentra en la estancia Funke (38°8'48,5"S, 62°5'27,6"O), perteneciente a la fundación homónima. El establecimiento cuenta con un total de 12.899 ha destinadas tanto al uso agrícola como ganadero, y se encuentra ubicado en los valles interserranos del Sistema de Ventania. El sitio de estudio pertenece al ambiente de "piedemonte", en la toposecuencia lomada-llanura de inundación (González Uriarte, 2002).

1.5.1 Geología y Suelo

El área de estudio está constituida principalmente por rocas devónicas de la Serie Ventana, fuertemente plegadas (Harrington, 1947). Los conglomerados rojos terciarios aparecen principalmente adosados a la parte inferior de los cerros más altos entre los 480-850 msnm. El área está caracterizada por una divisoria principal de aguas de dirección NO-SE donde se localizan de sur a norte los cerros más altos: Cerro Tres Picos (1243 msnm), Cerro Napostá (1110 msnm), Cerro de la Ventana (1134 msnm) y Cerro Destierro I (1172 msnm). Sobre este eje principal se encuentran divisorias secundarias de aguas, más o menos perpendiculares a este eje. Sobre la roca consolidada de las cumbres y pendientes serranas se han depositado materiales de origen eólico, formando un manto de espesor variable (Vargas Gil y Scoppa, 1973). Surgen en el área numerosos afloramientos rocosos de dos maneras: como pequeñas unidades discretas dispersas entre los suelos serranos o como áreas de dimensiones considerables en cumbres y faldeos. De acuerdo a Cappannini *et al.* (1971) los suelos han sido descritos como Hapludol o Argiudol lítico. Los perfiles descritos en la zona (Frangi *et al.*, 1980; Cappannini *et al.*, 1971) permiten reconocer suelos con distintas características del espesor, horizontes, rocas de base y propiedades físico-químicas derivadas. De acuerdo a Frangi *et al.* (1980) los suelos de los valles pedemontanos estudiados en este trabajo son suelos someros, bien drenados, y con una media a elevada capacidad de retención de agua. Las texturas son medias a finas, casi siempre con gravillas en los horizontes subsuperficiales, de colores oscuros y bien estructurados. En las zonas cercanas a pajonales los suelos alcanzan profundidades cercanas a 1 metro con altos contenidos de arcilla. La materia orgánica en los horizontes superficiales es superior al 7%. A su vez, son suelos con altos contenidos de nitrógeno, desprovistos de calcáreo y con alta capacidad de intercambio catiónico.

1.5.2 Clima

El clima de la región es templado, subhúmedo. La temperatura media anual del aire de 14°C y el promedio anual de precipitaciones 800 mm (Burgos, 1971). La circulación general de la atmósfera en la provincia de Buenos Aires sigue la dirección NE-SO, perpendicular al sistema serrano. Los vientos fríos predominan por sobre los cálidos, siendo éstos más frecuentes durante el verano. Los sistemas orográficos bonaerenses son poco efectivos como condensadores de humedad por su mediana altitud (Burgos, 1971). Sin embargo, las pendientes pronunciadas y la evapotranspiración reducida por bajas temperaturas favorecen el escurrimiento rápido y la formación de corrientes superficiales (Kristensen y Frangi, 2015). No obstante, el Sistema de Ventania provoca un efecto de enfriamiento regional, los inviernos son más fríos y el riesgo de heladas se proyecta hasta fines de primavera (Burgos, 1971). La mayor humedad se registra en las zonas interserranas. Las precipitaciones disminuyen al O y S de la cadena montañosa. Los valores de precipitación media anual varían entre 500 y 800 mm, siendo la primavera y parte del verano las épocas más lluviosas. Sin embargo, las altas temperaturas del verano aumentan la evapotranspiración y determinan una mayor necesidad de agua, mostrando un déficit hídrico en esta época (Frangi *et al.*, 1980). Así, para la vegetación aparecen dos períodos críticos: el invierno frío con escasas precipitaciones y el verano seco (Frangi *et al.*, 1980).

1.5.3 Vegetación

La flora del sitio de estudio corresponde al distrito Pampeano Austral, dentro de la Provincia Fitogeográfica Pampeana (Cabrera, 1971). La vegetación dominante es la pseudoestepa gramínea dominada por especies de los géneros *Nassella*, *Piptochaetium*, *Melica*, *Briza* y *Danthonia*, siendo las especies más abundantes *Nassella neesiana*, *N. trichotoma*, *Piptochaetium medium*, *P. montevidense* y *Poa ligularis* (Oyarzabal *et al.*, 2018). En ausencia de pastoreo de grandes herbívoros los ambientes de pie de monte se caracterizan por un pastizal dominado por especies como *Piptochaetium hackelii*, *P. napostaense*, *Nassella bonariensis* y *Chascolytrum subaristatum*, entre otras (Frangi y Bottino, 1995). El desarrollo de los pastos depende de la profundidad del suelo, pudiendo llegar a los 50-60 cm o más de altura, formando un tapiz herbáceo denso. En los bordes de los cursos de agua y en lugares de suelos profundos, húmedos, que suelen saturarse durante los períodos lluviosos, se encuentran zonas extensas dominadas por paja colorada

(*Paspalum quadrifarium*) y cortadera (*Cortaderia selloana*) (Oyarzabal *et al.*, 2018). Estos pajonales alcanzan hasta un metro de altura en estado vegetativo, y se encuentran dominados por paja colorada, con un 80 % de cobertura, y con una muy baja riqueza específica (Frangi y Bottino, 1995). La productividad primaria neta puede alcanzar alrededor de 500 g m⁻², aunque esto varía conjuntamente con la precipitación media anual (Perez y Frangi, 2007).

1.5.4 Área de muestreo

El trabajo se llevó a cabo en el establecimiento de la Fundación Funke (38°8'48,5"S, 62°5'27,6"O), ubicado en el sistema de serranías de Ventania al centro-este de Argentina (Figura 1.1). El sitio pertenece al ambiente de piedemonte, en una toposecuencia de loma-llanura de inundación (González Uriarte, 2002). El suelo del sitio posee altos contenidos de materia orgánica (6.94 %), Nitrógeno total (0.321%) y Fósforo extraíble (24.8 ppm), y un pH ligeramente ácido (6.4) (LANAIS, 2016). El clima es templado y sub-húmedo con lluvias concentradas en primavera y verano. Durante los años de estudio (2016 y 2017) las lluvias se registraron en el mismo sitio de estudio (Bolsa de Cereales de Bahía Blanca, Argentina). Los valores de precipitación anual fueron 773 y 727 mm para el año 2016 y el año 2017, respectivamente.

Los muestreos mencionados en esta tesis se llevaron a cabo en una clausura al pastoreo de 80 x 50 m dentro de un área pastoreada por ganado vacuno. La clausura fue establecida en la primavera de 2015 (noviembre). En dicho momento se realizó un relevamiento de la vegetación y las especies con cobertura mayor al 10% fueron: *N. neesiana* (43,8%), *C. subaristatum* (36,4%), *N. trichotoma* (18%) y *P. medium* (11,6%).

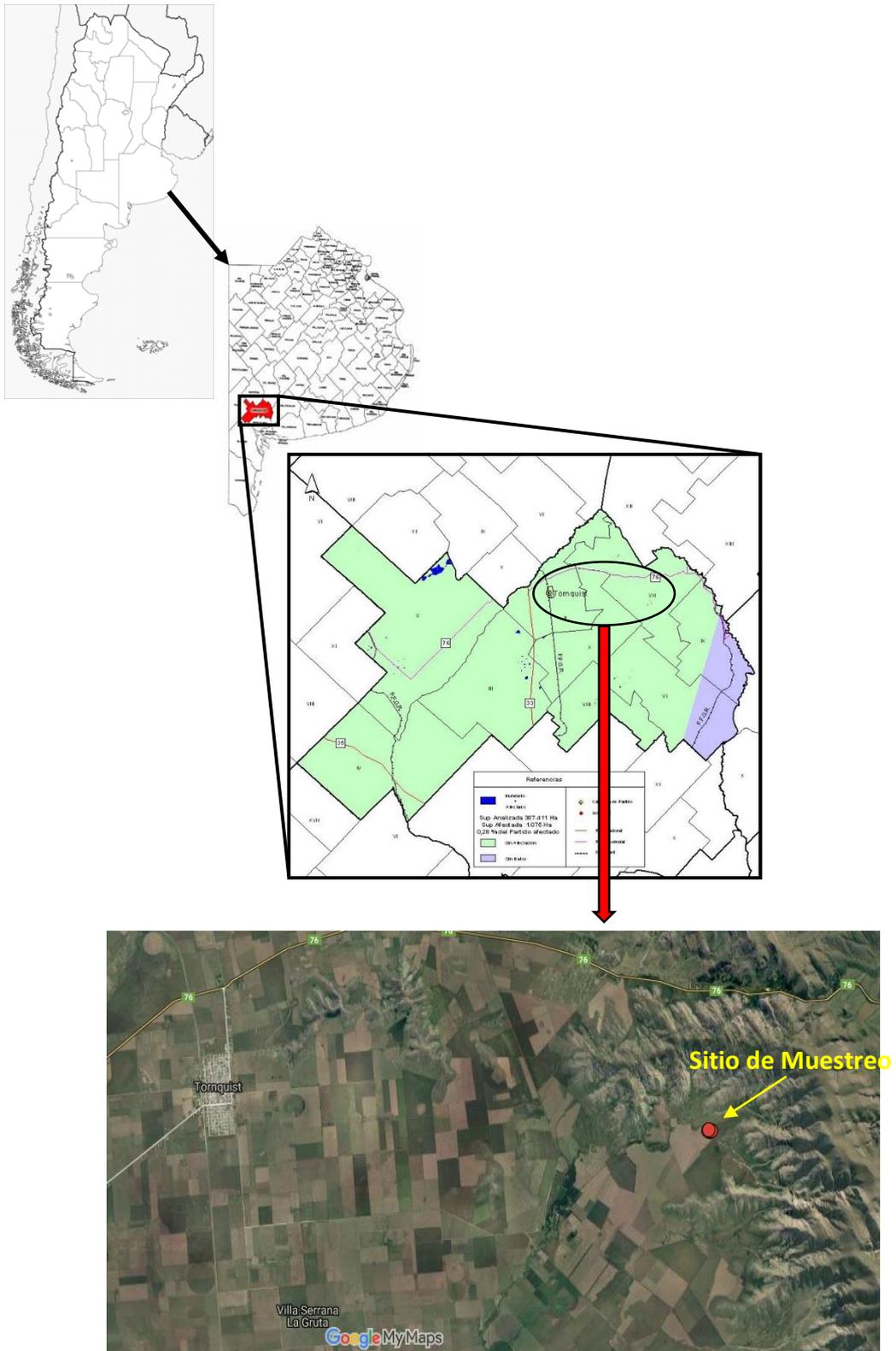


Figura 1.1 ubicación del establecimiento Fundación Funke y del sitio de muestreo.

Capítulo 2

Densidad y variabilidad espacial del banco de semillas de *Nassella trichotoma*, y su relación con la densidad de individuos adultos establecidos

2.1 Introducción

La reproducción sexual es fundamental para el mantenimiento y la persistencia de especies en muchas comunidades vegetales (Fenner y Thompson, 2005; Thompson, 2000). La dinámica de este proceso comprende la producción, dispersión y germinación exitosa de semillas, y el establecimiento de plántulas. La existencia de un banco de semillas posibilita la recuperación y la restauración de las comunidades ante la ocurrencia de disturbios que afectan a los individuos adultos (p.ej.: fuego, pastoreo, labranza) (Edwards y Crawley, 1999). Al mismo tiempo, estos disturbios alteran la cantidad y diversidad de semillas que ingresan al suelo y que forman parte del banco (Osem *et al.*, 2006).

La herbivoría en general, y el pastoreo por parte del ganado doméstico en particular, son disturbios que afectan la producción de semillas en las comunidades vegetales alrededor del mundo, especialmente los pastizales naturales utilizados para la actividad ganadera (Beeton y Page, 2011; Osem *et al.*, 2006). Este hecho es de vital importancia, dado que muchos pastizales persisten e incorporan nuevos individuos por medio de la reproducción sexual. Existe evidencia de que el ganado doméstico puede disminuir la producción de semillas de algunas especies, principalmente de aquellas de carácter palatable que al ser defoliadas ven comprometida la disponibilidad de recursos que pueden destinar a la reproducción (Jutila, 1998; Ortega *et al.*, 1997). En esta misma línea, el ganado doméstico puede incrementar la producción de semillas de las especies que evitan el pastoreo (especies no palatables), relajando la competencia ejercida por especies palatables que generalmente son mejores competidoras que las no palatables (Russi *et al.*, 1992; Loydi *et al.*, 2012b). De esta manera, el pastoreo por ganado doméstico puede alterar la densidad y diversidad del banco de semillas del suelo, y la variación espacial del mismo (Marco y Páez, 2000).

El conocimiento de la variación espacial de la densidad de semillas del banco, y su relación con la comunidad de especies establecidas es fundamental para predecir la dinámica de recuperación de los pastizales naturales en respuesta a distintos disturbios y establecer su estado de conservación (Bertiller, 1996; Cabin y Marshall, 2014). Por

ejemplo, se esperaría que ante la ocurrencia de un disturbio dentro de la vegetación establecida con la generación de espacios libres de competencia y un incremento en la disponibilidad de recursos, una especie perenne no preferida por el ganado, abundante en el banco de semillas del suelo y con escasa variabilidad espacial sea beneficiada, germinando y estableciéndose rápidamente (Levin, 1990). Con el agravante de que, dependiendo de factores como la historia evolutiva del pastoreo en la comunidad considerada y las características del disturbio (como intensidad o frecuencia), los cambios de estado de la comunidad puedan llegar a ser irreversibles (Briske *et al.*, 2005).

En el caso de los pastizales de la región central de nuestro país, se ha dado un reemplazo de especies con cambios en la dominancia (Barrera y Frangi, 1997). Las comunidades prístinas dominadas por especies de pastos palatables antes del asentamiento europeo, han sido reemplazadas en distinto grado dependiendo de la historia del pastoreo, por especies no palatables y de menor calidad forrajera como *N. trichotoma* (Distel, 2016; Llorens, 1995). Si bien esta especie es nativa en estos pastizales, el aumento de su representatividad en la composición florística constituye un inconveniente ya que disminuye la receptividad ganadera de los pastizales (Kemp *et al.*, 1996). Especialmente en pastizales como los del sistema serrano de Ventania, que por su baja profundidad del suelo y abundantes afloramientos rocosos, son destinados exclusivamente para la cría de ganado, dada la imposibilidad de laboreo sobre los mismos (Kristensen y Frangi, 2015). Esto último es relevante ya que obstaculiza la erradicación de *N. trichotoma* por medios mecánicos (Viljoen, 1999).

N. trichotoma produce un gran número de semillas pequeñas y fácilmente transportadas por el viento (Healy, 1945), y forma un banco de semillas permanente en el suelo que puede mantenerse viable por hasta 20 años (Campbell, 1982; Westbrooks y Cross, 1993). Joubert *et al.* (1984) reportaron para pastizales sudafricanos, una alta representatividad de *N. trichotoma* en el banco de semillas del suelo (en promedio 50.000 semillas/m²), independientemente del grado de representatividad de la misma en la comunidad de individuos adultos establecidos. Estos antecedentes son importantes dado que sugieren que la ausencia de *N. trichotoma* en un parche de vegetación no implicaría su inexistencia en el banco de semillas del suelo. Por lo tanto, la sola implementación de estrategias de manejo destinadas a la erradicación o control de la especie por medio de la remoción de individuos adultos (p.ej.: herbicidas, quemas controladas, extracción manual) no sería suficiente. Existiría así un riesgo de reclutamiento de individuos desde el banco de

semillas, incluso en pastizales que no presentan un alto nivel de invasión de esta especie. Es decir, donde su representatividad en la comunidad de individuos adultos es baja. Si bien existen antecedentes en otros lugares del mundo que describen aspectos ecológicos de *N. trichotoma* en el banco de semillas del suelo y su relación con diferentes grados de invasibilidad de las comunidades (e.g: Badgery *et al.*, 2008b; Joubert, 1984; Kriticos *et al.*, 2004), la información en su rango nativo de distribución es escasa.

En base a estos antecedentes, las hipótesis de trabajo propuestas son que *N. trichotoma* presenta una relativamente elevada densidad de semillas en el banco del suelo, una escasa variabilidad de la distribución horizontal-espacial y una ausencia de variabilidad estacional de la misma. Los objetivos que derivan de las hipótesis de trabajo fueron: cuantificar la densidad de semillas de *N. trichotoma*, describir su patrón de distribución horizontal-espacial, como así también conocer su variación estacional en el banco de semillas del suelo, en áreas con diferente nivel de invasión de la especie.

2.2 Materiales y Métodos

2.2.1 Diseño del muestreo

Con el fin de caracterizar la variabilidad espacial-horizontal y estacional de la densidad de *N. trichotoma* en el banco de semillas del suelo, se realizaron muestreos en el área clausurada al pastoreo del ganado vacuno (80 x 50 m). Ésta fue emplazada en el sitio de estudio en noviembre de 2015 correspondiente al Establecimiento Funke. Los muestreos se realizaron durante los meses de marzo, agosto y diciembre de 2016. Estas fechas fueron elegidas en base al ciclo de vida otoño-invierno-primaveral de *N. trichotoma* reflejando:

- Marzo: la densidad de semillas antes del pico germinación a fines de verano/inicio del otoño. Y luego de la alternancia de temperaturas y lluvias, típicas de la época estival.
- Agosto: la densidad de semillas luego del pulso de germinación otoñal y antes de la floración e ingreso de nuevas semillas al banco.
- Diciembre: principios de verano, momento en el cual los individuos adultos dispersan sus semillas.

Dentro de la clausura se marcaron al azar transectas permanentes (n=10) de 10 m de longitud. Sobre cada transecta, y a intervalos regulares de 1 metro, se ubicaron parcelas

de 20 x 50 cm para medir la cobertura de individuos en pie de *N. trichotoma* (Daubenmire 1959), y adyacente a las mismas se tomaron las muestras de suelo para el análisis de banco de semillas (N = 100). Cada muestra se extrajo con un muestreador de 3 cm de diámetro y 7 cm de profundidad, comprendiendo un volumen de suelo de 49.5 cm³. Una vez obtenidas, las muestras fueron llevadas al laboratorio donde fueron secadas al aire durante 20 días. Posteriormente se determinó la fracción germinable del banco de semillas del suelo por el método de emergencia directa (Roberts, 1981). Para ello las muestras fueron esparcidas en bandejas de plástico de (15 x 25 cm) de 3 centímetros de profundidad, sobre una capa de arena esterilizada de 1 cm para favorecer el drenaje (Ernst *et al.*, 2017). Las bandejas debidamente rotuladas fueron dispuestas al azar en invernáculo, a condiciones ambientales de temperatura diurna/nocturna de 20/14° C, a luz natural y una humedad del aire promedio de 17% (Dataloger Meteorológico Sinometer Modelo Ws3101). Las bandejas fueron regadas regularmente. Una vez germinadas, las plántulas de *N. trichotoma* fueron identificadas, contabilizadas y removidas conjuntamente con plántulas de otras especies, para reducir la competencia y favorecer la mayor cantidad de germinación posible. La contabilización duró aproximadamente 16 semanas para cada una de las fechas de muestreo.

En las distintas fechas de muestreo se obtuvieron valores de cobertura porcentual y densidad de individuos establecidos de *N. trichotoma*, y densidad total de semillas de *N. trichotoma* (expresados como número de semillas m⁻²). La cobertura porcentual y la densidad de individuos en la vegetación establecida fue utilizada como estimador del grado de invasión de *N. trichotoma* a lo largo de las transectas.

Análisis estadístico

Se analizó la densidad total de *N. trichotoma* en el banco de semillas para las tres fechas de muestreo en el pastizal serrano por medio de un ANOVA de una vía, utilizando el test de Tukey y el Kruskal-Wallis ($p < 0,05$) como prueba de comparación de medias (Di Rienzo *et al.*, 2018). La relación entre la variabilidad de *N. trichotoma* en el banco de semillas del suelo y su representatividad en la vegetación establecida se analizó por medio de análisis de regresión lineal y/o polinómica (Zar, 1999). Previo a ellos, y para cumplir con los supuestos del análisis, se transformaron los datos de cobertura al arcoseno de la raíz cuadrada y los de densidad de individuos al Ln(x+1), excepto en el test de Kruskal-Wallis que es del tipo no paramétrico. En todos los análisis se utilizó el paquete estadístico Infostat en su versión 2018 (Di Rienzo *et al.*, 2018).

2.3 Resultados

En términos absolutos los valores de densidad de semillas de *N. trichotoma* comprendieron medias de entre $282,94 \pm 66,7$ semillas m^{-2} para el mes de diciembre y de $2390,6 \pm 336,24$ semillas m^{-2} para el mes de marzo. Los valores de marzo fueron significativamente mayores a los de las demás fechas ($p < 0,05$; Figura 2.1).

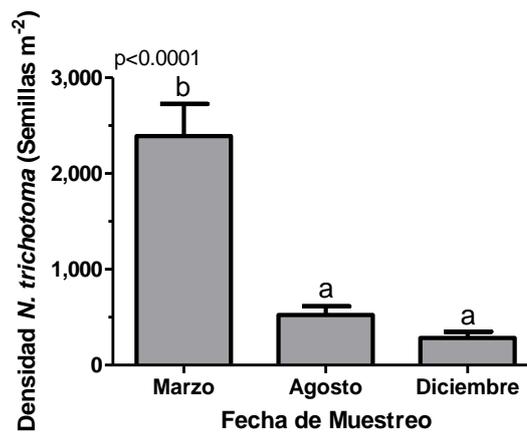


Figura 2.1 Densidad de *Nassella trichotoma* (semillas m^{-2}) en los meses de muestreo: marzo, agosto y diciembre de 2016. Letras distintas indican diferencias significativas entre las medias de las fechas de muestreo.

La densidad de semillas de *N. trichotoma* no varió al variar la cobertura de individuos de la misma especie en ninguna de las fechas analizadas (Figuras 2.2a, b y c). Por otro lado, la densidad de semillas de *N. trichotoma* disminuyó significativamente con mayores valores de densidad de individuos establecidos de la misma ($individuos\ m^{-2}$) sólo en la fecha de muestreo de marzo (Figura 2.2d). En el resto de las fechas evaluadas no hubo variaciones en la densidad de semillas del suelo (Figuras 2.2e y f).

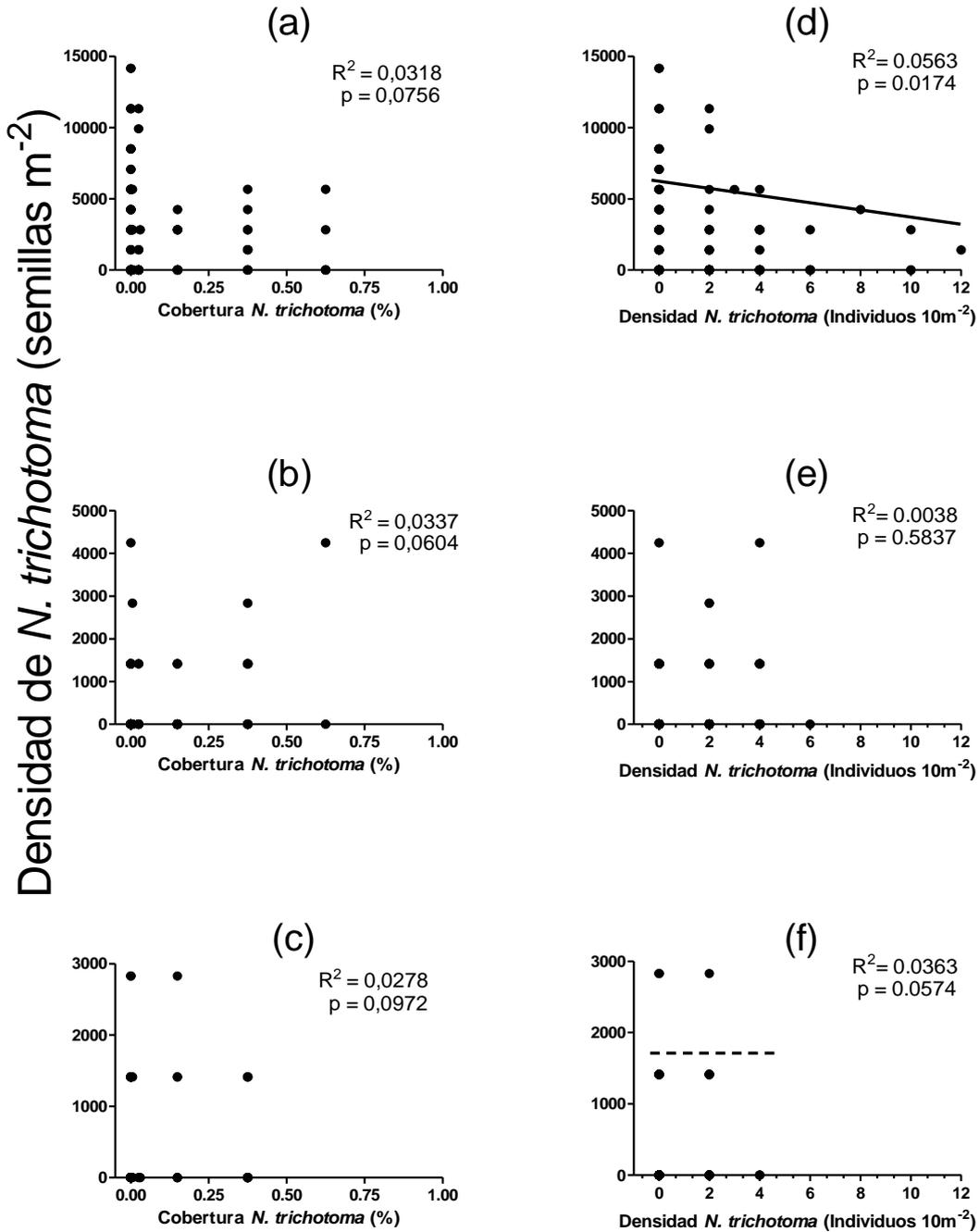


Figura 2.2 Relación de la densidad de semillas de *N. trichotoma* (número de semillas m⁻²) con la cobertura de individuos establecidos de *N. trichotoma* (%) (izquierda) y la densidad (derecha) de individuos establecidos de *N. trichotoma* en los meses de marzo (a y d), agosto (b y e) y diciembre (c y f). Las líneas continuas y discontinuas indican resultados significativos o marginalmente significativos de la regresión, respectivamente. Se detalla el coeficiente de determinación (R²) y la probabilidad de error de la curva de regresión (p).

2.4 Discusión

Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis de que *N. trichotoma* presenta una relativamente elevada densidad de semillas en el banco del suelo, con escasa variabilidad espacial. La densidad de semillas de *N. trichotoma* en el banco del pastizal de las sierras de Ventania, comprendió un rango de valores similar a los reportados por otros autores para una comunidad del mismo sistema serrano y cuya composición florística en pie era similar (Loydi *et al.*, 2012b). Estos autores reportaron valores de densidad comprendidos entre 254,64 y 4329,01 semillas m⁻². Los valores más bajos correspondieron a una comunidad sometida a sobrepastoreo, con una cobertura de individuos establecidos de *N. trichotoma* de 0,93%. Mientras que el valor máximo correspondió a una comunidad que había sido clausurada al pastoreo por 12 años, y cuya cobertura de individuos establecidos de *N. trichotoma* fue de 11,3%. Loydi *et al.* (2012b) obtuvieron estos valores, por medio del método de tamización en húmedo que tiene en cuenta tanto la fracción viable, como las semillas dañadas y/o en estado de dormición (Eriksson y Eriksson, 1997). Por lo tanto, podríamos concluir que el método de germinación directa utilizado en esta tesis no subestimó los valores de densidad de semillas de *N. trichotoma*, dado que ambos métodos mostraron rangos de valores similares.

Otros autores, reportaron un rango de densidad similar para pastizales del Distrito del Caldenal por ejemplo: Ernst *et al.* (2015); Martin *et al.* (2019). Mientras que Morici *et al.* (2009) reportaron un rango de valores que iban desde las 9275,1 a 16665,5 semillas de *N. trichotoma* m⁻², en comunidades dominadas por especies forrajeras y no forrajeras (en su mayoría *N. trichotoma*), respectivamente. Este último es similar a lo encontrado en un pastizal de la pampa austral, de composición florística (flechillal) semejante a la del pastizal serrano (A. García, CERZOS, datos no publicados).

Los resultados no concuerdan con los encontrados en pastizales fuera del rango de distribución nativo de *N. trichotoma*, donde se han reportado valores de hasta 50.000 semillas m⁻². Estos valores fueron encontrados en Australia, en sitios con condiciones ambientales contrastantes, distintas historias de uso, y un rango amplio de cobertura y densidad de individuos adultos de *N. trichotoma* (Badger *et al.*, 2008b; Joubert, 1984; Kemp *et al.*, 1996). Estos valores mayores de densidad de semillas de *N. trichotoma* en el rango de invasión podrían deberse al comportamiento como maleza de la especie en estos sitios, donde distintas condiciones podrían potenciar su reproducción, tales como la falta de competidores o la ausencia de enemigos naturales (Callaway *et al.*, 2004).

Los resultados encontrados aquí muestran una clara variación a lo largo del año. Los valores de densidad de semillas de *N. trichotoma* fueron mayores en términos absolutos en el mes de marzo, lo que coincide con el final del verano, antes de la ocurrencia de las condiciones adecuadas para la germinación de las gramíneas otoño-invierno-primaverales (Fenner y Thompson, 2005; Moretto y Distel, 1998). Como puede observarse, también en términos absolutos, la densidad de semillas de *N. trichotoma* fue menor en la última fecha de muestreo (Figuras 2.2 c y 2.2f). Esto podría estar explicado por una falta de liberación de semillas por parte de los individuos establecidos de *N. trichotoma* antes de la realización del muestreo en el mes de diciembre.

El registro de una menor densidad de semillas de *N. trichotoma* en los meses de agosto y diciembre no se debería a la ocurrencia de un mecanismo de dormición en esta especie. Las condiciones de invernáculo usadas para el método de germinación fueron similares a las requeridas por esta especie para romper la dormición (Humphries *et al.* 2018). Además, Loydi *et al.* (2012b) reportaron un rango similar de densidad de semillas estimado por el método de tamización en húmedo. Por ende, podría inferirse que la formación de un banco de semillas permanente no jugaría un rol importante para esta especie en su rango nativo, en consonancia con lo reportado por otros autores para especies de gramíneas perennes (Bertiller, 1996; Busso y Bonvissuto, 2009). Por otro lado, la menor densidad observada en diciembre podría explicarse por la ocurrencia de una pérdida de semillas antes de la liberación de las mismas por parte de las plantas adultas (relacionado al desprendimiento y transporte de las panojas por el viento) o posterior a que las semillas alcanzaran el suelo e ingresaran al banco de semillas. Esto último puede ocurrir, por predación, enfermedades o remoción física por animales. En sitios de pastizal en North Canterbury, Nueva Zelanda, Lusk *et al.* (2008) reportaron, según un modelo calibrado con datos de campo, que el 95% de las semillas de una población de *N. trichotoma* se perderían previo a su liberación, ya sea por acción de granívoros, enfermedades o arrastre del viento. Según este modelo, del 5% de las semillas que llegan al suelo, el 2,4% de las semillas se perdería y solo el 2,6% de las semillas producidas ingresarían al banco de semillas del suelo. Factores como el tamaño pequeño de las semillas (<1.5mm) y la tenencia de una arista geniculada, podrían favorecer tanto el transporte por parte del viento como por animales (Westbrooks y Cross, 1993). Por otro lado, un tamaño pequeño se relaciona con una mayor susceptibilidad a ser consumida por granívoros (Osem *et al.* 2006; Westoby *et al.* 1996).

La falta de correspondencia entre la densidad de *N. trichotoma* en el banco de semillas y la vegetación establecida, podría deberse al mecanismo de reproducción que presenta esta especie: panojas que son desprendidas y transportadas fácilmente por el viento (Badgery *et al.*, 2008b). Healy (1945) reportó haber encontrado panojas de *N. trichotoma* a 16 km del lugar de donde se encontraban los individuos que las habían producido. Esto podría estar explicando la falta de correspondencia entre la densidad de individuos establecidos y la densidad de semillas en el suelo, observada en marzo (Figura 2.2d). Esta estrategia de transporte, sumado a la producción de un gran número de semillas por planta (entre 8.800 y 16.600 semillas individuo⁻¹ año⁻¹; Badgery *et al.*, 2008), le permitiría a las plantas adultas dispersar sus semillas lejos de sí mismas. Como así también, disminuir la competencia intraespecífica y el riesgo de exposición a disturbios que afecten su reproducción, aumentando las probabilidades de encontrar sitios seguros para germinar y establecerse (Taylor 1987; Grime 1979). Sin embargo, el patrón observado debe ser tomado con precaución, puesto que, si bien la regresión lineal para el mes de marzo resultó estadísticamente significativa, el coeficiente de determinación fue bajo (Figura 2.2d).

Implicancias

A pesar de que este estudio comprendió un rango de tiempo corto, la información recabada es relevante dada la falta de datos sobre el comportamiento de *N. trichotoma* en su ambiente original. En términos prácticos, la información obtenida representa un antecedente importante de la dinámica del comportamiento de esta especie tanto en el banco de semillas como en la población establecida. Los resultados sugieren que el incremento de la representatividad de *N. trichotoma* en la composición florística de las comunidades del pastizal serrano, estaría relacionada a una disponibilidad suficiente de semillas en el banco del suelo, a la escasa variabilidad espacial del banco de semillas, y a la disponibilidad de micrositios seguros para el establecimiento de plántulas (tema tratado en el Capítulo 3 de la tesis). Prácticas de manejo como pastoreo continuo e intenso, con una fuerte presión de selección sobre las especies más palatables del pastizal e impacto mecánico (pisoteo), disminuirían la cobertura del pastizal y crearían micrositios con bajos niveles de competencia favorables para el reclutamiento de plántulas de *N. trichotoma* (Badgery *et al.*, 2008b). Así, el mantenimiento de una alta cobertura de especies deseables tendría un papel importante en la prevención del establecimiento de *N. trichotoma* en las comunidades del pastizal serrano del Sistema de Ventania.

Capítulo 3

Efecto de la competencia ejercida por la vegetación establecida sobre el reclutamiento de *Nassella trichotoma*

3.1 Introducción

El reclutamiento de plántulas es un proceso fundamental para poblaciones vegetales que se regeneran a partir de semillas (Edwards y Crawley, 1999b; Grubb, 1977). El éxito de este proceso depende de la existencia de semillas y de micrositios que presenten un ambiente favorable para la germinación, la supervivencia y el crecimiento de las plántulas (Rees *et al.*, 2001). En las comunidades de pastizal, el pastoreo puede modificar ambas condiciones, y alterar el patrón de reclutamiento de nuevos individuos (Aguilera y Lauenroth, 1993; Gibson, 2009; McIntyre *et al.*, 1995; Sala *et al.*, 1986). Los mecanismos subyacentes al efecto del pastoreo son el disturbio de la vegetación establecida (reducción del área basal, densidad y biomasa aérea y subterránea) y la modificación del número y composición específica de semillas germinables que ingresan al suelo (Moore y Elmendorf, 2006; Wu *et al.*, 2011).

Las gramíneas palatables y no palatables comúnmente coexisten en pastizales pastoreados. Las primeras debido a la capacidad de regeneración después de la defoliación, y las segundas a través del desarrollo de defensas (compuestos químicos y defensas físicas, por ejemplo esclerénquima) que disuaden a los herbívoros (Anderson y Briske, 1995; Loehle, 1996). Debido a la compensación entre crecimiento y defensa, se infirió una correlación positiva entre palatabilidad y capacidad competitiva (Skogsmyr *et al.* 1992; Hanley *et al.* 2007), y se demostró en individuos adultos (Moretto y Distel, 1997; Saint Pierre *et al.*, 2004). Por lo tanto, si las plántulas se comportaran de manera similar a los adultos, en términos de inversión en crecimiento o defensa, se debe esperar una mayor capacidad competitiva en plántulas de gramíneas palatables que no palatables. Sin embargo, la asignación a defensas puede cambiar a lo largo de la ontogenia de las plantas (Barton y Koricheva, 2010; Boege y Marquis, 2005). Las rápidas tasas de crecimiento de las plántulas son esenciales para el reclutamiento exitoso, particularmente en comunidades con altos valores de cobertura de individuos adultos (Berendse y Elberse, 1990). Además, el desarrollo limitado de las estructuras aéreas y subterráneas de las plántulas, restringe la adquisición y la asignación de recursos para defensa (Herms y

Mattson, 1992). En consecuencia, la capacidad competitiva reducida de las gramíneas no palatables en la etapa madura puede no necesariamente ocurrir en la etapa de plántulas.

En ambientes con historia prolongada de pastoreo por grandes herbívoros, las plantas han desarrollado mecanismos de tolerancia y/o evitación a la defoliación (Anderson y Briske, 1995; Loehle, 1996). La tolerancia se relaciona con la capacidad de rebrote post-defoliación y alta palatabilidad del forraje, mientras que la evitación con estructuras vegetales y compuestos químicos secundarios que reducen la tasa de crecimiento y desalientan la defoliación porque disminuyen la palatabilidad. Ambos tipos de respuesta a la defoliación determinan diferencias en la habilidad competitiva entre las especies en estado adulto (Skogsmyr *et al.* 1992; Hanley *et al.* 2007), que a su vez podrían explicar diferencias en la dinámica de reclutamiento de las plantas en los estadios juveniles. De ser así, cabría esperar que el reclutamiento de gramíneas no palatables requiera de ambientes menos competitivos en comparación con gramíneas palatables, lo cual dependerá de la identidad de la vegetación establecida y de la intensidad de defoliación a la cual esta es sometida.

En los pastizales de la región central de Argentina utilizados para el pastoreo de ganado vacuno, comúnmente se observa la invasión de gramíneas no palatables (Distel y Boó, 1996; Llorens, 1995). El pastoreo continuo con alta carga animal ha provocado una fuerte presión de pastoreo sobre las gramíneas palatables en beneficio de las no palatables (Moretto y Distel, 1997, 1999). En el caso particular de los pastizales del sistema serrano de Ventania, las comunidades dominadas por gramíneas palatables de los géneros *Piptochaetium*, *Nassella* y *Chascolytrum*, están siendo reemplazadas por comunidades dominadas por gramíneas no palatables (Barrera y Frangi, 1997; de Villalobos y Zalba, 2010), entre las cuales se encuentra *N. trichotoma*. Esta especie posee una serie de características (adaptación a distintos tipos de suelo, baja palatabilidad, abundante producción de semillas fácilmente transportadas por el viento) que favorecen su comportamiento invasor (Campbell, 1982; Westbrooks y Cross, 1993). Si bien algunos aspectos del proceso de invasión de *N. trichotoma* en comunidades de pastizal han sido estudiados en otras partes del mundo (p.ej.: Badgery *et al.*, 2008; Joubert, 1984; Kriticos *et al.*, 2004), en su región de origen, y particularmente en la región Pampeana Austral, se desconoce cómo la identidad de la vegetación establecida y la intensidad de la defoliación afectan el reclutamiento de plántulas de esta especie.

El objetivo de este capítulo fue evaluar el reclutamiento de plántulas de *N. trichotoma* y de *Chascolytrum subaristatum* (gramínea palatable) en micrositios ubicados en parches de vegetación dominados por una u otra especie, bajo distintas intensidades de defoliación, en el sitio de pastizal serrano de Ventania. La hipótesis puesta a prueba es que el establecimiento de plántulas de la gramínea no palatable requiere de micrositios con menor competencia de la vegetación establecida (por la identidad de la especie dominante en el parche o por nivel de defoliación), en comparación con el requerimiento de la gramínea palatable.

3.2 Materiales y Métodos

3.2.1 Diseño experimental

Las especies de estudio son gramíneas perennes de ciclo de crecimiento otoño-invierno-primaveral, de palatabilidad contrastante. *Nassella trichotoma* es no palatable, y su representatividad en los pastizales del sistema serrano de Ventania ha aumentado en presencia del pastoreo vacuno. Por otra parte, *C. subaristatum* es palatable, y constituye una de las especies más conspicuas en el sitio de estudio.

Experimento de campo

El trabajo se llevó a cabo en un área pastoreada del establecimiento Funke, en la cual el ganado doméstico pastorea libremente de forma continua durante los meses de marzo a noviembre de cada año, a intensidades moderadas de pastoreo ($0,067$ animales ha^{-1}) (Ing. Cristian Kleine, encargado del establecimiento Funke, comunicación personal).

El experimento consistió en la cuantificación de la densidad, establecimiento, biomasa y número y largo de la hoja de plántulas de *N. trichotoma* y *C. subaristatum*, en micrositios con distinta intensidad de competencia. Esta última variable estuvo determinada por la identidad de la vegetación establecida en el lugar de emergencia de las plántulas y por el nivel de defoliación de la misma. El factor identidad tuvo dos niveles ($k=2$) representados por *N. trichotoma* o *C. subaristatum*. Por otra parte, el factor defoliación tuvo tres niveles ($k=3$) representados por un control sin defoliación, una defoliación de intensidad baja y una defoliación de intensidad alta. La duración del ensayo comprendió los meses de abril a noviembre de 2017, abarcando un ciclo anual de crecimiento de las especies en estudio y el período en el cual los potreros estudiados son utilizados por el ganado.

A un mes del comienzo del ensayo (marzo) se realizó un muestreo para conocer la densidad de semillas germinables de ambas especies presentes naturalmente en el banco de semillas del suelo. Para ello, en parches de vegetación dominados por *N. trichotoma* o *C. subaristatum* se extrajeron 5 muestras de suelo de 10 cm de diámetro y 5 cm de profundidad (N= 10), que luego fueron llevadas a gabinete donde fueron secadas al aire durante 20 días. Posteriormente, las muestras fueron dispuestas en bandejas de plástico sobre una base de arena para favorecer el drenaje, y regadas regularmente para promover la germinación. La emergencia de ambas especies se registró con una frecuencia semanal, retirando los individuos ya contabilizados. Para las dos especies la densidad de semilla fue similar en los dos tipos de parche de vegetación [parches dominados por *N. trichotoma* ($t=1.21$, $p=0.2941$) y parches dominados por *C. subaristatum* ($t=1.65$, $p=0.1369$)], siendo en promedio de 229 ± 82 semillas m^{-2} para *N. trichotoma* y de 5671 ± 1408 semillas m^{-2} para *C. subaristatum*.

Al comienzo del ensayo (abril) se seleccionaron 30 individuos adultos de *N. trichotoma* y 30 de *C. subaristatum*, en parches de vegetación donde la especie seleccionada era dominante. Los individuos de *N. trichotoma* se encontraban sin pastoreo por la evitación del ganado vacuno, mientras que los individuos de *C. subaristatum* llevaban medio año protegidos del pastoreo para permitir su recuperación previa al inicio del experimento. Las plantas elegidas se protegieron del pastoreo del ganado vacuno presente en el sitio mediante jaulas de alambre tejido de 55 cm de diámetro y 40 cm de alto centradas en cada planta. El resto de la vegetación dentro de cada jaula se mantuvo cortada al ras del suelo durante todo el ensayo con la finalidad de homogenizar la intensidad de competencia más allá de la impuesta por los tratamientos. Bajo el canopeo de cada individuo seleccionado (a 1 cm de la corona), se dispusieron dos subparcelas circulares de 4,5 cm de diámetro. En una de las subparcelas se sembraron 50 semillas de *N. trichotoma* y en las otras 50 semillas de *C. subaristatum*, en abril de 2017. Las semillas utilizadas se recolectaron en el sitio de estudio en diciembre de 2016, e inmediatamente antes de la siembra mostraron un poder germinativo de 72% (*N. trichotoma*) y 78% (*C. subaristatum*). Previo a la siembra se removió cualquier vestigio de vegetación dentro de cada subparcela. La siembra se logró disponiendo las semillas sobre la superficie de la subparcela y cubriéndolas con una capa delgada de suelo. Además, se establecieron 10 parcelas control de suelo desnudo (es decir, sin competencia aérea y con competencia radical reducida) para los dos tipos de parches de vegetación, creados mediante la remoción total de la

vegetación presente en parcelas de 55 cm de diámetro, delimitadas y protegidas con jaulas de alambre tejido. Dentro de cada parcela se dispusieron dos subparcelas circulares de 4,5 cm de diámetro, donde se sembraron de la manera antes descrita 50 semillas de *N. trichotoma* en una y 50 semillas de *C. subaristatum* en la restante.

Luego de la siembra, la planta de cada parcela recibió un corte de limpieza a 5 cm del suelo, y se asignó al azar a cada uno de los tres niveles de defoliación: control sin defoliación, baja intensidad de defoliación, alta intensidad de defoliación. En el tratamiento de intensidad de defoliación baja los individuos mantuvieron una altura mínima de 15 cm y fueron cortados cada vez que sus hojas alcanzaron los 30 cm de altura, mientras que en el tratamiento de intensidad de defoliación alta los individuos mantuvieron una altura mínima de 5 cm y fueron cortados cada vez que sus hojas alcanzaron los 10 cm de altura. De esta manera se intentó simular el pastoreo típico en los pastizales del sistema serrano de Ventania (intensidad de defoliación alta) y un manejo del pastoreo compatible con persistencia y mantenimiento de la productividad de las gramíneas palatables (intensidad de defoliación baja). El experimento contó con un total de 140 parcelas (2 subparcelas x 2 identidades de especies x 3 niveles de defoliación x 10 réplicas por especie y 20 controles).

Posteriormente a la siembra, entre abril y noviembre de 2017 se comenzó a registrar mensualmente la cantidad de plántulas vivas en cada subparcela, lo cual permitió calcular la densidad de plántulas. En noviembre de 2017 se contaron y recolectaron todas las plántulas establecidas. Estas fueron llevadas al laboratorio donde se lavaron y secaron en estufa (72 h 60° C). Posteriormente se pesó la biomasa seca de las plántulas de cada subparcela con balanza de precisión, se contó el número de hojas por plántula, y la longitud de la hoja más larga como estimador de la altura de la plántula. El número de plántulas establecidas correspondió al total de plántulas vivas al final del período experimental.

Experimento en invernáculo

El objetivo de este experimento fue replicar la metodología desarrollada en el experimento de campo, bajo condiciones controladas de invernáculo. Así, se cuantificó la cantidad de plántulas vivas a intervalos mensuales entre junio y noviembre y, al final del ensayo, el número de plántulas establecidas, y biomasa de plántulas de *N. trichotoma*

y *C. subaristatum*. Al igual que en el experimento a campo, los micrositios donde se sembraron las semillas de ambas especies estuvieron ubicados alrededor de plantas adultas de las mismas. La intensidad de competencia en los micrositios varió con la identidad de la especie y con el nivel de defoliación de las mismas, al igual que lo indicado en el experimento a campo.

Los individuos adultos de ambas especies utilizados en el experimento en invernáculo se obtuvieron de la clausura utilizada en el experimento de campo. Una vez en el invernáculo las plantas se homogenizaron por tamaño, y se dispusieron en macetas de 3 litros rellenas con suelo comercial Grow Mix® (características: pH 5-5,8 corregido, materia orgánica 80-85%, capacidad de retención de agua 60%). El total de macetas con un individuo de *N. trichotoma* o de *C. subaristatum* fue de 30 (N=60). Para cada especie las plantas se asignaron de manera aleatoria a uno de los tres niveles del tratamiento de intensidad de defoliación descrito anteriormente (n=10). Asimismo, se dispusieron 20 macetas rellenas con suelo, pero sin presencia de individuo adulto, que se utilizaron como control. En todas las macetas se dispusieron dos subparcelas circulares de 4,5 cm de diámetro. En una de las subparcelas se sembraron 50 semillas de *N. trichotoma* y en la restante 50 semillas de *C. subaristatum*. El experimento duró de junio a noviembre de 2018. Durante el transcurso del experimento se mantuvieron las siguientes condiciones ambientales: temperatura del aire diurna/nocturna de 20/14° C, a luz natural, y una humedad promedio del aire de 17% (Dataloger Meteorológico Sinometer Modelo Ws3101). Las macetas se regaron regularmente para mantener el suelo en condiciones cercanas a la capacidad de campo.

A lo largo del experimento se registró el número de plántulas vivas a intervalos mensuales. El número de plántulas contabilizado en la última fecha de conteo se consideró como estimador del establecimiento de plántulas. Al final del experimento las plántulas se cortaron al ras del suelo y se llevaron al laboratorio, donde se secaron en estufa (72 h 60° C) para obtener el peso seco por plántula.

3.2.2 Análisis estadísticos

El análisis de datos se realizó para cada especie por separado. En ambos casos, para el análisis estadístico se estandarizaron los valores obtenidos para cada variable con

respecto al control. Así se calculó el logaritmo natural del *Response Ratio* (RR) como *effect size* del experimento, de acuerdo a Goldberg y Scheiner (2001):

$$\text{Ln RR} = \text{Ln} \left(\frac{P_T}{P_C} \right)$$

Donde P_T se refiere al valor del parámetro medido en cada subparcela y $\overline{P_C}$ al promedio del control de suelo desnudo según el tipo de parche de vegetación ($n=10$). De tal manera que, si la densidad, establecimiento, biomasa, número de hojas y largo de la hoja de las plántulas resultan mayor en el control que en algún tratamiento, el Ln RR es menor a 0. Por el contrario, si el tratamiento arroja valores mayores al control el Ln RR es mayor a 0. Los valores medios de Ln RR para cada variable se compararon estadísticamente entre los tratamientos a través un ANOVA doble (factor “defoliación” y factor “identidad de la especie”), utilizando el test de Tukey ($p<0,05$) como prueba de comparación de medias. Los valores de densidad de plántulas registrados mensualmente a lo largo del período experimental fueron analizados considerando un modelo mixto de medidas repetidas en el tiempo (Molenberghs y Verbeke, 2010), en un arreglo factorial de dos factores: nivel de defoliación (control sin defoliación, baja intensidad de defoliación, alta intensidad de defoliación) e identidad de la especie (*N. trichotoma* o *C. subaristatum*). El componente aleatorio del modelo fue cada subparcela sembrada. La selección del modelo de covarianza que mejor se ajustó a la estructura de datos se hizo por medio de los criterios de verosimilitud penalizada AIC y BIC (Di Rienzo *et al.*, 2010). La comparación de medias de los factores en las distintas fechas de muestreo se realizó por medio de la prueba de hipótesis de LSD de Fisher con corrección de Bonferroni ($p<0.05$). Todos los análisis se realizaron utilizando el software InfoStat®.

3.3 Resultados

3.3.1 Experimento de campo

La densidad de plántulas promedio de todos los tratamientos mostró un patrón temporal similar entre las especies estudiadas (Figura 3.1). En los meses de abril y mayo se registraron los mayores valores de densidad de plántulas ($p<0.0001$) en ambas especies, sin diferencia entre las mismas.

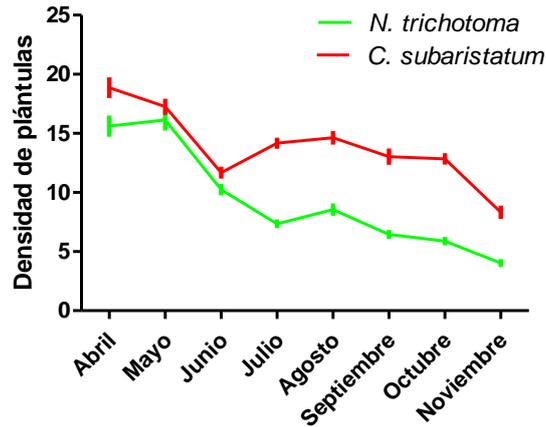


Figura 3.1 Densidad promedio general de plántulas de *Nassella trichotoma* y *Chascolytrum subaristatum* a lo largo del periodo experimental. Las barras representan ± 1 error estándar.

Para las dos especies en estudio la densidad de plántulas resultó afectada en forma negativa ($\text{Ln RR} < 0$) por la vegetación establecida, sin efecto significativo de la intensidad de defoliación (Figura 3.2a,b) y de la identidad de la misma (Figura 3.2c,d), con excepción de la densidad de plántulas de *N. trichotoma* que fue mayor junto a individuos establecidos de su misma especie ($p < 0.0001$).

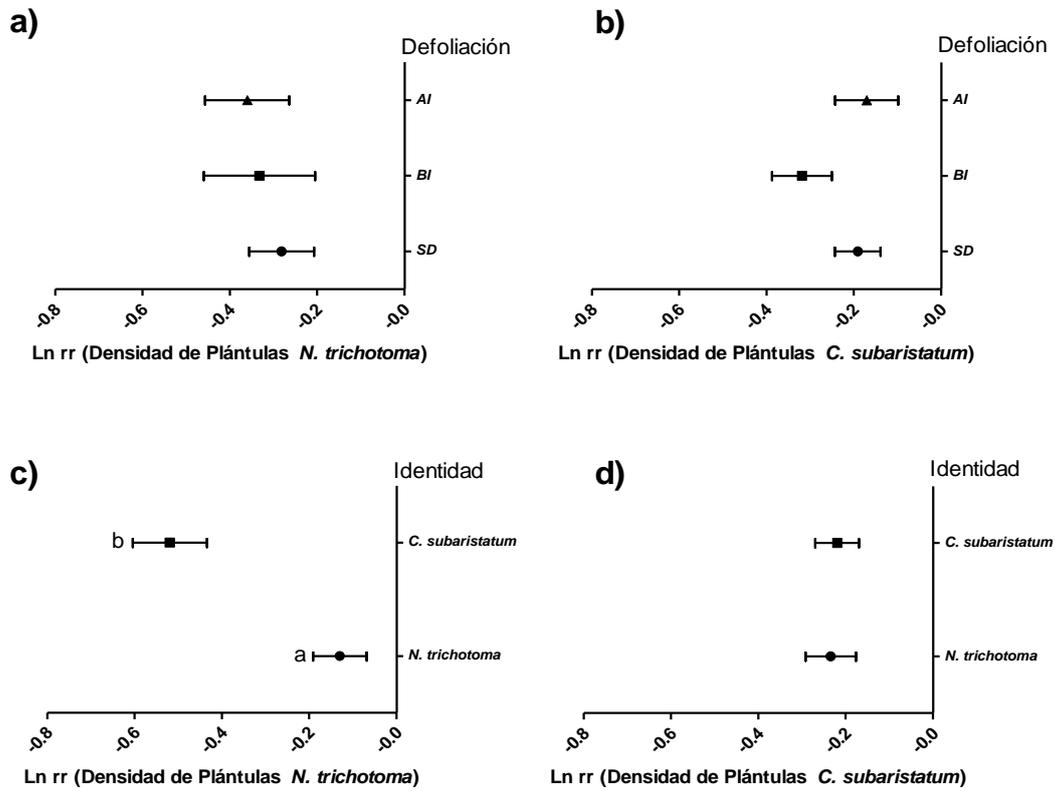


Figura 3.2 Valores medios del *Effect Size* (Ln rr) correspondientes a la densidad de plántulas de *Nassella trichotoma* y *Chascolytrum subaristatum*. Los gráficos **a** y **b** muestran el efecto del nivel de defoliación de la vegetación establecida: AI (Alta intensidad de defoliación), BI (baja intensidad de defoliación), SD (Control Sin Defoliación), para *N. trichotoma* y *C. subaristatum*, respectivamente. Los gráficos **c** y **d** muestran el efecto de la identidad de la vegetación establecida (*N. trichotoma* o *C. subaristatum*) para *N. trichotoma* y *C. subaristatum*, respectivamente. Valores del *Effect Size* <0 indican una mayor densidad de plántulas promedio en el control (suelo desnudo) que en los tratamientos (nivel de defoliación e identidad de la vegetación establecida). Letras distintas indican diferencia significativa ($p < 0.05$). Las barras representan ± 1 error estándar.

El establecimiento de ambas especies resultó afectado en forma negativa ($\text{Ln RR} < 0$) por la vegetación establecida. Las plántulas de *N. trichotoma* se establecieron en mayor cantidad junto a individuos sometidos a alta intensidad de defoliación ($p < 0.05$, Figura 3.3a), mientras que las de *C. subaristatum* se establecieron en cantidad similar en todos los niveles de defoliación (Figura 3.3b). En cuanto al establecimiento en relación a la identidad de la vegetación establecida, el establecimiento de plántulas de *N. trichotoma* tendió a ser mayor junto a individuos adultos de la misma especie ($p < 0.10$, Figura 3.3c), mientras que el de *C. subaristatum* fue independiente de la identidad de la vegetación establecida (Figura 3.3d).

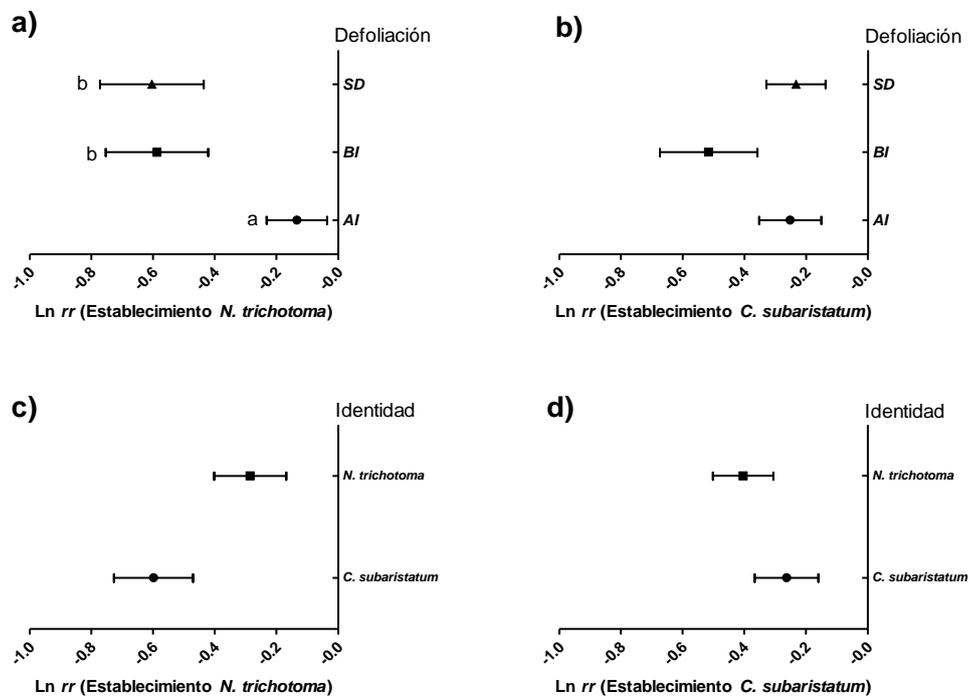


Figura 3.3 Valores medios del *Effect Size* (Ln rr) correspondientes al establecimiento de plántulas de *Nassella trichotoma* y *Chascolytrum subaristatum*. Los gráficos **a** y **b** muestran el efecto del nivel de defoliación de la vegetación establecida: AI (Alta intensidad de defoliación), BI (baja intensidad de defoliación), SD (Control Sin Defoliación), para *N. trichotoma* y *C. subaristatum*, respectivamente. Los gráficos **c** y **d** muestran el efecto de la identidad de la vegetación establecida (*N. trichotoma* o *C. subaristatum*) para *N. trichotoma* y *C. subaristatum*, respectivamente. Valores del *Effect Size* < 0 indican mayor establecimiento de plántulas en el control (suelo desnudo) que en los tratamientos (nivel de defoliación e identidad de la vegetación establecida). Letras distintas indican diferencia significativa ($p < 0.05$). Las barras representan ± 1 error estándar.

La biomasa de plántulas de *N. trichotoma* tendió a ser mayor ($p < 0.10$) cuando la intensidad de defoliación de la vegetación establecida fue alta, sin verse afectada por la identidad de la vegetación establecida (Tabla 3.1a). Por otra parte, la biomasa de plántulas de *C. subaristatum* no fue afectada por el nivel de defoliación de la vegetación establecida, pero fue mayor junto a individuos adultos de la misma especie (Tabla 3.1b). En este caso hubo interacción ($p = 0.05$) entre la identidad de la vegetación establecida y el nivel de defoliación de la misma. La biomasa de plántulas de *C. subaristatum* creciendo junto a individuos establecidos de la misma especie sometidos a intensidad de defoliación baja fue mayor que creciendo junto a individuos de *N. trichotoma* sometidos al mismo nivel de defoliación.

Tabla 3.1. Tabla de ANOVA para la biomasa de plántulas de (a) *Nassella trichotoma* y (b) *Chascolytrum subaristatum*. Los tratamientos surgen de la combinación de los tres niveles del factor intensidad de defoliación (SD: Control Sin Defoliación; BI, Baja Intensidad de Defoliación; AI, Alta Intensidad de Defoliación), y de la identidad de la vegetación establecida (*N. trichotoma* o *C. subaristatum*).

- a. *N. trichotoma*

Factor	g.l.	CM	F	p-valor
Modelo	5	1.66	1.61	0.1726
Intensidad de Defoliación [D]	2	2.69	2.6	0.0833
Identidad de la Especie Establecida [I]	1	0.09	0.08	0.7745
D x I	2	1.43	1.39	0.2590
Error	54	1.03		

- b. *C. subaristatum*

Factor	g.l.	CM	F	p-valor
Modelo	5	1.77	3.09	0.0160
Intensidad de Defoliación [D]	2	0.41	0.72	0.4923
Identidad de la Especie Establecida [I]	1	4.41	7.68	0.0077
D x I	2	1.81	3.16	0.0505
Error	54	0.57		

El largo de hoja de las plántulas de *N. trichotoma* no presentó diferencias entre los tratamientos de defoliación y de identidad de la vegetación establecida (Tabla 3.2a). En cambio, el largo de hoja de las plántulas de *C. subaristatum* fue mayor cuando crecieron junto a individuos adultos de la misma especie (Tabla 3.2b). Para esta última especie hubo interacción significativa entre niveles de defoliación e identidad de la vegetación establecida. El largo de hoja fue mayor cuando las plántulas crecieron junto a individuos de la misma especie sujetos a intensidad de defoliación alta, y menor cuando las plántulas crecieron junto a individuos adultos de *N. trichotoma* no defoliados o sometidos a intensidad de defoliación baja.

Tabla 3.2. Tabla de ANOVA para el largo de la hoja de plántulas de (a) *Nassella trichotoma* y (b) *Chascolytrum subaristatum*. Los tratamientos surgen de la combinación de los tres niveles del factor intensidad de defoliación (SD: Control Sin Defoliación; BI, Baja Intensidad de Defoliación; AI, Alta Intensidad de Defoliación), y de la identidad de la vegetación establecida (*N. trichotoma* o *C. subaristatum*).

- **a. *N. trichotoma***

Factor	g.l.	CM	F	p-valor
Modelo	5	0.75	0.40	0.8414
Intensidad de Defoliación [D]	2	0.53	0.28	0.7499
Identidad de la Especie Establecida [I]	1	0.44	0.23	0.6266
D x I	2	1.10	0.59	0.5558
Error	48	1.85		

- **b. *C. subaristatum***

Factor	g.l.	CM	F	p-valor
Modelo	5	0.40	6.11	0.0002
Intensidad de Defoliación [D]	2	0.09	1.49	0.2341
Identidad de la Especie Establecida [I]	1	1.18	17.7	0.0001
D x I	2	0.32	4.91	0.011
Error	53	0.06		

El número de hojas de las plántulas de *N. trichotoma* tendió a ser mayor cuando los individuos adultos de las dos especies en estudio estuvieron sometidos a una intensidad de defoliación alta (Tabla 3.3a). En el caso de *C. subaristatum*, esta variable no mostró diferencias entre tratamientos (Tabla 3.3b).

Tabla 3.3. Tabla de ANOVA para el número de hojas en las plántulas de (a) *Nassella trichotoma* y (b) *Chascolytrum subaristatum*. Los tratamientos surgen de la combinación de los tres niveles del factor intensidad de defoliación (SD: Control Sin Defoliación; BI, Baja Intensidad de Defoliación; AI, Alta Intensidad de Defoliación), y de la identidad de la vegetación establecida (*N. trichotoma* o *C. subaristatum*).

- **a. *N. trichotoma***

Factor	g.l.	CM	F	p-valor
Modelo	5	0.41	1.81	0.1258
Intensidad de Defoliación [D]	2	0.67	3	0.0584
Identidad de la Especie Establecida [I]	1	0.15	0.69	0.4108
D x I	2	0.26	1.15	0.3232
Error	53	0.22		

- **b. *C. subaristatum***

Factor	g,l,	CM	F	p-valor
Modelo	5	0.02	0.47	0.7985
Intensidad de Defoliación [D]	2	0.02	0.36	0.6979
Identidad de la Especie Establecida [I]	1	0.04	0.97	0.328
D x I	2	0.01	0.3	0.7412
Error	53	0.04		

3.3.2 Experimento de invernáculo

La densidad de plántulas promedio de todos los tratamientos mostró un patrón temporal diferente entre las especies estudiadas (Figura 3.4). Los mayores valores se dieron en la segunda fecha de muestreo en ambas especies ($p < 0.0001$).

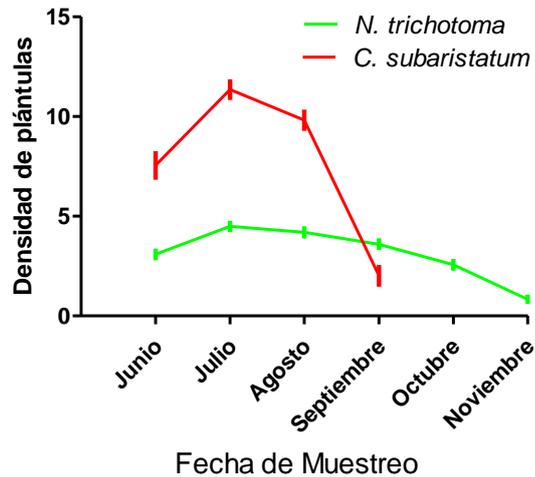


Figura 3.4 Densidad promedio general de plántulas de *Nassella trichotoma* y *Chascolytrum subaristatum* a lo largo del periodo experimental. Las barras representan ± 1 error estándar.

Resultó afectado en forma negativa ($\ln RR < 0$) por la vegetación establecida. La densidad de plántulas de ambas especies fue similar para todos los niveles de intensidad de defoliación (Figura 3.5a,b). Por otra parte, la densidad de plántulas de *N. trichotoma* fue significativamente menor junto a individuos adultos de *C. subaristatum* (Figura 3.5c), y la densidad de plántulas de *C. subaristatum* fue similar junto a individuos de ambas especies estudiadas (Figura 3.5d).

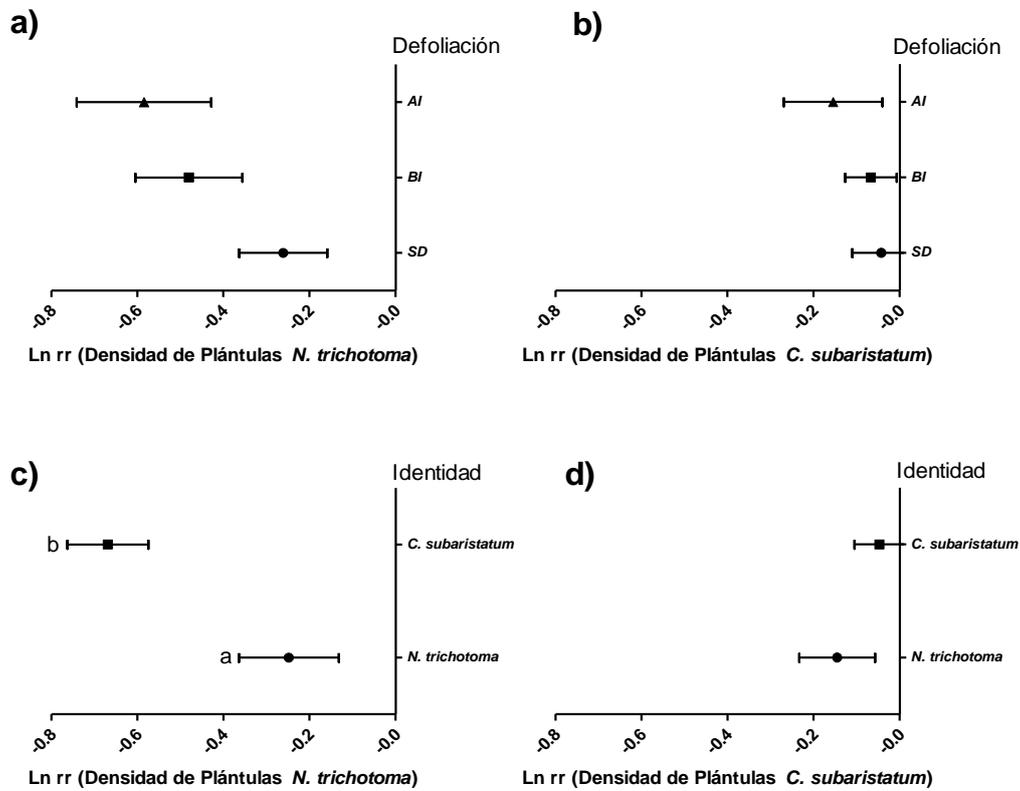


Figura 3.5 Valores medios del *Effect Size* (Ln rr) correspondientes a la densidad de plántulas de *Nassella trichotoma* y *Chascolytrum subaristatum*. Los gráficos **a** y **b** muestran el efecto del nivel de defoliación de la vegetación establecida AI (Alta intensidad de defoliación), BI (baja intensidad de defoliación), SD (Control Sin Defoliación), para *N. trichotoma* y *C. subaristatum*, respectivamente. Los gráficos **c** y **d** muestran el efecto de la identidad de la vegetación establecida (planta adulta de *N. trichotoma* o *C. subaristatum*) para *N. trichotoma* y *C. subaristatum*, respectivamente. Valores del *Effect Size* <0 indican una mayor densidad de plántulas promedio en el control (suelo desnudo) que en los tratamientos (nivel de defoliación e identidad de la vegetación establecida). Letras distintas indican diferencia significativa ($p < 0.05$). Las barras representan ± 1 error estándar.

El establecimiento de ambas especies resultó afectado en forma negativa ($\text{Ln RR} < 0$) por la vegetación establecida, sin efecto significativo de la defoliación (Figura 3.6 a,b), pero sí de la identidad de la misma. Ambas especies se establecieron en mayor cantidad junto a individuos adultos de sus propias especies (*N. trichotoma*: $p=0.0038$, Figura 3.6c, *C. subaristatum*: $p=0.0276$, Figura 3.6d).

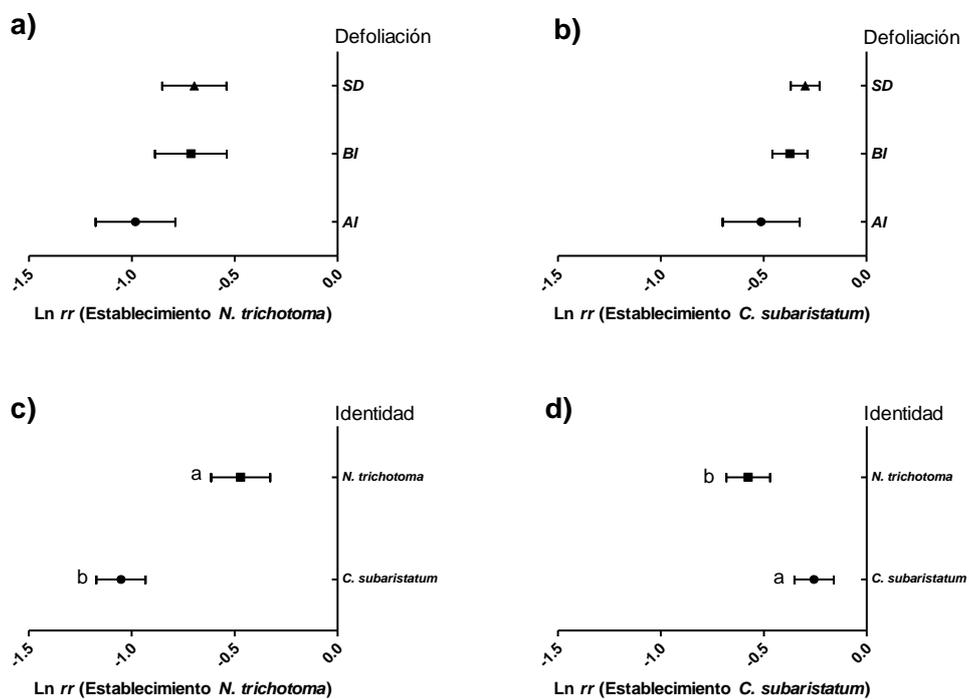


Figura 3.6 Valores medios del *Effect Size* (Ln rr) correspondientes al establecimiento de plántulas de *Nassella trichotoma* y *Chascolytrum subaristatum*. Los gráficos **a** y **b** muestran el efecto del nivel de defoliación de la vegetación establecida: AI (Alta intensidad de defoliación), BI (baja intensidad de defoliación), SD (Control Sin Defoliación), para *N. trichotoma* y *C. subaristatum*, respectivamente. Los gráficos **c** y **d** muestran el efecto de la identidad de la vegetación establecida (planta adulta de *N. trichotoma* o *C. subaristatum*) para *N. trichotoma* y *C. subaristatum*, respectivamente. Valores del *Effect Size* < 0 indican mayor establecimiento de plántulas en el control (suelo desnudo) que en los tratamientos (nivel de defoliación e identidad de la vegetación establecida). Letras distintas indican diferencia significativa ($p < 0.05$). Las barras representan ± 1 error estándar.

Los valores de biomasa de plántulas de *N. trichotoma* (Tabla 3.4a) y *C. subaristatum* fueron mayores junto a individuos adultos de sus respectivas especies ($p < 0.05$). Por otra parte, la biomasa de plántulas de *C. subaristatum* no fue afectada por la intensidad de defoliación de las plantas establecidas (Tabla 3.4b), mientras que la biomasa de plántulas de *N. trichotoma* resultó afectada por la interacción ($p = 0.0163$) entre la identidad de la especie establecida y la intensidad de la defoliación. La biomasa de plántulas de *N. trichotoma* creciendo junto a individuos sin defoliación de *C. subaristatum* fue significativamente menor que junto a individuos de *C. subaristatum* sometidos a alta intensidades de defoliación, y a individuos adultos de *N. trichotoma* sometidos a intensidad de defoliación baja.

Tabla 3.4. Tabla de ANOVA para la biomasa de plántulas de (a) *Nassella trichotoma* y (b) *Chascolytrum subaristatum*. Los tratamientos surgen de la combinación de los tres niveles del factor intensidad de defoliación (SD: Control Sin Defoliación; BI, Baja Intensidad de Defoliación; AI, Alta Intensidad de Defoliación), y de la identidad de la vegetación establecida (*N. trichotoma* o *C. subaristatum*).

- **a. *N. trichotoma***

Factor	g.l.	CM	F	p-valor
Modelo	5	3.76	3.74	0.0061
Intensidad de Defoliación [D]	2	1.84	1.83	0.1712
Identidad de la Especie Establecida [I]	1	5.16	5.13	0.0280
D x I	2	4.52	4.49	0.0163
Error	53	1.01		

- **b. *C. subaristatum***

Factor	g.l.	CM	F	p-valor
Modelo	5	1.19	1.87	0.1172
Intensidad de Defoliación [D]	2	0.27	0.42	0.6606
Identidad de la Especie Establecida [I]	1	2.77	4.34	0.0426
D x I	2	1.41	2.21	0.1206
Error	49	0.64		

3.4 Discusión

Los resultados obtenidos a campo y en invernáculo apoyan la hipótesis que el establecimiento de plántulas de *N. trichotoma* (gramínea no palatable) requiere de micrositios con menor competencia de la vegetación establecida, en comparación con el requerimiento de la gramínea palatable. La densidad y el establecimiento de las plántulas de *N. trichotoma* fueron beneficiadas por una disminución de la competencia, especialmente en los micrositios ubicados en el parche dominado por individuos adultos de su misma especie. Mientras que este efecto no fue observado en las plántulas de la gramínea palatable. El efecto negativo de la competencia con la vegetación establecida sobre el reclutamiento de gramíneas ha sido observado también en otros estudios (Liu *et al.*, 2008; Liu y Han, 2007; Haugland y Tawfiq, 2001; Moretto y Distel, 1997).

Tal lo esperado para las dos especies en estudio, la densidad de plántulas fue máxima en otoño, en concordancia con el comportamiento comúnmente observado en gramíneas de crecimiento otoño-invierno-primaveral de la región de estudio (Moretto y Distel, 1998; Distel *et al.*, 1992) y de otras partes del mundo (Fenner y Thompson, 2005). Las condiciones climáticas en la región a fines de verano-comienzo del otoño promueven la germinación, emergencia y supervivencia de las plántulas de gramíneas de crecimiento otoño-invierno-primaveral, dado que en dicha época del año el suelo normalmente tiene un contenido adecuado de humedad y las temperaturas del año se tornan moderadas (Barrera y Frangi, 1997; Burgos, 1971).

Del mismo modo, de acuerdo a lo esperado la densidad y el establecimiento de plántulas de las dos especies en estudio mostraron valores máximos en el control sin vegetación (los valores del Ln RR fueron siempre menores a cero), donde la competencia aérea estuvo ausente y la competencia subterránea muy reducida. En coincidencia, estudios realizados en Australia mostraron que el establecimiento de plántulas de *N. trichotoma* requiere de la presencia de micrositios con baja competencia de la vegetación establecida (Badgery *et al.*, 2008b; Badgery *et al.*, 2005). Estos resultados son consistentes con la teoría que predice la prevalencia de competencia, más que de facilitación, en ambientes de alta productividad (Olsen *et al.*, 2016; Lortie y Callaway, 2006; Bertness y Callaway, 1994). En ambientes con alta densidad de vegetación y alta productividad es de esperar una competencia fuerte por recursos (Grime, 1977). En micrositios con escasa cobertura aérea, la germinación es favorecida por una modificación en las variables

microambientales. Cambios en el régimen lumínico y en la alternancia de la temperatura impulsan el rompimiento del estado de dormición de las semillas, con un consecuente aumento en la germinación (Oosterheld y Sala, 1990; Silvertown y Smith, 1989). En el caso de *N. trichotoma* existe evidencia de que su germinación se relaciona con alternancias en la temperatura y no con cambios en los pulsos de luz (Humphries *et al.*, 2018). Por lo tanto, la menor tasa de reclutamiento en el tratamiento sin defoliación podría deberse a una disminución en la fluctuación de la temperatura del suelo en estos micrositios (Moretto y Distel, 1998).

Asimismo, la mayor biomasa aérea en los individuos del tratamiento sin defoliación representaría una mayor superficie de evapotranspiración lo que podría relacionarse con una mayor absorción de agua por parte de las raíces de los individuos establecidos y por ende una menor humedad del suelo en las proximidades de las mismas donde las semillas fueron sembradas, reduciendo la probabilidad de imbibición y germinación de las semillas.

La identidad de la especie jugó un rol importante en el reclutamiento de las plántulas. *Nassella trichotoma* emergió y se estableció en menor medida en presencia de individuos adultos de *C. subaristatum*. La mayor susceptibilidad de las plántulas de *N. trichotoma* a la competencia por recursos estaría relacionada a una tasa de crecimiento inherentemente baja, debido al compromiso entre crecimiento e inversión en defensas, lo cual se acentuaría en ambientes con alta competencia por recursos (Rosenthal y Kotanen, 1994). Los tejidos foliares de *Nassella trichotoma* contienen cantidades relativamente elevadas de carbohidratos estructurales y lignina, y cantidades relativamente bajas de compuestos nitrogenados comparado con los tejidos foliares de las gramíneas palatables (Distel *et al.*, 2007; Moretto y Distel, 1997; Westbrooks y Cross, 1993). En cambio, la menor susceptibilidad a la competencia de las plántulas de *C. subaristatum* estaría relacionada a una tasa de crecimiento inherentemente alta (Oosterheld, 1992), lo cual incrementaría la habilidad competitiva de la misma (Grime, 1977). No obstante, la altura y la biomasa de las plántulas de *C. subaristatum* fueron superiores en presencia de individuos adultos de la misma especie, lo cual podría estar relacionados con cambios en las condiciones del suelo en presencia de individuos adultos de *N. trichotoma*. Es bien conocida la complejidad de los mecanismos de retroalimentación suelo-planta (van der Putten *et al.*, 2013; Kulmatiski *et al.*, 2008; Levine *et al.*, 2006). Por ejemplo, en un trabajo realizado en Sudáfrica Joubert (1984) observó una reducida germinación y supervivencia de

plántulas de gramíneas palatables, en un área dominada por *N. trichotoma*. El mismo autor argumentó que algún efecto alelopático podría explicar los resultados obtenidos.

El reclutamiento de nuevos individuos constituye una etapa crítica para el mantenimiento de las especies vegetales que se reproducen sexualmente (Janeček y Lepš, 2005). Dicho proceso depende de la disponibilidad de semillas y de la existencia de ambientes favorables para la emergencia y la supervivencia de las plántulas. En el presente trabajo la disponibilidad de semillas no significó una limitación dado que las especies estudiadas se encontraban representadas en el banco de semillas del suelo, y al mismo tiempo, el agregado artificial de semillas aumentó la disponibilidad de las mismas en casi un 100% para *N. trichotoma* y un 80% para *C. subaristatum*. Es por esto que los patrones de reclutamiento observados se pueden atribuir a la competencia de la vegetación establecida, particularmente en el caso de *N. trichotoma*.

Por lo tanto, se podría inferir, en consonancia con trabajos previos (p.ej.: Aguilera y Lauenroth, 1993; Moretto y Distel, 1998), que la existencia de microsítios con bajos niveles de competencia de la vegetación establecida jugaría un rol importante en el reclutamiento de individuos de las gramíneas no palatables. En pastizales pastoreados este tipo de microsítio es comúnmente creado por la remoción de la biomasa aérea. Este mecanismo contribuiría al proceso de reemplazo de las especies palatables por otras no palatables comúnmente observado en pastizales sobrepastoreados, tal como es el caso del pastizal serrano del Sistema de Ventania (de Villalobos y Zalba, 2010).

Capítulo 4

Mecanismos de competencia y tolerancia de *Nassella trichotoma* en respuesta a la defoliación

4.1 Introducción

Determinar las causas por las cuales una especie vegetal aumenta su representatividad en una comunidad no es tarea sencilla (Keeley *et al.*, 2003). Según la bibliografía desarrollada en ecología de comunidades, la abundancia y la distribución de una especie en su ecosistema nativo pueden incrementarse en respuesta a cambios drásticos en su hábitat. Estos cambios le otorgan alguna ventaja que posibilita la satisfacción de sus requerimientos fisiológicos y aumentar su éxito reproductivo en el área alterada (Pyšek *et al.*, 2004). Por otro lado, la diversidad de especies y el equilibrio de las interacciones que entre ellas ocurren, son considerados como atributos que otorgan a las comunidades vegetales resistencia a cambios drásticos de la abundancia de especies y a las invasiones biológicas (Inderjit *et al.*, 2005). No obstante, este equilibrio puede verse alterado por diferentes disturbios (Huston, 1997).

El pastoreo con animales domésticos constituye un disturbio que afecta la diversidad de especies y las relaciones de competencia de una comunidad. A través de la remoción de la biomasa de la vegetación establecida, deja espacios libres con un alto contenido de recursos disponibles (p.ej.: luz, nutrientes) y bajos niveles de competencia, creando oportunidades para el establecimiento de especies oportunistas (Keeley *et al.*, 2003; Shea y Chesson, 2002). Además, las relaciones de competencia, tanto intra- como interespecíficas, están determinadas por el tipo de respuesta al pastoreo que presentan las especies, ya que algunas poseen mecanismos fisiológicos y morfológicos que les permiten resistir o escapar al pastoreo (Anderson y Briske, 1995), aumentando su abundancia en áreas pastoreadas. Por lo tanto, la susceptibilidad de una comunidad a cambios en la composición de especies y al potencial desarrollo de un proceso de invasión, están determinados tanto por el régimen de disturbio por pastoreo como por el tipo de respuesta de las especies vegetales a la herbivoría.

El proceso de competencia ocurre cuando dos plantas requieren de los mismos recursos cuya disponibilidad es escasa, lo que resulta en una disminución en el crecimiento y reproducción de una de ellas o de ambas (Grime, 1979; Herms y Mattson, 1992; Tilman, 1985). La habilidad competitiva es medida como la capacidad de una especie de crecer o

reproducirse en relación con la especie con la cual compite. Esta no sólo depende de la tasa de adquisición y pérdida de recursos, sino también de la eficiencia con la cual los recursos obtenidos son transformados en biomasa (Goldberg, 1990). La defoliación provocada por el pastoreo afecta la habilidad competitiva de las plantas, a través de la reducción de la eficiencia de éstas para adquirir los recursos (Caldwell *et al.*, 1981). En este contexto y a nivel comunidad, las especies menos preferidas por el ganado y por ende no defoliadas o defoliadas en menor medida que las especies más preferidas, se ven favorecidas en la competencia por recursos. Este tipo de competencia mediada por el pastoreo se denomina “competencia aparente” (Orrock *et al.*, 2008).

La competencia aparente se relaciona con un proceso mediante el cual una planta cambia la abundancia o distribución de los consumidores primarios, alterando la tasa de consumo sobre otra especie con la cual se encuentra compitiendo por recursos, afectando a esta última negativamente (Holt, 1984; Dangremond *et al.*, 2010). Este tipo de interacción puede resultar en la exclusión competitiva de la especie afectada o en la coexistencia de ambas competidoras. La evidencia experimental desarrollada al respecto muestra que el efecto de la herbivoría puede ser negativo para una de las dos especies, mientras que débil o neutro sobre la especie alternativa (Chaneton y Bonsall, 2000). Evidencia reciente sugiere que la competencia aparente mediada por el consumidor (herbívoro) juega un rol fundamental en el proceso de invasión y como amenaza de extinción de especies (Dangremond *et al.*, 2010). Esto último podría estar ocurriendo en los pastizales serranos del sistema de Ventania (Fig. 2.1).

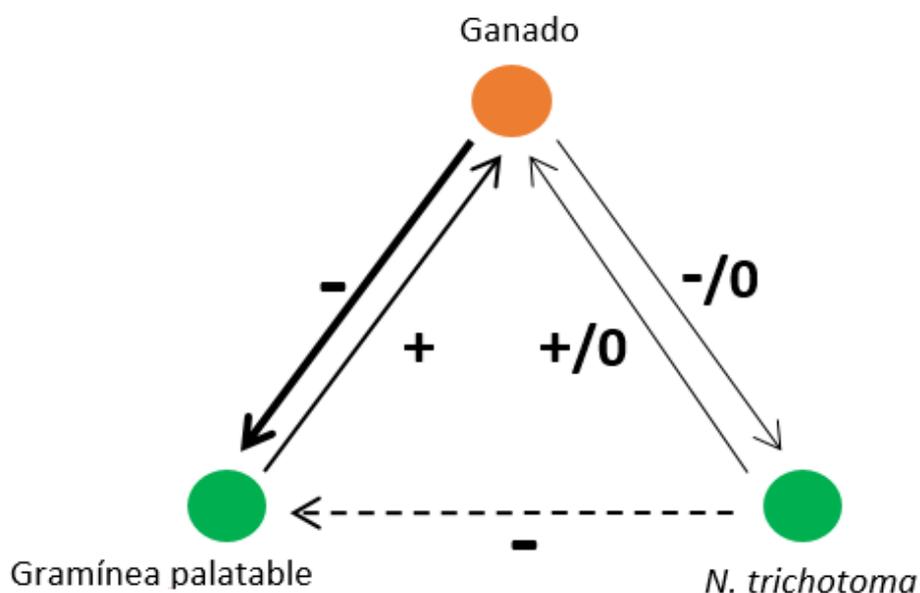


Figura 2.1 Esquema de la competencia aparente mediada por el ganado entre *N. trichotoma* y gramíneas perennes palatables del pastizal de las sierras de Ventania. La línea entera representa interacción directa y a la troncada interacción de competencia aparente (indirecta). Los símbolos “+”, “-” y “0”, representan interacciones positivas, negativas y neutras, respectivamente. El grosor de las líneas representa la intensidad de la interacción. Extraída y modificada de Holt (1984).

La co-evolución de la relación planta-herbívoro ha determinado el desarrollo de mecanismos de respuesta de las plantas a las defoliaciones, representando un ejemplo de ello las respuestas de resistencia (Anderson y Briske, 1995). Se ha postulado que los mecanismos que permiten a las especies vegetales resistir a los eventos de defoliación son principalmente dos: las estrategias de evitación y las de tolerancia. El mecanismo de evitación al pastoreo se basa en el desarrollo de estructuras tanto físicas (espinas, resina, alto contenido de fibra) como químicas (terpenos, taninos, sustancias urticantes). Mientras que, el mecanismo de tolerancia consiste en una tasa elevada de rebrote debido a una alta disponibilidad de tejido meristemático, a una gran disponibilidad de semillas o al desarrollo de procesos fisiológicos que estimulan el crecimiento post-defoliación (“crecimiento compensatorio” de acuerdo con McNaughton 1983) (Belsky, 1986). El mecanismo de tolerancia puede ser completo o incompleto dependiendo de la ocurrencia de una recuperación total o parcial de la biomasa perdida previo al evento de defoliación. Sin embargo, otros autores han propuesto que algunas de las respuestas de las plantas atribuidas a la resistencia al pastoreo son en realidad el resultado de la competencia a la que son sometidas luego de un evento de defoliación (Briske y Richards, 1995). Aunque

los mecanismos fisiológicos y morfológicos regulan la tasa de crecimiento luego del pastoreo, la apropiación diferencial de los recursos entre las especies posee también gran relevancia. Por lo tanto, la habilidad competitiva de cada especie dentro de una comunidad es determinante en su respuesta al pastoreo (Caldwell *et al.*, 1981; Maschinski y Whitham, 1989; Suwa y Maherali, 2008).

El compromiso al que se ven expuestas las plantas: de crecer lo suficientemente rápido para competir con otras especies por los mismos recursos y el desarrollo de adaptaciones de resistencia por tolerancia y/o evitación que le permitan sobrevivir a la presencia de herbívoros, dificulta la determinación de las causas del reemplazo de especies y del proceso de invasión en una comunidad vegetal (Briske y Richards, 1995; Herms y Mattson, 1992).

En el caso particular de los pastizales serranos del Sistema de Ventania, las comunidades dominadas por gramíneas perennes palatables están siendo alteradas por la invasión de especies de baja palatabilidad (de Villalobos y Zalba, 2010; Barrera y Frangi, 1997), entre ellas *Nassella trichotoma*. Los mecanismos que podrían estar explicando el proceso de invasión de *N. trichotoma* en el pastizal serrano son, por un lado, una disminución en el nivel de competencia de las especies palatables mediada por el pastoreo selectivo sobre éstas (Moretto y Distel, 1999), y por otro, la existencia de mecanismos de resistencia al pastoreo por parte de *N. trichotoma* (Distel *et al.*, 2007). Existen antecedentes de otras regiones del mundo en las que se han estudiado los mecanismos biológicos que podrían estar explicando el proceso de invasión de *N. trichotoma*, por ejemplo en Oceanía (Joubert, 1984; Kriticos *et al.*, 2004; Badgery *et al.*, 2003; Kemp *et al.*, 1996). Sin embargo, en su región de origen, y particularmente en la región pampeana austral, la información básica sobre la biología y la ecología de *N. trichotoma* es escasa.

Nassella trichotoma presenta mecanismos de resistencia a la herbivoría (Distel *et al.*, 2007). La alta concentración de lignina y fibra en el tejido de sus hojas constituye un ejemplo de mecanismo de evitación del pastoreo, debido a la relación de esta característica con la disminución en la preferencia por parte del ganado (Campbell, 1982; Westbrooks y Cross, 1993). Por otro lado, existe evidencia de que *N. trichotoma* desarrolla una alta densidad de macollos a nivel individuo, lo que compensaría a nivel de planta la menor tasa de crecimiento a nivel macollo en comparación con gramíneas perennes palatables (Badgery *et al.*, 2005; Flemmer, A. y Distel, R.A., Universidad Nacional del Sur, comunicación personal). Esta evidencia sugiere la expresión de un

mecanismo que le otorgaría a *N. trichotoma* cierto nivel de tolerancia a la herbivoría (Distel *et al.*, 2007) en caso de pastoreo forzado por un incremento marcado de la carga animal instantánea, o en caso de pastoreo mixto por dos o más especies de herbívoros (p.ej: el equino la consume en mayor medida que el bovino; Distel, R.A., Universidad Nacional del Sur, comunicación personal). Ambos mecanismos (evitación y tolerancia) le permitirían a *N. trichotoma* aumentar su abundancia y distribución no sólo mediante la selectividad ejercida por el pastoreo sobre las especies palatables, sino también por la manifestación de cierto nivel de ventaja competitiva por medio de una alta producción de macollos a nivel individuo.

Sobre la base de estos antecedentes el objetivo de este capítulo es conocer y describir los dos mecanismos, competencia y tolerancia, que podrían estar explicando el proceso de invasión de *N. trichotoma* en el pastizal natural de las Sierras de la Ventana.

Los objetivos específicos son:

- Determinar las relaciones de competencia entre *N. trichotoma* y especies palatables del pastizal serrano bajo distintos niveles de frecuencia, intensidad y selectividad de defoliaciones (mecanismo de competencia directa y aparente).
- Evaluar la productividad de biomasa aérea de *N. trichotoma* y de *C. subaristatum* bajo distintos niveles de intensidad y frecuencia de defoliaciones (mecanismo de tolerancia).

Las hipótesis de trabajo son que (a) las defoliaciones selectivas sobre gramíneas palatables de la comunidad de pastizal creciendo en competencia aparente con individuos de *N. trichotoma* no defoliados reducen la habilidad competitiva de las primeras, favoreciendo a *N. trichotoma* en la competencia interespecífica, y (b) *N. trichotoma* y *C. subaristatum* presentan igual tolerancia a la defoliación.

4.2 Materiales y Métodos

4.2.1 Experimento de competencia a campo

Para determinar las relaciones de competencia entre *N. trichotoma* y las gramíneas palatables bajo distintos niveles de intensidad y selectividad de defoliación, dentro del área excluida al pastoreo en el Establecimiento Funke, se seleccionaron al azar 60 individuos de *N. trichotoma* rodeados mayoritariamente por individuos de gramíneas

palatables. La unidad muestral estuvo constituida por un individuo de *N. trichotoma* y plantas circundantes en una parcela circular de 60 cm de diámetro (0,28 m² de área). Al inicio del experimento (marzo) toda la vegetación presente en cada parcela experimental recibió un corte a 5 cm sobre el nivel del suelo, con la finalidad de eliminar el material senescente proveniente de ciclos de crecimiento previos.

El experimento consistió en la aplicación de dos factores: intensidad de defoliación (k=3, control sin defoliación (SD), baja intensidad de defoliación (BI), alta intensidad de defoliación (AI)) y selectividad (k=2, selectivo y no selectivo). Cada uno de los 6 tratamientos estuvo replicado 10 veces (N=60). El primer factor representó la simulación del tipo de pastoreo mediante cortes manuales (tijera podadora) durante los meses que comprende la estación de crecimiento (marzo-diciembre). En el tratamiento de baja intensidad de defoliación los individuos se mantuvieron una altura mínima de 15 cm y fueron cortados cada vez que sus hojas alcanzaron los 30 cm de altura, mientras que en el tratamiento de alta intensidad los individuos mantuvieron una altura mínima de 5 cm y fueron cortados cada vez que sus hojas alcanzaron los 10 cm de altura. De esta manera se intentó simular el manejo del pastoreo típico en los pastizales del sistema serrano de Ventania (alta intensidad de defoliación), y un manejo del pastoreo compatible con persistencia y mantenimiento de la productividad de las gramíneas palatables (intensidad de defoliación baja). Una intensidad de defoliación alta o baja implica una biomasa residual post-corte por debajo o a nivel del valor necesario para la rápida recuperación del área foliar y para mantener una buena cobertura vegetal del suelo. El segundo factor experimental estuvo relacionado al nivel de selectividad del pastoreo, y comprendió una defoliación selectiva (defoliación de los individuos de gramíneas palatables creciendo alrededor de *N. trichotoma*, únicamente) o una defoliación no selectiva (defoliación tanto de las matas de *N. trichotoma* como de los individuos de gramínea palatable creciendo a su alrededor). Se cuantificó la biomasa aérea de *N. trichotoma* obtenida en cada fecha de corte. En cada caso la biomasa cosechada se secó en estufa a 60° durante 72 hs, y posteriormente se pesó en balanza de precisión.

El experimento descrito se repitió en dos estaciones de crecimiento, entre los meses de marzo y diciembre de 2016 y 2017. Los individuos sobre los cuales se evaluaron los factores experimentales fueron distintos entre las estaciones de crecimiento abarcadas.

4.2.2 Experimento de tolerancia a campo

Para determinar el grado de tolerancia a la defoliación de las especies en estudio se realizó un experimento completamente aleatorizado dentro del área excluida al pastoreo. Se evaluaron dos factores experimentales: especie ($k=2$, *N. trichotoma* o *C. subaristatum*) y defoliación ($k=3$, SD, BI y AI), replicando cada tratamiento 10 veces ($N=60$). El tratamiento de defoliación fue idéntico al del experimento de competencia, incluido el corte al inicio del experimento para eliminar material senescente proveniente de ciclos de crecimiento previos. Alrededor de cada individuo seleccionado de ambas especies, el resto de la vegetación presente en un área de $0,28 \text{ m}^2$ se cortó al ras del suelo frecuentemente a lo largo del ensayo. Con esto se pretendió homogeneizar y atenuar la competencia sobre los individuos de las especies sometidos a defoliación. En cada fecha de muestreo se cuantificó la biomasa aérea siguiendo el mismo procedimiento que el descrito para el experimento de competencia.

El experimento descrito se repitió en dos estaciones de crecimiento, entre los meses de marzo y diciembre de 2016 y 2017. Los individuos sobre los cuales se evaluaron los factores experimentales fueron distintos entre las estaciones de crecimiento abarcadas.

4.2.3 Experimento de tolerancia en invernáculo

Con el fin de explorar el mecanismo de tolerancia a la defoliación sin competencia de plantas vecinas, el experimento realizado a campo se replicó bajo condiciones controladas de invernáculo. Previamente, al inicio del experimento, se extrajeron individuos adultos de ambas especies (*N. trichotoma* y *C. subaristatum*) del sitio de estudio utilizado para los experimentos a campo. Luego, se dispusieron plantas individuales en macetas de 3 litros rellenas con suelo-sustrato comercial Grow Mix® (características: pH 5-5,8 corregido, materia orgánica 80-85%, capacidad de retención de agua 60%). Se dispusieron 30 individuos de *N. trichotoma* y 30 de *C. subaristatum*, que recibieron unos de los tres niveles del tratamiento de intensidad de defoliación descrito en los experimentos de campo. Se homogeneizó el tamaño inicial por medio de la selección de individuos con igual número de macollos (5 macollos por individuo). El experimento se desarrolló entre junio y noviembre de 2018. Durante todo el transcurso del experimento se mantuvieron condiciones ambientales de temperatura diurna/nocturna de $20/14^\circ \text{ C}$, a luz natural y una humedad del aire promedio de 17%

(Dataloger Meteorológico Sinometer Modelo Ws3101). Las macetas se regaron regularmente para mantener el suelo en condiciones cercanas a la capacidad de campo. Sobre cada individuo se midió el diámetro basal final e inicial, la biomasa aérea siguiendo el procedimiento descrito en los experimentos a campo, y el número de macollos final por individuo.

4.2.4 Análisis Estadísticos

Los datos de biomasa aérea obtenidos en los tres experimentos descritos se analizaron según un diseño factorial, mediante ANOVAs de dos vías. En el experimento de competencia a campo los factores fueron: nivel de defoliación (sin defoliación, defoliación de baja intensidad y defoliación de alta intensidad) y nivel de selectividad de las defoliaciones (selectivo y no selectivo). Por otra parte, en los experimentos de tolerancia realizados a campo y en condiciones de invernáculo los factores fueron: nivel de defoliación (igual que el experimento de competencia a campo) y nivel de identidad de especie (*N. trichotoma* y *C. subaristatum*). Todos los análisis se realizaron utilizando el programa estadístico Infostat®.

4.3 Resultados

4.3.1 Experimento de competencia a campo

En el primer ciclo anual de crecimiento evaluado (2016), los datos de biomasa de *N. trichotoma* variaron de forma significativa con respecto al nivel de intensidad y selectividad de la defoliación ($p=0.0461$; Figura 4.2). Tanto en condiciones de defoliación selectiva como no selectiva la biomasa acumulada por planta fue significativamente mayor en los individuos de *N. trichotoma* del tratamiento control sin defoliación que en el resto de la combinación de tratamientos, con excepción de los individuos de *N. trichotoma* del tratamiento selectivo (individuos de *N. trichotoma* no defoliados) y cuya vegetación circundante estuvo sometida a alta intensidad de defoliación. Durante el segundo ciclo anual de crecimiento analizado (2017), los datos de biomasa de *N. trichotoma* variaron de forma significativa con respecto al nivel de intensidad y selectividad de la defoliación ($p<0.0001$; Figura 4.3). Los individuos de *N. trichotoma* del tratamiento control sin defoliación volvieron a presentar valores mayores de biomasa por individuo en comparación con el resto de las combinaciones de tratamientos.

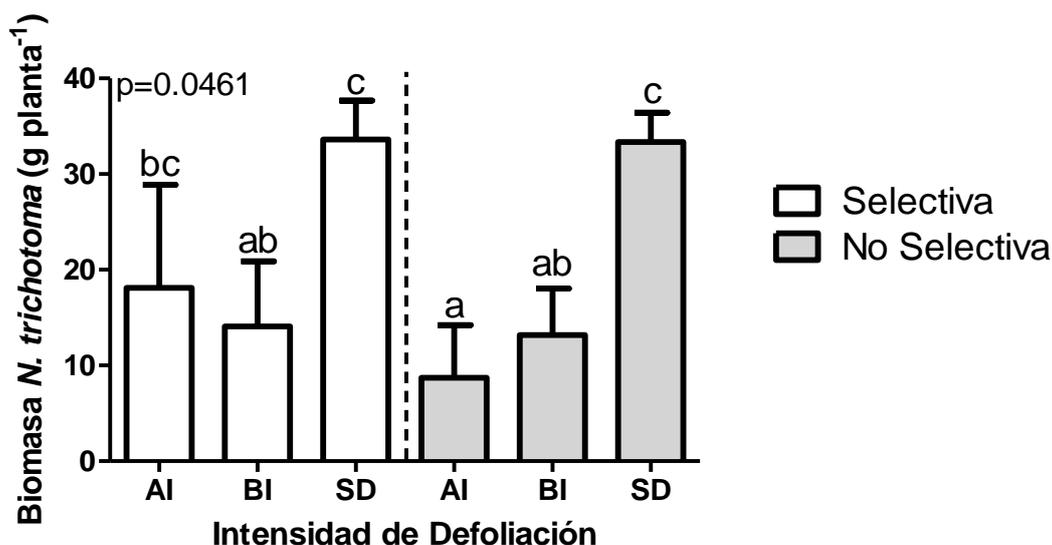


Figura 4.2 Biomasa acumulada de *N. trichotoma* durante la estación de crecimiento 2016, en función del tratamiento defoliación: AI (Alta Intensidad), BI (Baja Intensidad) y SD (Sin Defoliación), y según la selectividad de la defoliación: “selectiva” (barras blancas, defoliación gramíneas palatables únicamente) y “no selectiva” (barras grises, defoliación de *N. trichotoma* y de las gramíneas palatables). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

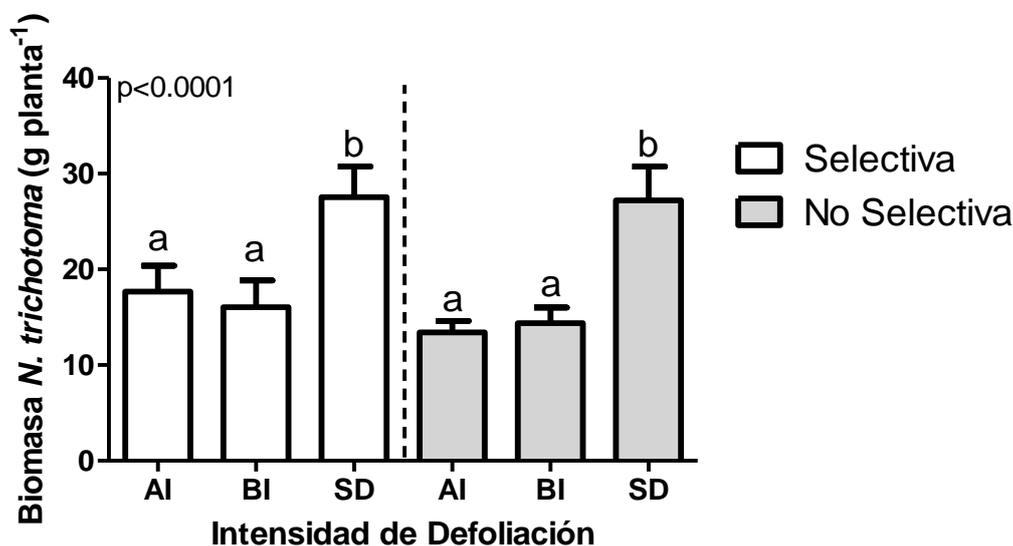


Figura 4.3 Biomasa acumulada de *N. trichotoma* durante la estación de crecimiento 2017, en función del tratamiento defoliación: AI (Alta Intensidad), BI (Baja Intensidad) y SD (Sin Defoliación), y según la selectividad de la defoliación: “selectiva” (barras blancas, defoliación gramíneas palatables únicamente) y “no selectiva” (barras grises, defoliación de *N. trichotoma* y de las gramíneas palatables). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

4.3.2 Experimento de tolerancia a campo.

La biomasa acumulada en ambos años no varió entre especies ($p=0.1122$ en 2016 y $p=0.2109$ en 2017), pero sí lo hizo con la intensidad de corte en cada una de las especies en estudio ($p<0.0001$). La interacción entre ambos factores no fue significativa en ambos años ($p>0.05$). Tanto *N. trichotoma* como *C. subaristatum* presentaron menor biomasa en los tratamientos con defoliación que en el tratamiento control (sin defoliación) (Figura 4.4 y Figura 4.5).

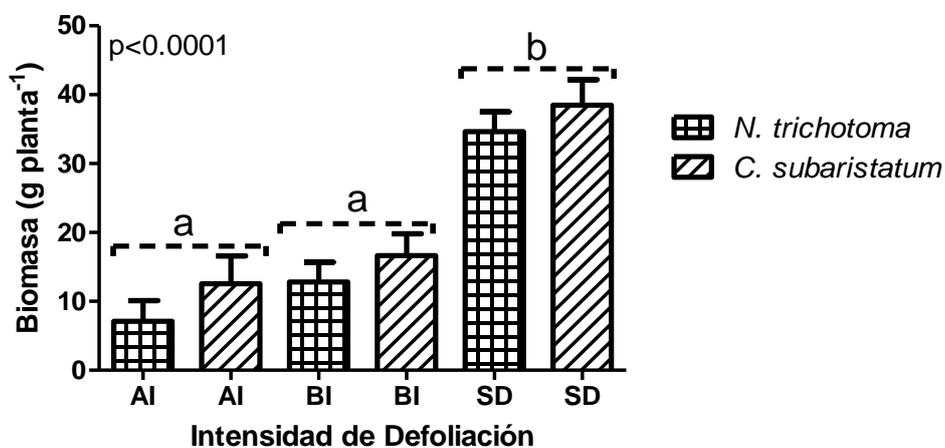


Figura 4.4 Biomasa acumulada de *N. trichotoma* y *C. subaristatum* durante la estación de crecimiento 2016, en función del tratamiento defoliación: AI (Alta Intensidad), BI (Baja Intensidad) y SD (Sin Defoliación). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas ($p<0,05$).

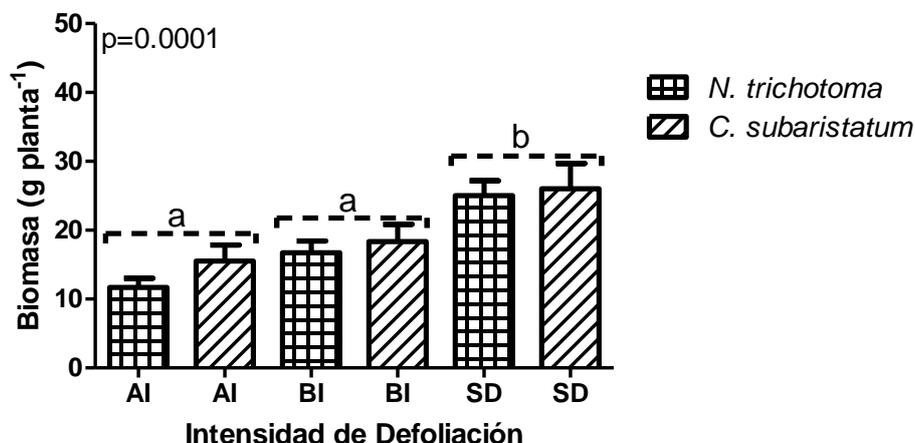


Figura 4.5 Biomasa acumulada de *N. trichotoma* y *C. subaristatum* durante la estación de crecimiento 2017, en función del tratamiento defoliación: AI (Alta Intensidad), BI (Baja Intensidad) y SD (Sin Defoliación). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Por su parte, la biomasa relativizada al área basal de la mata (g cm^{-2}), varió entre las especies ($p = 0.0278$) y la intensidad de defoliación ($p < 0.0001$) en el primer año de muestreo (Figura 4.6), existiendo una interacción significativa entre ambos factores ($p = 0.0399$). En este año, la biomasa por unidad de área basal fue significativamente menor para los individuos de *N. trichotoma* sujetos a defoliaciones con respecto a individuos control sin defoliación de ambas especies. Mientras que para este mismo año la biomasa por unidad de área basal de *C. subaristatum* no se diferenció estadísticamente entre los distintos tratamientos de defoliación. Sin embargo, en términos absolutos la biomasa por unidad de área basal de individuos de *C. subaristatum* fue máxima en plantas no defoliadas, intermedia en plantas con baja intensidad de defoliación, y mínima en plantas con alta intensidad de defoliación. En el segundo año de muestreo no hubo diferencias significativas entre especies ($p = 0.2109$), ni entre tratamientos de defoliación (Figura 4.7).

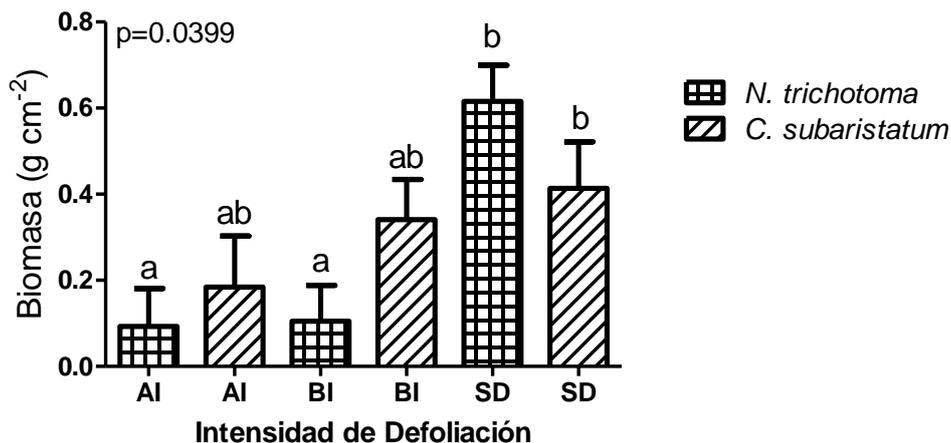


Figura 4.6 Biomasa acumulada relativa al área basal viva de la mata (g/cm²) de *N. trichotoma* y *C. subaristatum* durante la estación de crecimiento 2016, en función del tratamiento defoliación: AI (Alta Intensidad), BI (Baja Intensidad) y SD (Sin Defoliación). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

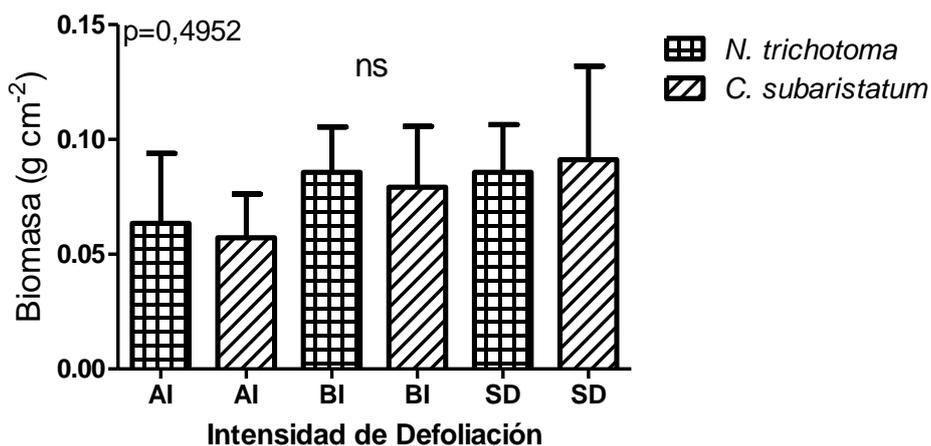


Figura 4.7 Biomasa acumulada relativa al área basal viva de la mata (g/cm²) de *N. trichotoma* y *C. subaristatum* durante la estación de crecimiento 2017, en función del tratamiento defoliación: AI (Alta Intensidad), BI (Baja Intensidad) y SD (Sin Defoliación). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media, “ns” indica diferencias no significativas entre los tratamientos ($p > 0,05$).

4.3.3 Experimento en invernáculo.

La biomasa acumulada a lo largo del experimento, varió de forma significativa con la intensidad del pastoreo ($p < 0.0001$) y entre las especies estudiadas ($p < 0.013$) (Figura 4.8). La interacción entre ambos factores fue marginalmente significativa ($p = 0.0774$). La biomasa de *N. trichotoma* no se diferenció entre los dos niveles que implicaban defoliación y el control sin defoliación, aunque en términos absolutos fue mayor en el tratamiento sin defoliación que en los tratamientos con defoliación. En tanto, la biomasa acumulada de *C. subaristatum* fue significativamente menor en el tratamiento de nivel de intensidad alta de defoliación con respecto a los otros dos tratamientos.

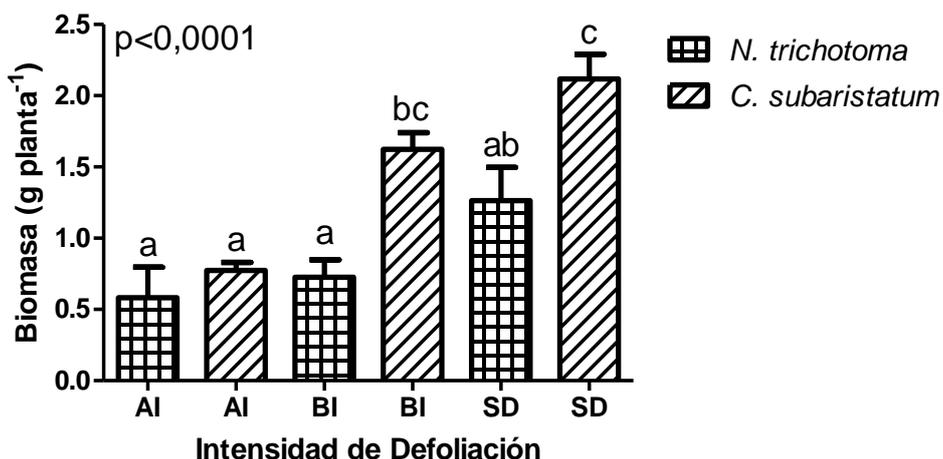


Figura 4.8 Biomasa acumulada de *N. trichotoma* y *C. subaristatum* a lo largo del experimento en invernáculo, en función del tratamiento defoliación: AI (Alta Intensidad), BI (Baja Intensidad) y SD (Sin Defoliación). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Por último, el número de macollos final varió significativamente entre las especies ($p < 0.0001$) y la intensidad de defoliación ($p < 0.0001$) (Figura 4.9), existiendo una interacción significativa entre ambos factores ($p = 0.0428$) y siendo el número de macollos mayor en *N. trichotoma*. El número de macollos por planta de *N. trichotoma* fue mayor en el tratamiento control sin defoliación que en los tratamientos con defoliación. En cambio, el número de macollos por planta de *C. subaristatum* en el tratamiento control sin defoliación fue similar que en los tratamientos con defoliación. En términos absolutos, en las dos especies en estudio el número de macollos por planta fue mínimo a alta intensidad de defoliación, intermedio a baja intensidad de defoliación y máximo sin defoliación.

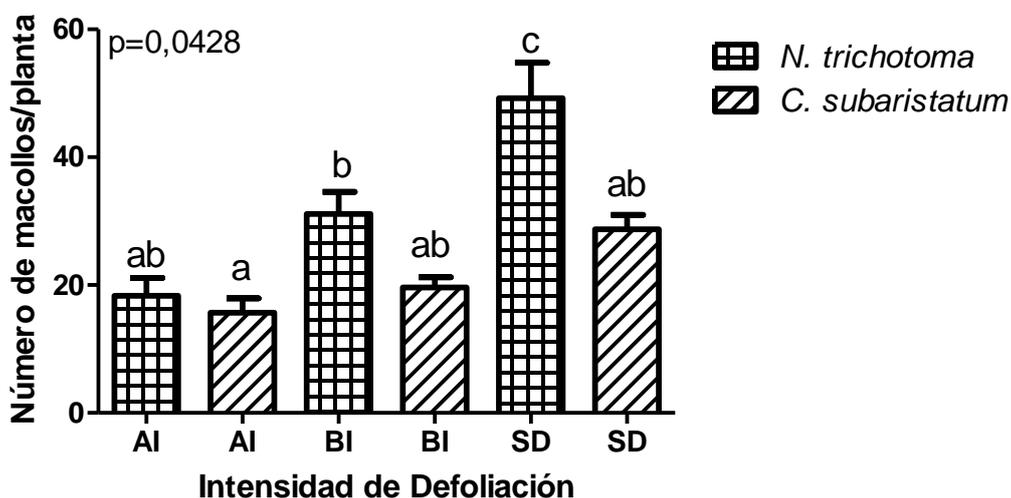


Figura 4.9 Número de macollos de *N. trichotoma* y *C. subaristatum* medidos al final del experimento en invernáculo, en función del tratamiento defoliación: AI (Alta Intensidad), BI (Baja Intensidad) y SD (Sin Defoliación). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

4.4 Discusión

Los resultados obtenidos en el experimento de competencia a campo no fueron consistentes con la hipótesis que las defoliaciones selectivas sobre gramíneas palatables de la comunidad de pastizal creciendo en competencia aparente con individuos de *N. trichotoma* no defoliados, reducen la habilidad competitiva de las primeras, favoreciendo a esta última especie en la competencia interespecífica. En los dos años del experimento de competencia a campo, *N. trichotoma* acumuló más biomasa durante el ciclo anual de crecimiento cuando creció rodeada de gramíneas palatables sin defoliar que cuando creció rodeada de gramíneas palatables defoliadas. Estos resultados contradicen que el pastoreo selectivo de las gramíneas palatables favorece a las gramíneas no palatables, efecto beneficioso comprobado en numerosas especies y comunidades de pastizal (p.ej.: Anderson y Briske, 1995; Distel, 2016; Kempy *et al.*, 1996; Moore, 1970; Moretto y Distel, 1999). Moretto y Distel (1999) demostraron que las defoliaciones selectivas sobre *N. longiglumis* (ex *Stipa clarazii*, gramínea palatable) favorecieron el crecimiento de *N. trichotoma*.

El estado de las plantas de *N. trichotoma* utilizadas en el experimento de competencia a campo podría explicar, al menos en parte, lo inesperado de los resultados obtenidos. Al inicio del experimento las plantas acumulaban material senescente en pie, y luego del corte de limpieza rebrotaron de manera desigual entre ellas, en función de la densidad de macollos vivos presentes. Esta condición quedó reflejada en la dispersión de los datos de biomasa acumulada por planta (ver Figuras 4.2 y 4.3). Por lo tanto, es necesario reconocer que lo mencionado constituye una influencia extraña no controlada, y que podría haber influido en los resultados. Otra posibilidad es que, dado que la humedad del suelo se mantuvo relativamente alta en los dos ciclos de crecimiento en que se realizó el experimento, la competencia por agua entre *N. trichotoma* y las gramíneas palatables que las rodeaban haya estado reducida.

En lo que respecta a tolerancia a la defoliación, los resultados de los experimentos realizados no fueron consistentes entre sí. En el experimento a campo, cuando la biomasa acumulada se expresó por planta, *N. trichotoma* y *C. subaristatum* no se diferenciaron entre sí, acumulando más biomasa sin defoliación que con defoliaciones de baja o alta intensidad. Es decir, mostraron tolerancia incompleta a las defoliaciones. En cambio, cuando la biomasa acumulada se expresó por unidad de área basal, las dos especies

toleraron de manera completa la defoliación, excepto *N. trichotoma* en el experimento a campo 2016 cuando mostró tolerancia incompleta.

Por otra parte, en el experimento de tolerancia en invernáculo, las dos especies toleraron las defoliaciones de manera completa, excepto *C. subaristatum* cuando fue sometida a alta intensidad de defoliación. Considerando la tolerancia en función del macollaje, en el experimento de invernáculo se observó tolerancia completa en *C. subaristatum* e incompleta en *N. trichotoma*. Vale destacar, que las interpretaciones brindadas están limitadas por la alta dispersión de los datos. En términos absolutos, salvo excepciones, en las dos especies la biomasa acumulada o el macollaje sin defoliación superaron a la biomasa acumulada o al macollaje con defoliación (tolerancia incompleta). En síntesis, parte de los resultados corroboraron la hipótesis que *N. trichotoma* y *C. subaristatum* presenta igual tolerancia a la defoliación.

Nassella trichotoma es una especie no palatable debido al alto contenido de carbohidratos estructurales en sus hojas y, como consecuencia, la baja digestibilidad de las mismas (Campbell y Barkus, 1965). Los resultados del presente trabajo no apoyan la hipótesis que la baja palatabilidad se relaciona con una menor tasa de crecimiento o menor producción de biomasa ante eventos de defoliación (Grime, 1979; Hanley *et al.*, 2007; Skogsmyr *et al.*, 1992). Por el contrario, y de acuerdo con otros autores (Badgery *et al.*, 2005; Distel *et al.*, 2007), *N. trichotoma* fue capaz de crecer al mismo nivel y recuperar su biomasa bajo las mismas condiciones de defoliación que una especie palatable. Esto podría deberse a que *N. trichotoma* presenta una alta densidad de macollos con respecto a *C. subaristatum* (ver Figura 4.9) (Distel *et al.*, 2007). Un abundante macollaje estaría relacionado con una mayor biomasa fotosintéticamente activa, necesaria para el rebrote y la recuperación post-defoliación (McNaughton, 1983). Por lo tanto, contrariamente a lo propuesto por algunos autores, los resultados aquí presentados no aportan evidencia a la existencia de un compromiso entre el desarrollo de mecanismos de evitación y tolerancia a la defoliación (Herms y Mattson, 1992). *Nassella trichotoma* parecería presentar características de una especie tolerante al pastoreo (Anderson y Briske, 1995), en la abundante producción de macollos y de biomasa aérea en respuesta a la defoliación (Strauss y Agrawal, 1999), especialmente en condiciones de baja intensidad de defoliación. Estos resultados podrían estar relacionados con la tolerancia al estrés de *N. trichotoma* (Grime, 1979). Esta especie ha evolucionado en ambientes con períodos de sequía y baja disponibilidad de nutrientes, lo que explicaría por qué puede sobrevivir

(Distel *et al.*, 2007) y reponer su biomasa incluso ante disturbios y competencia intensos (Badgery *et al.*, 2008a). De acuerdo a lo postulado por Distel *et al.* (2007), *N. trichotoma* parecería poseer tanto mecanismos de evitación como de tolerancia al pastoreo. Según estos autores, este hecho estaría relacionado con el ambiente original en el cual *N. trichotoma* evolucionó: ambientes con recurrentes disturbios, como sequías y fuego.

En cuanto a *C. subaristatum*, mostró un comportamiento consistente con la hipótesis que las especies palatables poseen una tasa de crecimiento relativa mayor en comparación con especies no palatables (Hanley *et al.*, 2007), y que *C. subaristatum* puede llegar a sobrecompensar la pérdida de biomasa por defoliación (Oesterheld *et al.*, 1992). En sitios dominados por *C. subaristatum*, un disturbio de intensidad baja permitiría mantener una buena cobertura de los individuos adultos, limitando la invasión de gramíneas no palatables como *N. trichotoma*.

En el marco de las limitaciones que presentó el presente estudio, y que se mencionaron con anterioridad, los resultados de este capítulo de la tesis contradicen que el pastoreo selectivo de las gramíneas palatables favorece a las gramíneas no palatables en la competencia por recursos. Por otra parte, parte de los resultados de este capítulo de la tesis corroboraron la hipótesis que *N. trichotoma* y *C. subaristatum* presentan igual tolerancia a la defoliación.

Capítulo 5

Variación temporal de la composición química de los rebrotes de *Nassella trichotoma* bajo distintas intensidades de defoliación

5.1 Introducción

Los procesos ecosistémicos tales como la descomposición, la productividad primaria y la herbivoría, son impactados por los atributos funcionales de las plantas (Chapin III *et al.*, 2000). La calidad de los tejidos vegetales constituye un atributo funcional relacionado con la composición química y la digestibilidad del material vegetal en el tracto digestivo de los consumidores primarios (Van Soest *et al.*, 1991). Es por esto que a menudo se asocia el concepto de calidad química al de calidad nutritiva, dado que vincula los constituyentes químicos de los tejidos vegetales con la cantidad y el tipo de nutrientes que el animal puede extraer del consumo de la planta (Stobbs, 1973).

Los pastizales constituyen uno de los ecosistemas más utilizados como forraje para la actividad ganadera (Gang *et al.*, 2014). Los tejidos vegetales de los pastos están compuestos por una alta variedad de compuestos químicos. Los compuestos químicos se pueden dividir entre los que forman parte de la pared celular y aquellos que están contenidos dentro de las células (Van Soest *et al.*, 1991). Al mismo tiempo, se dividen en digeribles y no digeribles, o de baja digestibilidad. En general, los químicos contenidos dentro de la célula forman parte de la fracción altamente digerible, mientras que los que forman parte de la pared celular (comúnmente referidos como fibra) son menos digeribles (Van Arendonk y Poorter, 1994). Las fibras están constituidas por carbohidratos estructurales, que pueden subclasificarse en distintas fracciones acordes a la técnica de medición utilizada. De acuerdo al método de detergentes (Goering y Van Soest, 1970), los carbohidratos estructurales solubles en detergente neutro forman la fracción celulosa, aquellos que lo hacen en detergente ácido la fracción hemicelulosa, y los insolubles en los detergentes la fracción lignina.

Es bien conocido que la composición química de los pastos varía con el desarrollo de las plantas, presentando diferencias entre especies. Por ejemplo, en especies no palatables y palatables del género *Nassella*, con el avance del desarrollo se observó un aumento más rápido del contenido de fibra y una disminución más rápida del contenido de proteínas y minerales en las primeras que en las segundas (Distel *et al.*, 2005). En el caso particular

de *Nassella trichotoma*, esta información es inexistente en el área de estudio de la tesis. Conocerla es importante para vislumbrar la posibilidad de aprovechar los rebrotes de esta especie luego de ser sometida a distintos disturbios (p.ej.: incendios, defoliaciones severas, laboreo).

El objetivo del presente estudio fue determinar la concentración de proteína y de fibra en los tejidos foliares de *N. trichotoma* (1) al final del ciclo de crecimiento en plantas sometidas a distintos niveles de defoliación, y (2) en cada momento de defoliación en plantas sometidas a alta y a baja intensidad de defoliación. Las hipótesis de trabajo establecen una concentración mayor de proteína y menor de fibra al final del ciclo de crecimiento en plantas defoliadas que en plantas no defoliadas, y que una intensidad de defoliación alta atenúa la reducción en el contenido de proteína y el incremento en el contenido de fibra con el avance del desarrollo de *N. trichotoma* a lo largo del ciclo anual de crecimiento.

5.2 Materiales y Métodos

Con el fin de evaluar la variación temporal de la composición química de los rebrotes de *N. trichotoma* sometidos a distintas intensidades de defoliación, se utilizaron los individuos correspondientes al experimento de campo destinado a evaluar la respuesta de tolerancia de *N. trichotoma* a la defoliación (sección 4.2.3 del Capítulo 4). La biomasa fue cosechada entre los meses de abril y diciembre de 2017. Las fechas de análisis de la composición química del material vegetal variaron según la intensidad de defoliación. En cada fecha, la selección de las muestras de biomasa utilizadas para los análisis químicos se realizó al azar entre los individuos sometidos al mismo tratamiento de defoliación. Luego de cada recolección, las muestras fueron secadas en estufa a 60°C por 72h. Posteriormente fueron molidas con un molino Wiley (Thomas Scientific, Swedesboro, NJ, USA), utilizando una malla de 1 mm. El contenido de proteína bruta (PB) se estimó mediante la concentración de nitrógeno obtenida por el método semi-micro de Kjeldahl, multiplicada por el factor 6,25. En tanto que el contenido de fibra detergente neutro (FDN), fibra detergente ácido (FDA) y lignina detergente ácido (LDA) se determinó según el método de los detergentes (Goering y Van Soest, 1970), empleando la tecnología ANKOM (Ankom Technology Corp., Fairpoint, NY, USA). Todas las determinaciones químicas se realizaron por duplicación para 3 individuos por fecha.

5.2.1 Análisis estadístico

Los datos PB, FDN, FDA y LDA fueron analizados por medio de un ANOVA de dos factores (fecha de muestreo e intensidad de defoliación). La comparación de medias se realizó por medio de la prueba de Tukey ($p < 0.05$). Todos los análisis se realizaron utilizando el software InfoStat®.

5.3 Resultados

5.3.1 Contenido de proteína bruta

Al final de la estación de crecimiento, el contenido de PB de *N. trichotoma* tendió a ser mayor ($p = 0.0809$) en la biomasa de los individuos sometidos a alta y baja intensidad de defoliación, con respecto a los individuos control sin defoliación (Figura 5.1).

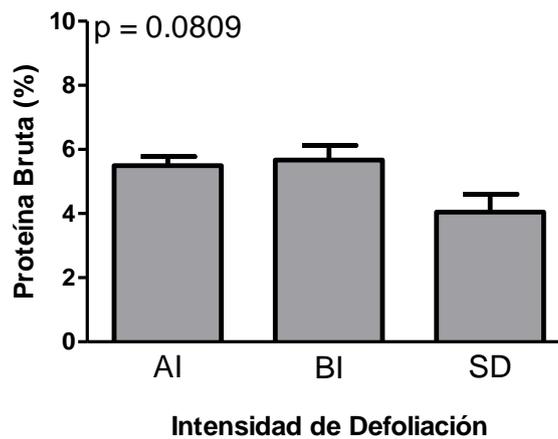


Figura 5.1 Contenido de proteína bruta (%) de la biomasa de *N. trichotoma* medido al final de la estación de crecimiento (diciembre 2017), en función de la intensidad de la defoliación: AI (Alta Intensidad), BI (Baja Intensidad) y SD (Sin Defoliación). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media.

En los tratamientos con alta y con baja intensidad de defoliación el contenido de PB varió significativamente a lo largo del período de muestreo (Figuras 5.2 y 5.3). En el caso de los individuos de *N. trichotoma* sometidos a alta intensidad de defoliación, el contenido de PB fue significativamente mayor en abril y septiembre, en comparación con noviembre y diciembre (Figura 5.2). Por otra parte, en los individuos sometidos a baja intensidad de defoliación, el contenido de PB fue máximo en agosto, intermedio en octubre y mínimo en noviembre y diciembre (Figura 5.3).

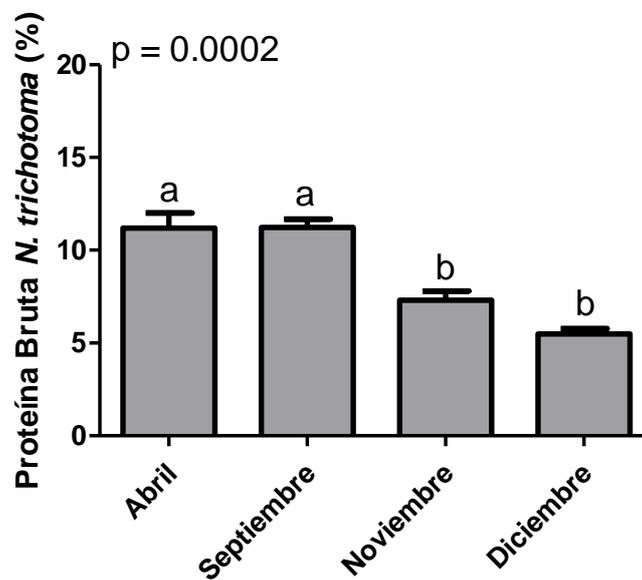


Figura 5.2 Contenido de proteína bruta (%) en plantas de *N. trichotoma* sometidas a alta intensidad de defoliación en las distintas fechas medidas a lo largo del ciclo anual de crecimiento (2017). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

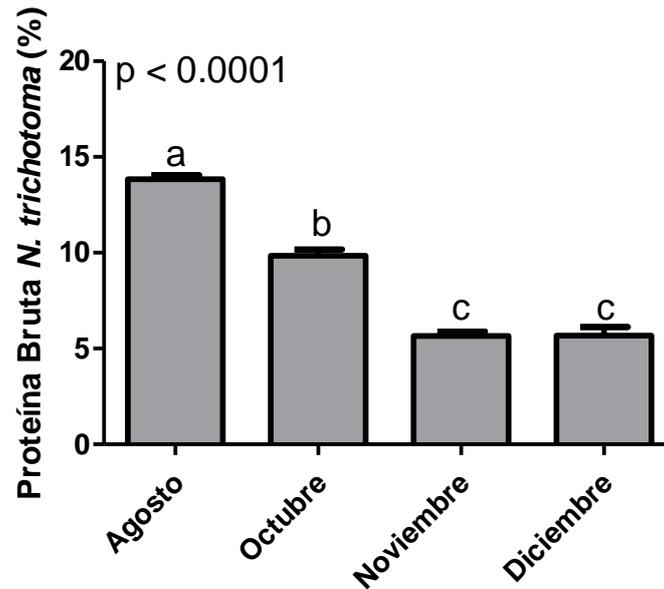


Figura 5.3 Contenido de proteína bruta (%) en plantas de *N. trichotoma* sometidas a baja intensidad de defoliación en las distintas fechas medidas a lo largo del ciclo anual de crecimiento (2017). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

5.3.2 Contenido de fibras

Al final de la estación de crecimiento, el contenido de FDN (celulosa) fue significativamente mayor en los individuos de *N. trichotoma* sometidos a alta y baja intensidad de defoliación, en comparación con los individuos del tratamiento control sin defoliación ($p=0.0126$, Figura 5.4a). Por su parte, el contenido de FDA (hemicelulosa) tendió a ser mayor ($p=0.0767$) en la biomasa de los individuos sometidos a alta y baja intensidad de defoliación, en comparación con el tratamiento control sin defoliación (Figura 5.4b). En tanto el contenido de LDA (lignina) no varió significativamente entre los tratamientos en términos estadísticos ($p=0.1347$), aunque en términos absolutos el contenido de LDA de los sometidos a baja intensidad de defoliación fue mayor al contenido de los individuos defoliados a alta intensidad y los del control sin defoliación (Figura 5.4c).

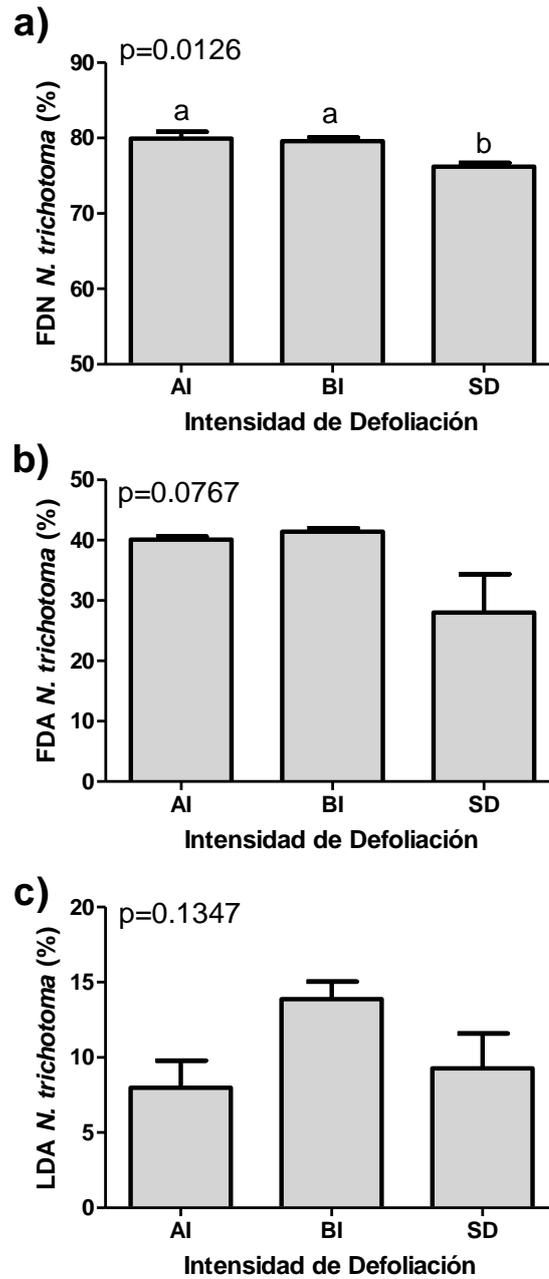


Figura 5.4 Contenido de (a) fibra detergente neutro (FDN), (b) fibra detergente ácido (FDA), y (c) lignina detergente ácido (LDA) de la biomasa de *N. trichotoma* medido al final de la estación de crecimiento (diciembre 2017), en función de la intensidad de la defoliación: AI (Alta Intensidad), BI (Baja Intensidad) y SD (Sin Defoliación). La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas por encima de las barras indican diferencias significativas entre las medias ($p < 0,05$).

En los tratamientos con alta y baja intensidad de defoliación el contenido de fibra varió significativamente a lo largo del período de muestreo, excepto para LDA a alta intensidad de defoliación y FDA a baja intensidad de defoliación (Figuras 5.5 y 5.6). A alta intensidad de defoliación, el contenido de FDN fue menor en octubre que en las restantes fechas de muestreo, mientras que el contenido de FDA fue menor en septiembre y octubre que en las restantes fechas de muestreo. A baja intensidad de defoliación, el contenido de FDN y de LDA fue mayor en diciembre que en agosto y octubre y, en términos absolutos, el contenido de FDA mayor en noviembre y diciembre que en agosto y octubre.

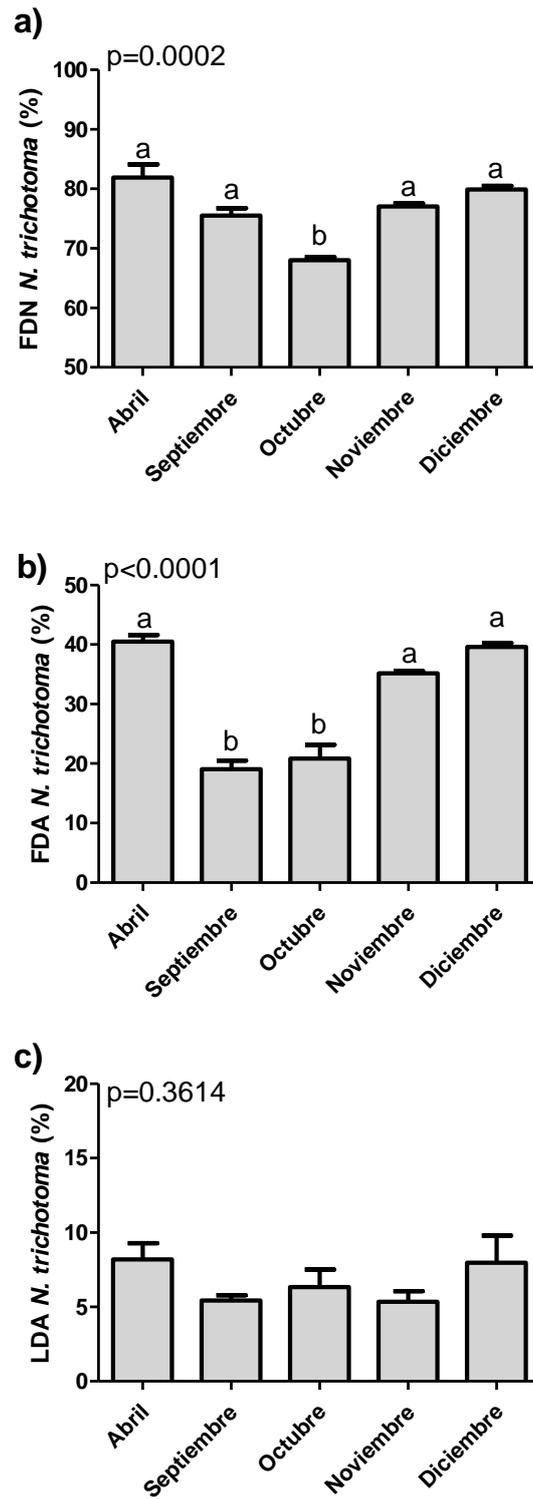


Figura 5.5 Contenido de (a) fibra detergente neutro (FDN), (b) fibra detergente ácido (FDA), y (c) lignina detergente ácido (LDA) de la biomasa de *N. trichotoma* sometida a alta intensidad de defoliación en las distintas fechas medidas a lo largo del ciclo anual de crecimiento 2017. La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas por encima de las barras indican diferencias significativas ($p<0,05$).

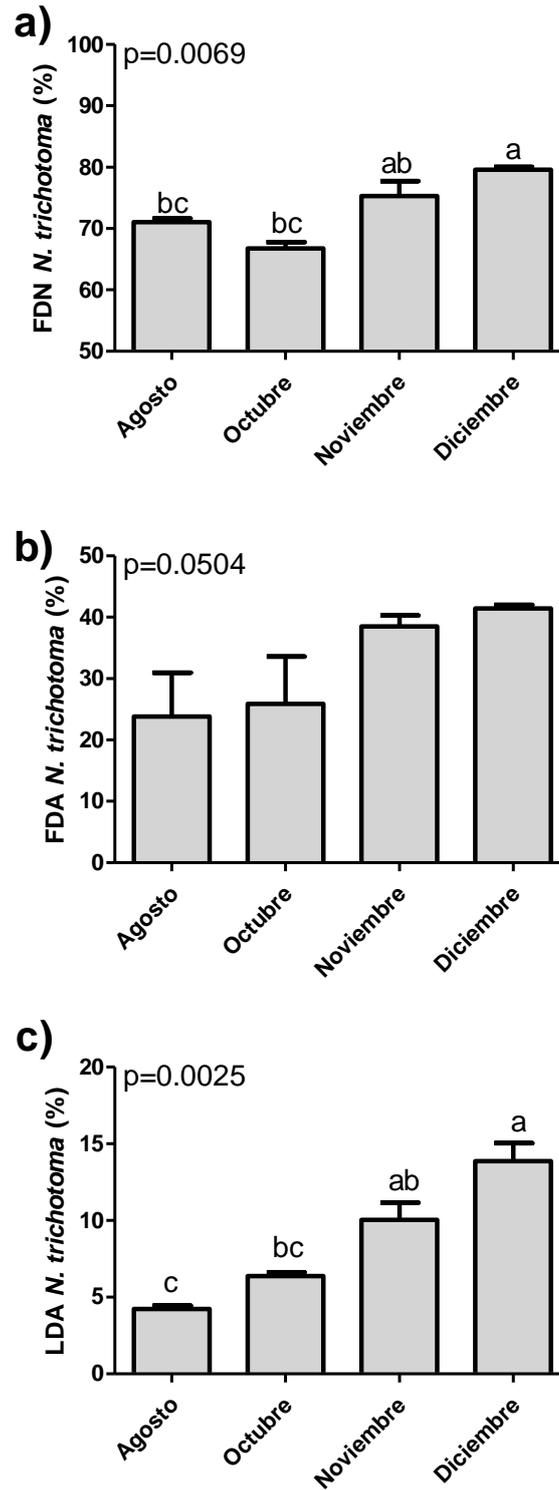


Figura 5.6 Contenido de (a) fibra detergente neutro (FDN), (b) fibra detergente ácido (FDA), y (c) lignina detergente ácido (LDA) de la biomasa de *N. trichotoma* sometida a baja intensidad de defoliación en las distintas fechas medidas a lo largo del ciclo anual de crecimiento 2017. La línea por encima de cada barra representa +1 error estándar de la media. Letras distintas por encima de las barras indican diferencias significativas ($p<0,05$).

5.4 Discusión

Salvo excepciones, los resultados obtenidos no fueron consistentes con los resultados esperados a partir de las hipótesis de una concentración mayor de proteína y menor de fibra al final del ciclo de crecimiento en plantas defoliadas que en plantas no defoliadas, y que una intensidad de defoliación alta atenúa la reducción en el contenido de proteína y el incremento en el contenido de fibra con el avance del desarrollo de *N. trichotoma* a lo largo del ciclo anual de crecimiento. Al final del ciclo de crecimiento la concentración de PB tendió a ser mayor en las plantas defoliadas que en las no defoliadas, mientras que contrario a lo esperado la concentración de FDN y de FDA fue mayor en las plantas defoliadas que en las no defoliadas. De manera similar, la concentración de LDA fue numéricamente mayor en plantas defoliadas a baja intensidad que en el resto de los tratamientos (alta intensidad y control sin defoliación), aunque en términos absolutos estos valores estuvieron muy por encima de valores normales para gramíneas no palatables, lo cual genera dudas sobre la confiabilidad del mismo. Por otra parte, contrario a lo esperado la concentración de PB fue similar y la de FDN y FDA similar o menor en plantas sometidas a intensidad de defoliación baja que en plantas sometidas a intensidad de defoliación alta. En tanto la concentración de LDA fue mayor en plantas sometidas a intensidad de defoliación baja que en plantas sometidas a intensidad de defoliación alta. En síntesis, al final del ciclo de crecimiento la concentración de PB fue similar entre plantas defoliadas y no defoliadas, y la de FDN y FDA mayor en plantas defoliadas que en plantas no defoliadas. En tanto que, la concentración de PB fue similar entre plantas sometidas a alta o baja intensidad de defoliación, y la de FDN y FDA similar o menor en plantas sometidas a baja que a alta intensidad de defoliación.

Los valores de PB cuantificados para *N. trichotoma* (4-14%) estuvieron dentro del rango reportado por otros autores (Campbell y Barkus, 1965; Moretto y Distel, 1997). Parte de los valores estuvieron por debajo del nivel de nitrógeno requerido para el funcionamiento adecuado de los microorganismos del rumen (7,5%) (Van Soest, 1994).

Los valores de FDN de *N. trichotoma* variaron entre 67 y 82%, superando el umbral de FDN a partir del cual el consumo de biomasa por parte del ganado es afectado en forma negativa (60%) (Meissner *et al.*, 1991). Las mayores concentraciones de FDN y FDA se registraron hacia el final del ciclo anual de crecimiento, simultáneamente con el pasaje de la fase de crecimiento vegetativo a la fase de crecimiento reproductivo, caracterizado

por la producción de panojas y tejido con mayor concentración de material estructural (Lodge y Whalley, 1983).

Los valores de lignina calculados como LDA variaron en un amplio rango (4,22 – 13,8%), superando valores reportados para *Nassella tenuissima*, una gramínea no palatable de la región del Caldenal (Moretto y Distel, 2003). Estos autores reportaron un porcentaje promedio de LDA de 7,9%, mientras que para *N. trichotoma* en el trabajo presente fue de 16,2%. Si bien era esperable una concentración máxima de LDA en las plantas de *N. trichotoma* sin defoliación al final del ciclo de crecimiento (Cerqueira *et al.*, 2004; Distel *et al.*, 2005; Laca *et al.*, 2001), el valor absoluto del promedio (13,8%) superó ampliamente el rango de valores común para gramíneas no palatables (Distel *et al.*, 2005). La explicación más plausible es la comisión de errores en la determinación y/o el bajo número de réplicas.

En la búsqueda de posibles explicaciones de los resultados obtenidos, es necesario reconocer que el bajo número de réplicas condiciona la interpretación de los mismos. Dicho esto, y en relación a lo inesperado en relación con la concentración de PB, una explicación posible es el impacto negativo de la defoliación en el crecimiento y funcionamiento del sistema radical de las gramíneas (Briske, 1996; Briske y Richards, 1995; Ferraro y Oesterheld, 2002; Thorton *et al.*, 1993). De ser así, una disminución en la absorción de nutrientes, particularmente nitrógeno, podría explicar la concentración similar de PB entre plantas defoliadas y no defoliadas (con hojas más envejecidas) o entre plantas defoliadas a diferente intensidad. Por otra parte, la mayor concentración de FDN y FDA en plantas defoliadas que en plantas no defoliadas y la concentración FDN y FDA similar o menor en plantas sometidas a baja que a alta intensidad de defoliación da luz a la posibilidad de un incremento en la concentración de fibra como una defensa antiherbívoro inducida (Coughenour, 1985; Karban y Myers, 1989; Tollrian y Harvell, 1999). De ser así contribuiría a explicar, al menos en parte, el reemplazo de las gramíneas palatables por las no palatables en el sistema de pastizal estudiado (Barrera y Frangi, 1997; de Villalobos y Zalba, 2010). El incremento en la concentración de fibra como una defensa inducida acentuaría la baja calidad nutritiva de *N. trichotoma* y el rechazo por el ganado.

Capítulo 6

Conclusiones generales y perspectivas futuras

La hipótesis general que orientó esta tesis se basa principalmente en tres marcos conceptuales. Uno es el propuesto por Grime (1979) sobre el desarrollo de estrategias vegetales, que en parte describe las características que convierten a las especies en invasoras y oportunistas en el aprovechamiento de áreas disturbadas. Otro es el modelo propuesto por Anderson y Briske (1995) sobre características morfológicas y fisiológicas de las especies vegetales que les otorgan habilidades competitivas y resistencia a la herbivoría diferenciales. El restante es el modelo de competencia aparente propuesto por Chaneton y Bonsall (2000), acerca de modificaciones en las relaciones de competencia entre las especies mediadas por el pastoreo selectivo.

Considerando estos modelos en conjunto se esperaba que *Nassella trichotoma* presentara características de especie invasora, con mecanismos de evitación del pastoreo por reducción de la palatabilidad, con tasa de crecimiento y habilidad competitiva menor en relación con especies palatables, y que resultara beneficiada en la competencia por recursos por la defoliación selectiva de las especies palatables y preferidas del pastizal. Los resultados obtenidos por medio de la ejecución de los distintos experimentos aportan evidencia tanto a favor como en contra de las predicciones de los modelos mencionados. De acuerdo a lo esperado, la densidad de semillas de *N. trichotoma* en el banco del suelo fue relativamente elevada, y la distribución espacial-horizontal mostró falta de correspondencia entre la densidad de semillas en el banco del suelo y la vegetación establecida (Capítulo 2). Además, los resultados mostraron que, en consonancia con los modelos teóricos, el reclutamiento de *N. trichotoma* requiere de micrositos con niveles relativamente bajos de competencia en comparación con una especie palatable (Capítulo 3). Esto último sumado a la alta representatividad y escasa variabilidad espacial de *N. trichotoma* en el banco de semillas del suelo contribuiría a explicar su incremento en la composición florística de las comunidades del pastizal serrano. Por otro lado, *N. trichotoma* presentó cierto grado de tolerancia a la defoliación, aunque incompleta (Capítulo 4). Este resultado sugiere que no hay un compromiso fuerte entre el desarrollo de mecanismos de evitación y tolerancia a la defoliación en *N. trichotoma*, contradiciendo lo propuesto por Herms y Mattson (1992). De igual manera y contrario a lo postulado, la defoliación selectiva sobre gramíneas palatables creciendo en competencia aparente con

N. trichotoma no benefició a esta última en la competencia interespecífica (Capítulo 4). Aunque estos resultados deben tomarse con mucha cautela dada la dispersión de los datos, y a la existencia de numerosa evidencia a favor del rol de la selectividad en el incremento de la representatividad de especies no palatables. Por último, los resultados no apoyaron la hipótesis que el disturbio por defoliación mejora la calidad de *N. trichotoma*, al menos a las intensidades de defoliación aplicadas en el estudio presente (Capítulo 5).

Toda la evidencia mencionada, con excepción de la habilidad competitiva aparente de *N. trichotoma* mediada por defoliaciones selectivas de las especies palatables, apoyaría la existencia de procesos y mecanismos ecológicos que le otorgan a la misma un carácter invasor y atributos de especie estrés/disturbio tolerante (Grime, 1979). Características que habría evolucionado en respuesta al ambiente de origen, caracterizado por la recurrencia de condiciones de estrés (sequía, escasas de nutrientes) y disturbio (fuego). Esta diversidad de atributos contribuiría a explicar porqué esta especie se ha convertido en una maleza agresiva no sólo en su ambiente de origen sino también en otras partes del mundo (p.ej.: Australia, Nueva Zelanda, Sudáfrica). La expresión de los mecanismos de tolerancia y evasión le permitirían a *N. trichotoma* invadir las comunidades de pastizal aún ante disturbios esporádicos por fuego o pastoreo. Complementariamente, en las comunidades receptoras donde *N. trichotoma* es una especie exótica, la concurrencia de condiciones ambientales que no limitan su crecimiento, la falta de competidores y la ausencia de enemigos naturales podrían explicar los mayores valores de densidad de semillas y la formación de un banco de semillas permanentes reportados para dichas comunidades.

Aumentos en la representatividad de *N. trichotoma* en la composición florística de los pastizales naturales están asociados a caídas en la receptividad ganadera, y por ende en la productividad animal. Por ejemplo, en pastizales naturales de Australia la invasión de *N. trichotoma* causa una pérdida estimada de 12,5 millones de dólares en producción ganadera (Badgery *et al.*, 2003). Aún en potreros invadidos moderadamente puede causar una reducción en la capacidad de carga del orden del 40% (Westbrooks y Cross, 1993). Sobre esta base, y en términos prácticos, la información recabada en esta tesis es importante dado que sugiere que el mantenimiento de una alta cobertura de especies deseables tendría un papel importante en la prevención de la invasión de *N. trichotoma* en comunidades de pastizal donde está presente. La evitación del sobrepastoreo de las gramíneas palatables, mediante el control de la cantidad de biomasa removida y la

frecuencia de defoliación, constituye una alternativa de manejo racional para mantener a las gramíneas palatables con el vigor necesario para rebrotar y evitar la creación de espacios propicios para el establecimiento de plántulas de *N. trichotoma*. Por otra parte, en comunidades de pastizal ya invadidos por *N. trichotoma*, las defoliaciones no selectivas mediante pastoreos con alta carga animal instantánea y/o el disturbio por quemas controladas representarían alternativas válidas para el mejoramiento de los pastizales.

Los resultados obtenidos en esta tesis generan nuevas preguntas, importantes para el progreso del conocimiento y la aplicación del mismo. En primer lugar, conocer más profundamente el proceso de formación y dinámica del banco de semillas de las especies no palatables sería de utilidad en la planificación de manejo de pastizales, tendiente a reducir la representatividad de las mismas en el banco de semillas del suelo. También sería importante profundizar en el conocimiento del comportamiento evasor/tolerante de la defoliación de *N. trichotoma*, dado que resulta novedoso en el marco de la teoría del compromiso entre invertir en crecimiento o en defensas. Así mismo, es necesario seguir indagando los mecanismos subyacentes en la competencia, tanto directa como aparente, entre las gramíneas palatables y las no palatables. La cuantificación más detallada de la composición química del rebrote de gramíneas no palatables sometidas a alta intensidad de defoliación o disturbadas por fuego, también aportaría conocimiento importante para establecer momento de pastoreo apropiado para beneficio del ganado en detrimento del vigor de las mismas.

Bibliografía

- Aguilera M. O. & Lauenroth W. K. (1993) Seedling establishment in adult neighbourhoods-- Intraspecific constraints in the regeneration of the bunchgrass *Bouteloua gracilis*. *J. Ecol.* **81** , 253–261. [online].
- Anderson V. J. & Briske D. D. (1995) Herbivore-induced species replacement in grasslands: Is it driven by herbivory tolerance or avoidance? *Ecol. Appl.* **5** , 1014–1024.
- Van Arendonk J. J. C. M. & Poorter H. (1994) The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant. Cell Environ.* **17** , 963–970.
- Badgery W B A, Kemp D. R. B., Michalk D. L. A. & C W. M. K. (2008a) Studies of competition between *Nassella trichotoma* (Nees) Hack . ex Arechav . (serrated tussock) and native pastures . 1 . Adult plants. *Aust. J. Agric. Res.* **59** , 226–236.
- Badgery W B A, Kemp D. R. B., Michalk D. L. A. & C W. M. K. (2008b) Studies of competition between *Nassella trichotoma* (Nees) Hack . ex Arechav . (serrated tussock) and native pastures . 2 . Seedling responses. *Aust. J. Agric. Res.* **59** , 237–246.
- Badgery W. B., Kemp D. R., Michalk D. L. & King W. M. (2003) Rethinking the management of serrated tussock, our worst perennial grass weed. *Proc. 11th Aust. Agron. Conf.* , 3.
- Badgery W. B., Kemp D. R., Michalk D. L. & King W. M. C. G. (2005) Competition for nitrogen between Australian native grasses and the introduced weed *Nassella trichotoma*. *Ann. Bot.* **96** , 799–809.
- Badgery WB, Kemp D., Michalk D. & King W. M. G. (2008) Studies of competition between *Nassella trichotoma* (Nees) Hack. ex Arechav.(serrated tussock) and native pastures. 1. Adult plants. *Aust. J. Agric. Res.* **59** , 226–236.
- Barrera M. D. & Frangi J. L. (1997) Modelos de estados y transiciones de la arbustificación de pastizales de Sierra de la Ventana, Argentina. *Ecotropicos* **10** , 161–166.
- Barton K. E. & Koricheva J. (2010) The Ontogeny of Plant Defense and Herbivory: Characterizing General Patterns Using Meta-Analysis. *Am. Nat.* **175** , 481–493. [online]. Available from: <http://hdl.handle.net/10255/dryad.1045>.
- Belsky A. J. (1986) Does herbivory benefit plants? a review of the evidence. *Am. Nat.* **127** , 870–892.
- Berendse F. . & Elberse W. T. (1990) Competition and nutrient losses from the plant. In: *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants* (ed M. L. C. & T. L. P. (eds H. Lambers, H. Konings) pp. 269–284 SPB Academic Publishing, The Hage.
- Bertiller M. B. (1992) Seasonal variation in the seed bank of a Patagonian grassland in relation to grazing and topography. *J. Veg. Sci.* **3** , 47–54.
- Bertiller M. B. (1996) Grazing effects on sustainable semiarid rangelands in Patagonia: The state and dynamics of the soil seed bank. *Environ. Manage.* **20** , 123–132.
- Bilenca D. & Miñarro F. (2004) *Identificación de áreas valiosas de pastizal (AVPs) en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Boege K. & Marquis R. J. (2005) Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends Ecol. Evol.* **20** , 441–448.

- Briske D. D. (1996) Strategies of Plant Survival in Grazed Systems : A Functional Interpretation. In: *The Ecology and Management of Grazing Systems* (ed J. Hodgson and A.W. Illiu) pp. 37–67 CAB International, Wallingford (United Kingdom).
- Briske D. D., Fuhlendorf S. D. & Smeins F. E. (2005) State-and-transition models, thresholds, and rangeland health: A synthesis of ecological concepts and perspectives. *Rangel. Ecol. Manag.* **58**, 1–10.
- Briske D. D. & Richards J. H. (1995) *PLANT RESPONSES TO DEFOLIATION: A PHYSIOLOGICAL, MORPHOLOGICAL AND DEMOGRAPHIC EVALUATION*. *Wildland plants: physiological ecology and developmental morphology*.
- Burgos J. J. (1971) Clima de la Provincia de Buenos Aires en relación con la vegetación natural y el suelo. *Inst. Nac. Tecnol. Agropecu.* [online].
- Busso C. A. & Bonvissuto G. L. (2009) Soil seed bank in and between vegetation patches in arid Patagonia, Argentina. *Environ. Exp. Bot.* **67**, 188–195.
- Cabin R. J. & Marshall D. L. (2014) The demographic role of soil seed banks . I . Spatial and temporal comparisons of below- and above-ground of the desert populations mustard *Lesquerella fendleri*. *J. Ecol.* **88**, 283–292.
- Cabrera A. (1971) Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín la Soc. Argentina Botánica XIV*.
- Caldwell M. M., Richards J. H., Johnson D. A., Nowak R. S. & Dzurec R. S. (1981) Coping with herbivory: Photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid Agropyron bunchgrasses. *Oecologia* **50**, 14–24.
- Callaway R. M., Thelen G. C., Rodriguez A. & Holben W. E. (2004) *Soil biota and exotic plant invasion*. [online]. Available from: <https://www.nature.com/articles/nature02322> [Accessed October 17, 2019].
- Campbell M. H. (1982a) The biology of Australian weeds. 9. *Nassella trichotoma* (Nees) Arech. *J. Aust. Inst. Agric. Sci.* **48**, 76–84. [online].
- Campbell M. H. (1982b) The biology of Australian weeds. 9. *Nassella trichotoma* (Nees) Arech. *J. Aust. Inst.* [online]. Available from: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19830502533> [Accessed September 18, 2019].
- Campbell M. H. & Barkus B. (1965) The effect of supplementing serrated tussock (*Nassella trichotoma*) with urea and molasses on the liveweight of sheep. *Aust. J. Exp. Agric.* **5**, 262–267.
- Cappannini D., Scoppa C. O. & Vargas Gil J. (1971) Suelos de las Sierras Australes de la Provincia de Buenos Aires. In: *Reunión Sobre Geología de las Sierras Australes Bonaerenses* pp. 203–234 Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires., La Plata.
- Chaneton E. J. & Bonsall M. B. (2000) Enemy-mediated apparent competition: Empirical patterns and the evidence. *Oikos* **88**, 380–394.
- Chaneton E. J., Perelman S. B., Omacini M. & Leon R. J. C. (2002) Grazing, environmental heterogeneity, and alien invasions in temperate Pampa grasslands. *Biol. Invasions* **4**, 7–24.
- Chapin III F. S., Zavaleta E. S., Eviner V. T. *et al.* (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**, 234–242.
- Cingolani A. M., Noy-meir I. & Díaz S. (2005) Grazing Effects on Rangeland Diversity : a Synthesis of Contemporary Models. *Ecol. Appl.* **15**, 757–773.
- Connor H. E. (1960) *Nassella tussock* in Argentina. *New Zeal. J. Agric.* **100**, 18–21.

- Coughenour M. B. (1985) Graminoid Responses to Grazing by Large Herbivores: Adaptations, Exaptations, and Interacting Processes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **72** , 852–863.
- Dangremond E. M., Pardini E. A. & Knight T. M. (2010) Apparent competition with an invasive plant hastens the extinction of an endangered lupine. *Ecology* **91** , 2261–2271.
- Daubenmire R. F. (1959) Canopy coverage method of vegetation analysis. *Northwest Sci.* [online]. Available from: <https://ci.nii.ac.jp/naid/10021811199/> [Accessed September 20, 2019].
- Davis M. A., Grime J. P. & Thompson K. (2000) Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility. *J. Ecol.* **88** , 528–534.
- Davis M. A., Thompson K. & Grime J. P. (2005) Invasibility: The local mechanism driving community assembly and species diversity. *Ecography (Cop.)*. **28** , 696–704.
- DeBano L., Neary D. & Ffolliott P. (1998) *Fire effects on ecosystems*. (ed John Wiley & Sons). John Wiley & Sons, London. [online]. Available from: <https://books.google.com/books?hl=es&lr=&id=cFxtriC2EDkC&oi=fnd&pg=PR15&dq=%09DeBano,+L.F.,+Neary,+D.G.,+Ffolliott,+P.F.,+1998.+Fire+Effects+on+Ecosystems.+Wiley,+New+York.&ots=lyDwevQPfi&sig=0dysMy2Cm4YtuJsILPvoS8ZzYx4> [Accessed September 29, 2019].
- Distel R. A. (2016) Grazing ecology and the conservation of the Caldenal rangelands, Argentina. *J. Arid Environ.* **134**, 49-55.
- Distel R. A. & Boó R. (1996) Vegetation states and transitions in temperate semiarid rangelands of Argentina. *Proc. Vth Int. Rangel. Congr. Rangelands a Sustain. Biosph.* [online]. Available from: <https://ci.nii.ac.jp/naid/10030347423/> [Accessed September 18, 2019].
- Distel R. A., Didoné N. G. & Moretto A. S. (2005) Variations in chemical composition associated with tissue aging in palatable and unpalatable grasses native to central Argentina. *J. Arid Environ.* **62** , 351–357.
- Distel R. A., Moretto A. S. & Didoné N. G. (2007) Regrowth capacity in relation to defence strategy in *Stipa clarazii* and *Stipa trichotoma*, native to semiarid Argentina. *Austral Ecol.* **32** , 651–655.
- Distel R. A., Pelaez D. V. & Fernandez O. A. (1992) Germination of *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hackel and *Stipa tenuis* Phil. and seedling survival under field conditions. *Rangel. J.* **14** , 49–55.
- Donelan M. & Thompson K. (1980) Distribution of buried viable seeds along a successional series. *Biol. Conserv.* **17** , 297–311.
- Eckstein R. L., Ruch D., Otte A. & Donath T. W. (2012) Invasibility of a nutrient-poor pasture through resident and non-resident herbs is controlled by litter, gap size and propagule pressure. *PLoS One* **7** e41887.
- Edwards G. R. & Crawley M. (1999) Herbivores, seed banks and seedling recruitment in mesic grassland. *J. Ecol.* **87** , 423–435.
- Edwards G. R. & Crawley M. J. (1999) Herbivores, seed banks and seedling recruitment in mesic grassland. *J. Ecol.* **87** , 423–435.
- Emery S. M. & Gross K. L. (2006) Dominant species identity regulates invasibility of old-field plant communities. *Oikos* **115** , 549–558.
- Eriksson Å. & Eriksson O. (1997) Seedling recruitment in semi-natural pastures: The effects of disturbance, seed size, phenology and seed bank. *Nord. J. Bot.* **17** , 469–482.
- Ernst R. , Morici E., Estelrich H. D., Muiño W. A. & Ruiz M. A. (2015) Diferentes parches del

- bosque de caldén en la región semiárida central Argentina. *Arch. Zootec* **64** , 245–254.
- Ernst R. D., Vásquez V., Estelrich D. & Morici E. (2017) Grass seeds bank in encroachments of calden rangeland subjected to selective roller-chopping. *Semiárida Rev. la Fac. Agron. UNLPam* **27** , 27–39.
- Fenner M. & Thompson K. (2005) *The ecology of seeds*. Cambridge University Press.
- Ferraro D. O. & Oesterheld M. (2002) Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos* **98** , 125–133.
- Frangi J. L. & Bottino O. J. (1995) Comunidades vegetales de la Sierra de la Ventana, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Rev. la Fac. Agron.* **71** , 93–133.
- Frangi J. L., Ronco M. G., E S. N., Vicari R. L. & Rovetta G. S. (1980) Efecto del fuego sobre la composición y dinámica de la biomasa de un pastizal de Sierra de la Ventana (Bs. As., Argentina). *Darwiniana* **22** , 565–585.
- Gang C., Zhou W., Chen Y. *et al.* (2014) Quantitative assessment of the contributions of climate change and human activities on global grassland degradation. *Environ. Earth Sci.* **72** , 4273–4282.
- Gibson C. C. & Watkinson A. R. (1989) The host range and selectivity of a parasitic plant: *Rhinanthus minor* L. *Oecologia* **78** , 401–406.
- Gibson D. (2009) *Grasses & grassland ecology*. (ed Oxford University Press). Oxford University Press, Oxford, U.K. [online]. Available from: <http://aob.oxfordjournals.org/content/104/6/ix.2.short>.
- Goering H. & Van Soest P. J. (1970) Forage fiber analyses (apparatus, reagents, procedures, and some applications). *USDA Agr Handb.* [online]. Available from: <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201301156229>.
- Goldberg D. E. (1990) *Components of resource competition in plant communities*. (ed Elsevier). Elsevier.
- Goldberg D. E. & Scheiner S. M. (2001) ANOVA and ANCOVA: field competition experiments. *Des. Anal. Ecol. Exp.*
- González Uriarte M. (2002) Geoambientes del suroeste bonaerense. *Vaquero, M.(Comp.). Territ. Econ. y Medio Ambient. en el Sudoeste Bonaerense. Edi UNS. UNS, Bahía Blanca.*
- Grime J. P. (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. (ed U. John Wiley & Sons: Chichester). (John Wiley & Sons: Chichester, UK.
- Grubb P. J. (1977) the Maintenance of Species-Richness in Plant Communities: the Importance of the Regeneration Niche. *Biol. Rev.* **52** , 107–145.
- Hanley M. E., Lamont B. B., Fairbanks M. M. & Rafferty C. M. (2007) Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* **8** , 157–178.
- Haugland E. & Tawfiq M. (2001) Root and shoot competition between established grass species and newly sown seedlings during spring growth. *Grass Forage Sci.* **56** , 193–199.
- Healy A. J. (1945) *Nassella tussock. Field studies and their agricultural significance*. Auckland.
- Hermes D. A. & Mattson W. J. (1992) The dilemma of plants: To grow or defend. *Q. Rev. Biol.* **67** , 283–335.
- Hobbs R. J. & Huenneke L. F. (1992) Disturbance, Diversity, and Invasion: Implications for Conservation. *Conserv. Biol.* **6** , 324–337.

- Holt R. D. (1984) Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *Am. Nat.* **124** , 377–406.
- Humphries T., Chauhan B. S. & Florentine S. K. (2018) Environmental factors effecting the germination and seedling emergence of two populations of an aggressive agricultural weed; *Nassella trichotoma*. *PLoS One* **13** (7).
- Huston M. A. (1997) Hidden treatments in ecological experiments: Re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*. **110**, 449–460.
- Inderjit S., Cadotte M. W. & Colautti R. I. (2005) The ecology of biological invasions: Past, present and future. In: *Invasive Plants: Ecological and Agricultural Aspects* (ed Inderjit) pp. 19–43 Birkhäuser Basel.
- Janeček Š. & Lepš J. (2005) Effect of litter, leaf cover and cover of basal internodes of the dominant species *Molinia caerulea* on seedling recruitment and established vegetation. *Acta Oecologica* **28** , 141–147.
- Joubert D. C. (1984) The soil seed bank under *Nassella* tussock infestations at Boschberg. *South African J. Plant Soil* **1** , 1–3.
- Jutila H. M. (1998) Seed banks of grazed and ungrazed Baltic seashore meadows. *J. Veg. Sci.* **9** , 395–408.
- Karban R. & Myers J. H. (1989) Induced plant responses to herbivory. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Vol. **20**.
- Keeley J. E., Lubin D. & Fotheringham C. J. (2003) Fire and grazing impacts on plant diversity and alien plant invasions in the southern Sierra Nevada. *Ecol. Appl.* **13** , 1355–1374.
- Kemp D. R., Dowling P. M. & Michalk D. L. (1996) Managing the composition of native and naturalised pastures with grazing. *New Zeal. J. Agric. Res.* **39** , 569–578.
- Kiehl K., Kirmer A., Donath T. W., Rasran L. & Hölzel N. (2010) Species introduction in restoration projects - Evaluation of different techniques for the establishment of semi-natural grasslands in Central and Northwestern Europe. *Basic Appl. Ecol.* **11** , 285–299.
- Kristensen M. J. & Frangi J. L. (2015) Chasmophytic vegetation and mesoclimates of rock outcrops in Ventania (Buenos Aires, Argentina). *Boletín la Soc. Argentina Botánica* **50** , 35–46.
- Kriticos D. J., Lamoureaux S., Bourdot G. W. & Pettit W. (2004) *Nassella* tussock: Current and potential distributions in New Zealand. *New Zeal. Plant Prot.* doi: <https://doi.org/10.30843/nzpp.2004.57.6976>.
- Laca E. A., Shipley L. A. & Reid E. D. (2001) Structural Anti-Quality Characteristics of Range and Pasture Plants. *J. Range Manag.* **54** , 413–419.
- Lattera P., Ortega E. Z., Ochoa M. D. C., Vignolio O. R. & Fernández O. N. (2006) Interactive influences of fire intensity and vertical distribution of seed banks on post-fire recolonization of a tall-tussock grassland in Argentina. *Austral Ecol.* **31** , 608–622.
- Lavorel S., Prieur-Richard A. H. & Grigulis K. (1999) Invasibility and diversity of plant communities: From patterns to processes. *Divers. Distrib.* **5** , 41–49.
- Levin D. A. (1990) The seed bank as a source of genetic novelty in plants. *Am. Nat.* **135** , 563–572.
- Liu G., Mao P., Wang Y. & Han J. (2008) Effects of adult neighbour and gap size on seedling emergence and early growth of *Bromus inermis* Leyss. *Ecol. Res.* **23** , 197–205.
- Liu G. X. & Han J. G. (2007) Influence of Grassland Gap on Seedling Establishment of *Leymus*

- Chinensis (Trin.) Tzvel. *Rangel. Ecol. Manag.* **60(6)**, 624–631.
- Lizzi J. M., Garbulsky M. F., Golluscio R. A. & Deregibus A. V. (2007) Mapeo indirecto de la vegetación de Sierra de la Ventana, provincia de Buenos Aires. *Ecol. Austral* **17**, 217–230.
- Llorens E. M. (1995) Viewpoint: The state and transition model applied to the herbaceous layer of Argentina's cañadense forest. *J. Range Manag.* **48**, 442–447.
- Lodge G. M. & Whalley R. D. B. (1983) Seasonal variations in the herbage mass, crude protein and in-vitro digestibility of native perennial grasses on the north-west slopes of New South Wales. *Rangel. J.* **5**, 20–27.
- Loehle C. (1996) Optimal defensive investments in plants. *Oikos* **75**, 299–302.
- Loucougaray G., Bonis A. & Bouzillé J. B. (2004) Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France. *Biol. Conserv.* **116**, 59–71.
- Loydi A. & Distel R. A. (2010) Diversidad florística bajo diferentes intensidades de pastoreo por grandes herbívoros. *Ecol. Austral.* **20(3)**, 281–291.
- Loydi A., Zalba S. M. & Distel R. A. (2012a) Vegetation change in response to grazing exclusion in montane grasslands, Argentina. *Plant Ecol. Evol.* **145**, 313–322.
- Loydi A., Zalba S. M. & Distel R. A. (2012b) Viable seed banks under grazing and enclosure conditions in montane mesic grasslands of Argentina. *Acta Oecologica.* **43**, 8–15.
- Lusk C. S., Lamoureaux S. L., Hurrell G. A. & Bourdôt G. W. (2008) Estimating the fate of seeds in a *Nassella trichotoma* population. *New Zeal. Plant Prot.* **61**, 111–115.
- Marco D. E. & Páez S. A. (2000) Soil Seed Banks on Argentine Seminarural Mountain Grasslands After Cessation of Grazing. *Mt. Res. Dev.* **20**, 254–261.
- Martin M., Morici E. F. A. & Petrucci H. (2019) Efecto del tiempo de pastoreo sobre el banco de semillas y sobre los parámetros estructurales de *Piptochaetium napostaense*. *Semiárida* **28**, 9–15.
- Maschinski J. & Whitham T. G. (1989) The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *Am. Nat.* **134**, 1–19.
- McIntyre S., Lavorel S., Landsberg J. & Forbes T. D. A. (1999) Disturbance response in vegetation – towards a global perspective on functional traits. *J. Veg. Sci.* **10**, 621–630.
- McIntyre S., Lavorel S. & Tremont R. M. (1995) Plant Life-History Attributes: Their Relationship to Disturbance Response in Herbaceous Vegetation. *J. Ecol.* **83**, 31–44.
- McIntyre S., Lavorel S. & Tremont R. M. (1995) Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *J. Ecol.* 31–44.
- McNaughton S. J. (1983) Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* **40**, 329–336.
- Meissner H., Köster H., Nieuwoudt S. H. & Coertze R. J. (1991) Effect of energy supplementation on intake and digestion of early and mid-season ryegrass and *Panicum/Smuts* finger hay, and on in sacco disappearance of various. *S. Afr. J. Anim. Sci.* **21**, 33–42.
- Milberg P. (1995) Soil seed bank after eighteen years of succession from grassland to forest. *Oikos* **72**, 3–13.
- Milchunas D. G., Sala O. E. & Lauenroth W. K. (1988) A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *Am. Nat.* **132**, 87–106.
- Molenberghs G. & Verbeke G. (2010) A family of generalized linear models for repeated

- measures with normal and conjugate random effects. *Stat. Sci.* **25** , 325–347.
- Moore K. A. & Elmendorf S. C. (2006) Propagule vs. niche limitation: Untangling the mechanisms behind plant species' distributions. *Ecol. Lett.* **9** , 797–804.
- Moore R. M. (1970) South-eastern temperate woodlands and grasslands. In: *Australian Grasslands* pp. 169–190 Australian National University Press, Canberra.
- Moretto A. S. & Distel R. A. (1997) Competitive interactions between palatable and unpalatable grasses native to a temperate semi-arid grassland of Argentina. *Plant Ecol.* **130** , 155–161.
- Moretto A. S. & Distel R. A. (1998) Requirement of vegetation gaps for seedling establishment of two unpalatable grasses in a native grassland of central Argentina. *Austral Ecol.* **23** , 419–423.
- Moretto A. S. & Distel R. A. (1999) Effects of selective defoliation on the competitive interaction between palatable and unpalatable grasses native to a temperate semi-arid grassland of Argentina. *J. Arid Environ.* **42** , 167–175.
- Moretto A. S. & Distel R. A. (2003) Decomposition of and nutrient dynamics in leaf litter and roots of *Poa ligularis* and *Stipa gyneriodes*. *J. Arid Environ.* **55** , 503–514.
- Morici E., Doménech-García V., Gómez-Castro G., Kin A., Saenz A. & Rabotnikof C. (2009) Diferencias estructurales entre parches de pastizal del caldenal y su influencia sobre el banco de semillas, en la provincia de La Pampa, Argentina. *Agrociencia* **43** , 529–537.
- Oosterheld M. & Sala O. E. (1990) Effects of grazing on seedling establishment: the role of seed and safe-site availability. *J. Veg. Sci.* **1** , 353–358.
- Oosterheld M., Sala O. E. & McNaughton S. J. (1992) Effect of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale. *Nature.* **356** , 234–236.
- Olf H. & Ritchie M. E. (1998) Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends Ecol. Evol.* **13** , 261–265.
- Oliva G., Paredes P., Ferrante D., Cepeda C. & Rabinovich J. (2019) Remotely sensed primary productivity shows that domestic and native herbivores combined are overgrazing Patagonia. *J. Appl. Ecol.* **56** , 1575–1584.
- Orrock J. L., Witter M. S. & Reichman O. J. (2008) Apparent competition with an exotic plant reduces native plant establishment. *Ecology* **89** , 1168–1174.
- Ortega M., Levassor C. & Peco B. (1997) Seasonal dynamics of Mediterranean pasture seed banks along environmental gradients. *J. Biogeogr.* **24** , 177–195.
- Osem Y., Perevolotsky A. & Kigel J. (2006) Size traits and site conditions determine changes in seed bank structure caused by grazing exclusion in semiarid annual plant communities. *Ecography (Cop.)*. **29** , 11–20.
- Oyarzabal M., Clavijo J., Oakley L. *et al.* (2018) Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecol. Austral* **28** , 40–63.
- Page M. J. & Beeton R. J. . (2011) Is the removal of domestic stock sufficient to restore semi-arid conservation areas? *Pacific Conserv. Biol.* **6** , 245–253.
- Peco B., Ortega M. & Levassor C. (1998) Similarity between seed bank and vegetation in Mediterranean grassland: a predictive model. *J. Veg. Sci.* **9** , 815–828.
- Pehrsson O. (1988) Effects of grazing and inundation on pasture quality and seed production in a salt marsh. *Vegetatio* **74** , 113–124.
- Perez C. A. & Frangi J. L. (2007) Grassland Biomass Dynamics along an Altitudinal Gradient

- in the Pampa. *J. Range Manag.* **53**, 518–528.
- Saint Pierre C., Busso C. A., Montenegro O. A. *et al.* (2004) Direct assessment of competitive ability and defoliation tolerance in perennial grasses. *Can. J. Plant Sci.* **84**, 195–204.
- Pyšek P., Richardson D. M., Rejmánek M., Webster G. L., Williamson M. & Kirschner J. (2004) Alien plants in checklists and floras: Towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon* **53**, 131–143.
- Rees M., Condit R., Crawley M., Pacala S. & Tilman D. (2001) Long-term studies of vegetation dynamics. *Science (80-.)*. **293**, 650–655.
- Richardson D. M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M. G., Dane Panetta F. & West C. J. (2000) Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Divers. Distrib.* **6**, 93–107.
- Di Rienzo J. A., Macchiavelli R. & F Casanoves F. C. A. (2010) Modelos lineales mixtos en Infostat. *Grup. InfoStat, FCA, UNC, Argentina*. URL <http://www.infostat.com.ar>.
- Roberts H. A. (1981) Seed banks in soils. *Adv. Appl. Ecol.* **6**, 1-55.
- Rusch G. M. & Oesterheld M. (1997) Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos* **78**, 519-526.
- Russi L., Cocks P. S. & Roberts E. H. (1992) Seed Bank Dynamics in a Mediterranean Grassland. *J. Appl. Ecol.* **29**, 763–771.
- Sala O. E., Oesterheld M., León R. J. C. & Soriano A. (1986) Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* **67**, 27–32.
- Sala O E, Oesterheld M., Soriano A. & Aires B. (1986) Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina * Departamento de Ecología , Facultad de Agronomía , Universidad de Buenos Aires , Avenida San Martín tochaetium montevidense , Ambrosia tenuifolia , Eclipta bellid. *Phytocoenologia* , 27–32.
- Shea K. & Chesson P. (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends Ecol. Evol.* **17**, 170–176.
- Silvertown J. & Smith B. (1989) Germination and population structure of spear thistle *Cirsium vulgare* in relation to experimentally controlled sheep grazing. *Oecologia* **81**, 369–373.
- Simberloff D., Martin J. L., Genovesi P. *et al.* (2013) Impacts of biological invasions: What's what and the way forward. *Trends Ecol. Evol.* **28**, 58–66.
- Skogsmyr I., Fagerström T. & Fagerstrom T. (1992) The Cost of Anti-Herbivory Defence: An Evaluation of Some Ecological and Physiological Factors. *Oikos* **64**, 451–457.
- Smith M. D. & Knapp A. K. (1999) Exotic plant species in a C4-dominated grassland: Invasibility, disturbance, and community structure. *Oecologia* **120**, 605–612.
- Van Soest P. J., Robertson J. B. & Lewis B. A. (1991) Methods for Dietary Fiber, Neutral Detergent Fiber, and Nonstarch Polysaccharides in Relation to Animal Nutrition. *J. Dairy Sci.* **74**, 3583–3597.
- Van Soest P. (1994) Nutritional ecology of the ruminant., 2nd edn (Comstock Publishing Associates/Cornell University Press: Ithaca, NY, USA).
- Stobbs T. H. (1973) The effect of plant structure on the intake of tropical pastures. II.* Differences in sward structure, nutritive value, and bite size of animals grazing *Setaria Anceps* and *Chloris Gayana* at various stages of growth. *Aust. J. Agric. Res.* **24**, 821–829.
- Strauss S. Y. & Agrawal A. A. (1999) The ecology and evolution of plant tolerance to

- herbivory. *Trends Ecol. Evol.* **14**, 179–185.
- Suwa T. & Maherali H. (2008) Influence of nutrient availability on the mechanisms of tolerance to herbivory in an annual grass, *Avena barbata* (Poaceae). *Am. J. Bot.* **95**, 434–440.
- Taylor N. (1987) *Ecological aspects of nassella tussock (Stipa trichotoma)*. (ed D. of S. and I. R. Botany Division). Department of Science and Industrial Research, Lincoln, New Zealand.
- Thompson K. (2000) *The functional ecology of soil seed banks In: Fenner M (ed) Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2nd edn. CAB International, Wallingford. [
- Thorton B., Millard P., Duff E. I. & Buckland S. T. (1993) The relative contribution of remobilization and root uptake in supplying nitrogen after defoliation for regrowth of laminae in four grass species. *New Phytol.* **124**, 689–694.
- Tilman D. (1985) The resource-ratio hypothesis of plant succession. *Am. Nat.* **125**, 827–852.
- Tollrian R. & Harvell C. (1999) *The ecology and evolution of inducible defenses*. Princeton University Press.
- Vargas Gil J. R. & Scoppa C. O. (1973) Suelos de la Provincia de Buenos Aires. *Rev. Investig. Agropecu.*
- Viljoen B. D. (1999) Influence of adjuvants on tetrapion efficacy for nassella tussock (*Stipa trichotoma* Nees) control and subsequent seedling establishment: A preliminary study. *South African J. Plant Soil* **16**, 102–105.
- de Villalobos A. E. & Zalba S. M. (2010) Continuous feral horse grazing and grazing exclusion in mountain pampean grasslands in Argentina. *Acta Oecologica* **36**, 514–519.
- Vitousek P. M. (1990) Biological Invasions and Ecosystem Processes: Towards an Integration of Population Biology and Ecosystem Studies. In: *Ecosystem Management* pp. 183–191 Springer New York, New York, NY.
- Watt M. S., Kriticos D. J., Lamoureaux S. L. & Bourdôt G. W. (2011) Climate Change and the Potential Global Distribution of Serrated Tussock (*Nassella trichotoma*). *Weed Sci.* **59**, 538–545.
- Westbrooks R. G. & Cross G. (1993) Serrated Tussock (*Nassella trichotoma*) in the United States. *Weed Technol.* **7**, 525–528.
- Westoby M., Leishman M. & Lord J. (1996) Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **351**, 1309–1318.
- Wu G. L., Li W., Li X. P. & Shi Z. H. (2011) Grazing as a mediator for maintenance of offspring diversity: Sexual and clonal recruitment in alpine grassland communities. *Flora Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* **206**, 241–245.
- Zar J. (1999) *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.