

*“Limitación por nitrógeno y agua en el
establecimiento de plántulas de pastos
en estepas Patagónicas”*

Guillermo García Martínez

Ing. Agrónomo, 2005
Facultad de Agronomía Universidad de Buenos Aires

Magister de la Universidad de Buenos Aires, área: Recursos Naturales

Escuela para Graduados Alberto Soriano

COMITÉ CONSEJERO

CONSEJERO PRINCIPAL

Rodolfo A. Golluscio
Ing. Agrónomo (UBA)
Dr.

CONSEJERO

Roberto Fernandez Alduncin
Ing. Agrónomo (UBA)
PHD

JURADO DE TESIS

Presidente: Nombre y apellido:

Título Profesional:

Título Académico:

Miembro: Nombre y apellido:

Título Profesional:

Título Académico:

Miembro: Nombre y apellido:

Título Profesional:

Título Académico:

Fecha de aprobación de la tesis:

Agradecimientos

Agradezco en forma muy especial a mis padres que me han acompañado en el camino que hoy guía mi vida. Agradezco también a mi director Rodolfo Golluscio, a quien considero un gran amigo y ha sido fundamental en la tesis que hoy presento. Agradezco a Roberto Fernández quien me brindo consejos oportunos y positivos para poder concretar este trabajo. Agradezco a quienes me han ayudado en los trabajos experimentales (Fernando, Natalia, Luciana, Esteban, Florencia, Martín). Finalmente le doy gracias a todas aquellas personas que han estado a mi lado durante todo este tiempo.

ÍNDICE GENERAL

–	Capítulo I: Introducción.	
•	1 Problema.....	1
•	2 Antecedentes.....	2
•	3 Objetivos e hipótesis.....	5
•	4 Esquema General de la tesis.....	7
–	Capítulo II: Ensayo en invernáculo.	
•	1 Introducción.....	8
•	2 Materiales y métodos.....	12
•	3 Resultados.....	19
•	4 Discusión.....	27
–	Capítulo III: Ensayo a campo	
•	1 Introducción.....	32
•	2 Materiales y métodos.....	36
•	3 Resultados.....	43
•	4 Discusión.....	54
–	Capítulo IV: Conclusiones	
•	1 Evaluación de las hipótesis.....	61
•	2 Modelo conceptual.....	63
•	3 Líneas de investigación.....	66
–	Referencias.....	68

ÍNDICE DE TABLAS

- Capítulo III
 - Tabla 3.1: F de Snedecor y valor p para cada uno de los factores e interacciones del ANVA realizado para el contenido hídrico...43
 - Tabla 3.2: F de Snedecor y valor p para cada uno de los factores e interacciones del ANVA realizado para el nitrógeno mineral...45
 - Tabla 3.3.: F de Snedecor y valor p para cada uno de los factores e interacciones del ANVA realizado para los % de germinación acumulados a Enero de 2008 y a Enero de 2009.....48
 - Tabla 3.4: F de Snedecor y valor p para cada uno de los factores e interacciones del ANVA realizado para la supervivencia de plántulas.....52

ÍNDICE DE FIGURAS

- Capítulo II
 - Figura 2.1: Tasa de crecimiento relativo de *Bromus pictus* (Bp, pasto preferido) y *Stipa speciosa* (Ss, pasto no preferido).....19
 - Figura 2.2: Tasas de elongación y aparición foliar y longevidad de la hoja para *Bromus pictus* (Bp, pasto preferido) y *Stipa speciosa* (Ss, pasto no preferido).....20
 - Figura 2.3: hojas por macollo, biomasa de cada hoja y número de macollos, de ambas especies.....21
 - Figura 2.4: Contenido hídrico de las macetas que contenían dos individuos de cada especie o dos de la misma especie a lo largo del tiempo.....22
 - Figura 2.5: Biomasa aérea, subterránea y total y relación tallo/raíz en las macetas que contenían una plántula de cada especie o dos la misma especie.....24
 - Figura 2.6: Intensidad relativa de la competencia para la biomasa aérea al finalizar el experimento, el número de macollos por planta y el número de hojas vivas por planta para las dos especies de pastos.....26
- Capítulo III
 - Figura 3.1: Precipitaciones mensuales para el promedio de 20 años, el año 2007 y los primeros cuatro meses del 2008.....36
 - Figura 3.2: Contenido hídrico edáfico de 0 a 5 cm y de 5 a 15 cm de profundidad en la parcelas regadas y las control, para las tres intensidades de pastoreo.....44

- Figura 3.3: Contenido de nitrógeno mineral edáfico de 0 a 5 cm de profundidad, para las tres intensidades de pastoreo.....46
 - Figura 3.4: Tasa de mineralización de NO_3^- , NH_4^+ y nitrógeno mineral total para las tres intensidades de pastoreo.....47
 - Figura 3.5: Tasas de elongación y senescencia foliar y número de hojas vivas por plántula en cada uno de los tratamientos surgidos de la combinación de riego y fertilización.....50
 - Figura 3.6: % de supervivencia en las tres intensidades de pastoreo.....53
- Capítulo IV
- Figura 4.1: N total en los espacios de suelo desnudo (X 1000), % de suelo desnudo y % supervivencia de plántulas en tratamiento control y fertilizado del experimento realizado a campo, para las tres intensidades históricas de pastoreo.....65

Declaración

“Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original, producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.”

Guillermo Carlos García Martínez

DNI 29747609

Abreviaturas

TCR: Tasa de crecimiento relativa

TCR_{max}: Tasa de crecimiento relativa máxima

Bp: *Bromus pictus*

Ss: *Stipa speciosa*

IRC: intensidad relativa de la competencia

TEF: Tasa de elongación foliar

TAF: Tasa de aparición foliar

LF: Longevidad foliar

TSF: Tasa de senescencia foliar

"Limitación por nitrógeno y agua en el establecimiento de plántulas de pastos en estepas Patagónicas"

RESUMEN

En las estepas del Distrito Occidental de la Provincia Fitogeográfica patagónica el pastoreo ha provocado no sólo disminuciones de la cobertura vegetal sino también de la disponibilidad de nitrógeno edáfico. El objetivo de esta tesis es evaluar si dicha disminución en la disponibilidad de nitrógeno edáfico de los sitios pastoreados restringe el reestablecimiento de individuos de *Bromus pictus*, especie preferida por el ganado ovino cuya densidad disminuye drásticamente con el pastoreo. Para alcanzar tal objetivo se realizó un experimento en invernáculo y otro a campo. El primero puso a prueba la hipótesis de que *Bromus pictus*, especie preferida por los herbívoros, tiene (1) mayor tasa de crecimiento relativa en condiciones de alta disponibilidad de recursos, (2) mayor consumo de agua y (3) mayor habilidad competitiva que *Stipa speciosa*, menos preferida por el ganado. El experimento a campo permitió estudiar el efecto de la disminución en la disponibilidad de nitrógeno registrada en los sitios pastoreados, sobre el establecimiento de plántulas de *Bromus pictus*. Se puso a prueba la hipótesis de que el establecimiento y posterior crecimiento de plántulas de *Bromus pictus* se encuentra limitado por la disponibilidad de nitrógeno. En líneas generales, los resultados apoyaron las hipótesis planteadas: *Bromus pictus* mostró una mayor tasa de crecimiento relativa en condiciones de alta disponibilidad de recursos, pero también mayor consumo de agua y mayor habilidad competitiva que *Stipa speciosa*. Esta información permitió inferir cuáles podrían ser las consecuencias que tendría una disminución en la disponibilidad de recursos sobre cada una de estas dos especies. Asimismo se encontraron

evidencias que indicarían que el establecimiento y crecimiento de las plántulas de *Bromus pictus* en condiciones de campo se encontrarían limitados por la disponibilidad de nitrógeno, en particular en los sitios sobrepastoreados. Estos resultados apoyan la idea de que en la estepa patagónica el sobrepastoreo provocaría un proceso de retroalimentación, mediado por la pérdida de fertilidad, que dificultaría la reinstalación espontánea de las especies preferidas.

Palabras clave: sobrepastoreo, pastizal, instalación de plántulas, *Bromus pictus*, *Stipa speciosa*, desertificación.

"Nitrogen and water limitation on the installation of grass seedlings on Patagonian steppes"

Abstract

In the steppes of the Occidental District of the Patagonian Phytogeographical Province, grazing has produced reductions not only in plant cover but also in soil nitrogen availability. The objective of this thesis is to evaluate if that diminution in soil nitrogen availability in grazed sites restricts the installation of *Bromus pictus*, whose density is severely reduced by overgrazing because is the most preferred grass species. In order to achieve that objective, a glasshouse- and a field-experiment were made. The first one tested the hypothesis that *Bromus pictus* has (1) more relative growth rate under conditions of resource abundance, (2) more water consumption and (3) more competitive ability than *Stipa speciosa*, one of the less preferred grass species. The field-experiment allowed us to study the effect of the diminution in nitrogen availability recorded in grazed sites, on the installation of plants of *Bromus pictus*. It tested the hypothesis that the installation and growth of *Bromus pictus* seedlings is limited by nitrogen availability. The overall results supported the hypotheses: *Bromus pictus* showed greater relative growth rate in conditions of resource abundance, but also a greater water consumption and competitive ability than *Stipa speciosa*. This information allowed us to infer which consequences could have on each species a diminution in the resource abundance of its natural site. We also found evidences suggesting that the installation and growth of *Bromus pictus* seedlings at field conditions is limited by nitrogen availability, mainly in overgrazed sites. These results support the idea that in the Patagonian steppe overgrazing

produces a feedback process, mediated by the lost of fertility, which could difficult the spontaneous reinstallation of palatable species.

Key words: Overgrazing, grassland, seedling installation, *Bromus pictus*, *Stipa speciosa*, desertification.

CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN

1. PROBLEMA

En la Patagonia el pastoreo ovino ha desencadenado procesos de desertificación de variada magnitud (León y Aguiar 1985). Se han registrado reducciones en la cobertura vegetal y la diversidad florística (Schlichter *et al.* 1978), así como importantes cambios florísticos en distintas comunidades de la región (León y Aguiar 1985, Perelman *et al.* 1997). Los cambios florísticos están asociados a la selectividad en el consumo del ganado ovino, que muestra preferencia por las especies más palatables, de menor tolerancia al estrés, causando un aumento de la importancia de las especies menos palatables (Moretto y Distel 1999). En la estepa arbustivo gramínea de la Patagonia se ha encontrado un reemplazo de las especies de pastos más preferidas por el ganado por las menos preferidas (García Martínez 2005, Golluscio *et al.* 2009). Incluso se ha encontrado que en el caso de *Bromus pictus*, una de las especies más preferidas por el ganado (Perelman *et al.* 1997), la disminución en su cobertura aérea a medida que aumenta la intensidad de pastoreo estuvo asociada a una disminución en la densidad de individuos (Alberino *et al.* 2008). La recuperación de estos pastizales se ve dificultada por las fuertes restricciones al establecimiento de pastos que existe en este tipo de ambientes (Bertiller 1996, Aguiar y Sala 1997, Fernández *et al.* 2002).

Los cambios florísticos asociados al sobrepastoreo en la estepa arbustivo-gramínea del sur del Distrito Occidental de la Provincia Fitogeográfica Patagónica están acompañados, además, por una disminución significativa en el contenido de nitrógeno edáfico y en la tasa de mineralización del mismo elemento. Dicho patrón es particularmente notorio en los parches de suelo

descubierto y sugiere que el pastoreo induciría un aumento en la limitación por este elemento (García Martínez 2005, Golluscio *et al.* 2009). La **hipótesis general** que guía esta tesis es que *en las estepas arbustivo-graminosas de la Patagonia, el sobrepastoreo no sólo disminuiría la densidad de las especies de pastos preferidas por el ganado, sino que también al disminuir el contenido de nitrógeno, podría estar provocando un aumento en la limitación al establecimiento de plántulas y con ello dificultando la recuperación de estos pastizales.*

2. ANTECEDENTES

En el sur del Distrito Occidental de la Provincia Fitogeográfica Patagónica las precipitaciones medias son muy escasas (156 mm) y ocurren principalmente en los meses de otoño e invierno (Rotundo y Aguiar 2004). Estas características hacen que la vegetación esté expuesta a un fuerte estrés hídrico durante gran parte del año. Si bien la escasez de precipitaciones determina que el agua sea el principal factor limitante para las plantas de las zonas áridas (Noy Meir 1973), las restricciones asociadas al nitrógeno no son despreciables. De hecho, en la estepa patagónica, el contenido de nitrógeno edáfico es extremadamente bajo (1,73 μg de N inorgánico disponible/g suelo seco, como promedio de abril, octubre y diciembre; Austin y Sala 2002). Son numerosos los autores que proponen que en los ambientes áridos y semiáridos, a pesar de las bajas precipitaciones, el nitrógeno es el principal factor limitante (Krueger *et al.* 2004), que existe una co-limitación entre el agua y el nitrógeno (Hooper y Johnson 1999), o bien que el nitrógeno comienza a ser limitante a partir de cierto umbral

de precipitaciones por encima del promedio zonal (Seagle y Mc Naughton 1993).

El rol del nitrógeno como recurso limitante en zonas húmedas ha sido demostrado en numerosos experimentos, menos común es encontrar respuestas similares en zonas áridas. No obstante, Bisigato y Bertiller (1999) encontraron que la germinación de semillas y la biomasa final de las plántulas de *Stipa tenuis*, en el Monte patagónico, aumentaba al fertilizar el suelo con nitrógeno. Del mismo modo Miller y colaboradores (1991) encontraron respuestas a la aplicación de nitrógeno en pastos adultos en ambientes con 284 mm de precipitaciones medias.

El sobrepastoreo provoca cambios no sólo sobre la vegetación (Milchunas y Lauenroth 1993, Zha y Gao 1997, De Soyza y Whitford 1998) sino también sobre la disponibilidad y distribución de nutrientes edáficos (Schlesinger *et al.* 1996, De Soyza y Whitford 1998). Particularmente en la estepa patagónica se ha demostrado que el pastoreo produce una disminución significativa en el contenido y la tasa de mineralización del nitrógeno edáfico (García Martínez 2005, Golluscio *et al.* 2009). El sobrepastoreo, a través de su efecto sobre la disponibilidad de nitrógeno, podría estar provocando un aumento en la limitación al establecimiento de plántulas.

El efecto negativo de la disminución en el contenido de nitrógeno sobre el establecimiento de plántulas se vería magnificado en las especies con alta tasa de crecimiento relativo máxima (Grime 1977). Existe una convergencia entre aquellas adaptaciones que les permiten a las plantas tolerar deficiencias de agua y nutrientes, y aquéllas que les resultan beneficiosas contra la herbivoría (Coughenour 1985, Quiroga *et al.* 2010). Una característica importante de las plantas tolerantes al estrés, es la baja tasa de crecimiento relativo (TCR: ganancia de peso por unidad de biomasa). Las plantas más limitadas por

recursos estarían caracterizadas por el síndrome de la Resistencia al Stress, que incluye simultáneamente una baja TCR y adaptaciones que les permitan tolerar tanto la deficiencia de agua y de nutrientes como la herbivoría (Coughenour 1985, Chapin *et al.* 1993).

El efecto detrimental del pastoreo sobre el contenido de nitrógeno del suelo podría llegar a explicarse por un mecanismo indirecto, asociado al cambio florístico que el pastoreo provoca sobre la comunidad. Moretto y Distel (1997) encontraron, en el sur del Distrito del Caldenal, que las especies más palatables son mejores competidoras que las no palatables en ausencia de pastoreo. Según estos autores bajo condiciones de pastoreo, la preferencia animal llevaría a un aumento en la proporción de las especies menos preferidas por el ganado. A su vez, las especies menos preferidas tienen menor concentración de nitrógeno y más de fibra, ofreciendo por lo tanto broza de menor descomponibilidad que las más preferidas. Como consecuencia, en presencia de pastoreo el suelo se empobrecería progresivamente en nitrógeno, imposibilitando de esta manera la reversión del pastizal a su estado original y beneficiando a las especies menos palatables, más tolerantes a estas condiciones de baja disponibilidad de nutrientes (Moretto y Distel 1997). Extrapolando ese modelo conceptual al oeste de la Patagonia, se podría esperar que especies como *Bromus pictus*, que son muy preferidas por los herbívoros, tengan una mayor tasa de crecimiento máxima que aquéllas menos preferidas por el ganado, como por ejemplo *Stipa speciosa*. Sin embargo, dado que las altas TCR máximas estarían vinculadas con bajas tolerancias al estrés, la primera especie vería muy perjudicado su establecimiento y posterior crecimiento ante la disminución en el contenido de nitrógeno provocado por el pastoreo.

3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Objetivo general: evaluar el efecto de la disponibilidad de nitrógeno, y su interacción con la disponibilidad de agua, sobre el establecimiento y crecimiento de plántulas de una especie palatable con alta tasa de crecimiento relativa, en sitios con distinta intensidad de pastoreo.

Objetivos específicos:

1. Comparar la tasa de crecimiento relativa en condiciones de alta disponibilidad de recursos (TCRmax), el consumo de agua y la habilidad competitiva de *Bromus pictus*, especie muy preferida por los herbívoros, y *Stipa speciosa*, especie poco preferida por los herbívoros.

El cumplimiento de este objetivo permitiría predecir cómo se verían afectadas cada una de estas dos especies ante una disminución en la disponibilidad de recursos edáficos provocada por el sobrepastoreo. En este sentido, especies con alta tasa de crecimiento relativa máxima (TCRmax) crecerían mejor en condiciones de alta disponibilidad de recursos y aquéllas con baja tasa de crecimiento relativa máxima crecerían mejor en condiciones de baja disponibilidad de recursos (Grime 1977). Como consecuencia, ante una disminución en la disponibilidad de nitrógeno edáfico provocada por el sobrepastoreo, como la mencionada anteriormente (García Martínez 2005, Golluscio *et al.* 2009), la especie con mayor TCRmax sería la más perjudicada.

Hipótesis:

Bromus pictus, preferida por los herbívoros, tiene mayor tasa de crecimiento relativa en condiciones de alta disponibilidad de recursos, mayor consumo de agua y mayor habilidad competitiva que *Stipa speciosa*, menos preferida por el ganado.

2. Evaluar la existencia o no de una limitación por nitrógeno en el establecimiento y crecimiento de plántulas de *Bromus pictus*, y si dicha limitación es diferente entre sitios con distinta intensidad histórica de pastoreo.

Bromus pictus es una de las dos especies que más ve afectada su persistencia por causa del pastoreo. Por lo tanto es muy importante evaluar cuáles son los factores que limitan el establecimiento de plántulas de esta especie. Si bien en estos ambientes existen estudios que evalúan el efecto de la disponibilidad hídrica (Cipriotti *et al.* 2008) y del pisoteo animal (Rotundo *et al.* 2004) sobre esta variable, no los hay que evalúen el efecto de la disponibilidad de nitrógeno edáfico sobre el reclutamiento de plántulas. En el sitio bajo estudio el pastoreo ha provocado una disminución en la concentración de nitrógeno edáfico y en su tasa de mineralización, más importante en los espacios de suelo desnudo que en los ocupados por vegetación (García Martínez 2005, Golluscio *et al.* 2009). Justamente los espacios de suelo desnudo son los que revisten mejores condiciones para la supervivencia de *Bromus pictus* (Soriano y Sala 1986, Aguiar *et al.* 1992). Esta Tesis pretende estudiar si el efecto del sobrepastoreo sobre la disponibilidad de nitrógeno edáfico tiene consecuencias sobre el reclutamiento de plántulas de *Bromus pictus*, especie que más rápidamente ve afectada su densidad debido a la selectividad del ganado. De

ser así, la reducción en la disponibilidad de nitrógeno asociada al sobrepastoreo reforzaría los efectos directos negativos del mismo sobre la dinámica poblacional de la especie palatable por excelencia de la comunidad.

Hipótesis:

El establecimiento y crecimiento de plántulas de *Bromus pictus* se encuentra limitado por nitrógeno. Dicha limitación es mayor en los sitios que históricamente fueron pastoreados con mayor intensidad respecto a aquellos que tuvieron un pastoreo menos intenso o hace años que no son pastoreados.

4. ESQUEMA GENERAL DE LA TESIS

El estudio se realizó en una estepa arbustivo-graminosa del sur del Distrito Occidental de la Provincia Fitogeográfica Patagónica. El área se caracteriza por presentar una precipitación anual de 156 mm concentrada entre otoño e invierno (Rotundo y Aguiar 2004, Paruelo *et al.* 1998)). La cobertura vegetal es de un 50%, y se diferencian claramente parches de suelo descubierto, pastos y arbustos. Las especies dominantes en este distrito son los coirones amargos (*Stipa speciosa*, *S. humilis*), el coirón poa (*Poa ligularis*), y los arbustos neneo (*Mulinum spinosum*), mamuel choique (*Adesmia volkmanni*) y mata mora (*Senecio filaginoides*) (Soriano 1956). El proyecto se llevó a cabo en el Campo Experimental del INTA de Río Mayo, Provincia del Chubut (45° 24,805 latitud sur; 70° 18,082 longitud oeste). Para alcanzar los objetivos y poner a prueba las hipótesis se realizó un experimento en invernáculo y uno a campo. El primero permitió evaluar la hipótesis 1, mientras que el experimento a campo permitió evaluar la segunda hipótesis.

CAPÍTULO II: COMPARACIÓN DE LA TASA DE CRECIMIENTO, CARACTERÍSTICAS MORFOGENÉTICAS Y HABILIDAD COMPETITIVA DE DOS PASTOS PATAGÓNICOS CON DIFERENTE PALATABILIDAD

1. INTRODUCCIÓN

El agua y el nitrógeno son los principales factores limitantes para el crecimiento de la vegetación en ambientes áridos y semiáridos (Noy-Meir 1973). En diferentes partes del mundo se han registrado y medido procesos de desertificación, provocados en muchos casos por las actividades humanas como la sobreexplotación de tierras para el cultivo, el sobrepastoreo del ganado, la deforestación, etc. (Reynolds *et al.* 2007). Estos procesos están caracterizados por la disminución de la disponibilidad de agua y nitrógeno asociada a la pérdida de suelo (erosión edáfica), pérdida de cobertura vegetal y cambios en el tipo de vegetación (Milchunas y Lauenroth 1993, Zha y Gao 1997, De Soyza y Whitford 1998). En este sentido, Milchunas y Laurenroth (1993) realizaron un meta-análisis en el que mostraron que el sobrepastoreo provocaba una disminución en la disponibilidad de agua del ecosistema y que los cambios sobre la disponibilidad de nitrógeno y materia orgánica podían ser diversos, siendo en algunos casos positivos y en otros negativos. Pese a esa falta de consistencia en el efecto del pastoreo sobre la disponibilidad de nitrógeno y materia orgánica, Schlesinger y otros (1996) han mostrado que los procesos de desertificación aumentan la heterogeneidad espacial en la distribución de recursos edáficos. Este aumento en la heterogeneidad espacial estaría asociado a la formación de micrositios con mayor concentración de nutrientes en desmedro de otros de menor riqueza. Estos últimos estarían asociados a los espacios de suelo desnudo, justamente aquellos que deberían ser colonizados por vegetación con el fin de recuperar estos ambientes degradados.

En la estepa arbustivo graminosa del sur del Distrito Occidental de la Provincia Fitogeográfica Patagónica las precipitaciones medias son muy bajas y ocurren principalmente en los meses de invierno y otoño (Rotundo y Aguiar 2004). Estas características hacen que la vegetación esté expuesta a un fuerte estrés hídrico durante gran parte del año. En este ambiente el pastoreo ovino ha desencadenado procesos de desertificación de variada magnitud (Perelman *et al.* 1997). Se han registrado reducciones en la cobertura vegetal y la diversidad florística (Schlichter *et al.* 1978), así como cambios florísticos asociados hipotéticamente a la selectividad en el consumo del ganado ovino, que muestra preferencia por las especies más palatables causando un aumento de la importancia de las especies menos preferidas (Perelman *et al.* 1997, García Martínez 2005, Golluscio *et al.* 2009). Entre las especies de pastos más preferidas por el ganado se destaca *Bromus pictus* y entre las segundas *Stipa speciosa* (García Martínez 2005, Golluscio *et al.* 2009). Asimismo el sobrepastoreo produjo reducciones en el contenido de nitrógeno y carbono edáficos (García Martínez 2005, Golluscio *et al.* 2009), así como en la disponibilidad de agua en el suelo (García Martínez y Golluscio 2006).

Moretto y Distel (1997) propusieron para el distrito del Caldenal (Provincia fitogeográfica del Espinal) un modelo conceptual del deterioro inducido por el pastoreo que vincula todos los cambios mencionados. Según dicho modelo la preferencia animal llevaría a un aumento en la proporción de las especies menos preferidas por el ganado. A su vez, como las especies menos preferidas tienen menor concentración de nitrógeno y mayor de fibra, ofrecen broza de menor descomponibilidad que las más preferidas. Como consecuencia, en presencia de pastoreo el suelo se empobrecería progresivamente en nitrógeno, imposibilitando de esta manera la reversión del pastizal a su estado original. Este feedback positivo beneficiaría a las especies menos palatables, más tolerantes a

estas condiciones de baja disponibilidad de nutrientes (Moretto y Distel 1997). En este capítulo nos proponemos poner a prueba para la estepa patagónica algunos de los componentes del modelo mencionado anteriormente.

Uno de los supuestos teóricos subyacentes tras el modelo conceptual propuesto es que las plantas más tolerantes al estrés tendrían menor tasa de crecimiento relativo máxima (TCR: ganancia de peso por unidad de biomasa) que las menos tolerantes al estrés. La tasa de crecimiento relativo representa el incremento en biomasa por unidad de tiempo y de biomasa (Hunt 1990, Poorter y Garnier 1996). Aquélla que se mide en condiciones de disponibilidad óptima de recursos es la que se conoce como tasa de crecimiento relativo máxima. Grime (1977) propuso que las especies podrían clasificarse en (a) especies ruderales, con alta tasa de crecimiento, generalmente anuales con alta inversión en producción de semillas, (b) especies competitivas, con alta tasa de crecimiento relativa máxima y alta tasa de senescencia foliar, y (c) especies tolerantes al estrés, con baja tasa de crecimiento relativa máxima y baja tasa de senescencia foliar. Las primeras crecerían en sitios con alta frecuencia de disturbios y alta disponibilidad de recursos, las segundas en lugares con alta disponibilidad de recursos pero una baja frecuencia de disturbios, y finalmente las últimas en lugares con baja disponibilidad de recursos y baja frecuencia de disturbios. Este mismo modelo conceptual fue utilizado para explicar tanto el reemplazo de especies a lo largo de una sucesión secundaria como a medida que cambia la disponibilidad de recursos (Grime 1977). Existe una convergencia entre aquellas adaptaciones que les permiten a las plantas tolerar deficiencias de agua y nutrientes, y aquellas que les resultan beneficiosas contra la herbivoría (Coughenour 1985). Las plantas más limitadas por recursos estarían caracterizadas por el síndrome de la Resistencia al Stress, que incluye simultáneamente una baja TCR máxima y adaptaciones que les permiten tolerar

tanto la deficiencia de agua y de nutrientes como la herbivoría (Coughenour 1985, Chapin *et al.* 1993).

No solo es importante poder describir el crecimiento vegetal desde la perspectiva de la acumulación de biomasa, también lo es entender la dinámica de generación, expansión, y distribución de ese crecimiento en el espacio (Chapman y Lemaire 1993). El estudio de la morfogénesis de una planta permite entender dichos procesos. En este sentido, resulta clave para evaluar el crecimiento potencial de una planta en un determinado ambiente y como se adapta morfológicamente a un ambiente cambiante tanto en disponibilidad de recursos como en frecuencia de disturbios (Nelson 2000). Si bien existen numerosos trabajos que relacionan la tasa de crecimiento relativa (TCR) con variables como el área foliar específica, la relación de área foliar, la relación de peso foliar o la tasa de asimilación neta (Poorter *et al.* 1992, Poorter y Pothmann 1995, Poorter y Garnier 2000), pocos son los que relacionan la tasa de crecimiento relativa con las variables morfogenéticas (Reich *et al.* 1997).

El objetivo de este trabajo fue poner a prueba la hipótesis de que *Bromus pictus*, preferida por los herbívoros, tiene (1) mayor tasa de crecimiento relativa en condiciones de alta disponibilidad de recursos, (2) mayor consumo de agua y (3) mayor habilidad competitiva que *Stipa speciosa*, menos preferida por el ganado. Esta información permite interpretar cuáles podrían ser las consecuencias que tendría sobre cada una de estas dos especies una disminución en la disponibilidad de recursos de su ambiente natural. Si bien se han realizado estudios que muestran el efecto de la competencia y la facilitación de *Stipa speciosa* sobre *Bromus pictus* en condiciones de campo (Cipriotti y Aguiar 2005, Graff *et al.* 2007), no existen trabajos que comparen la habilidad competitiva de ambas especies bajo condiciones de alta disponibilidad de recursos. Para alcanzar el objetivo planteado se utilizaron plantas que crecieron

bajo condiciones controladas de disponibilidad de agua y nutrientes y se les midieron variables morfogénicas y estructurales, consumo de agua y tasas de crecimiento.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Sitio de estudio

El sitio para el cual se pretenden extrapolar los resultados del experimento es una estepa arbustivo-graminosa, ubicada al sur del Distrito Occidental de la Provincia Fitogeográfica Patagónica (Cabrera 1976). El área se caracteriza por presentar una precipitación anual de 156 mm concentrada entre otoño e invierno (Rotundo y Aguiar 2004). La cobertura vegetal es de un 50%, y se diferencian claramente parches de suelo descubierto, pastos y arbustos (Soriano *et al.* 1994). Las especies dominantes en este distrito son los pastos *Stipa speciosa* y *S. humilis* (no palatables), y *Poa ligularis* y *Bromus pictus* (palatables), y los arbustos *Mulinum spinosum*, *Adesmia volkmanni* y *Senecio filaginoides* (Soriano 1956).

2.2. Especies de interés

Bromus pictus es una especie perenne, cespitosa, cuyas hojas planas y tiernas tienen una lígula membranácea y vainas pubescentes (Correa 1971). Muy consumida por los herbívoros, presenta contenidos de proteína relativamente altos (9.7 %), y una proporción de pared celular relativamente baja (60.7 %); lo cual deriva en una baja relación pared celular/proteína de 6.3. (Mercau 1993, Somlo 1997). *Stipa speciosa* es una especie perenne, cespitosa cuyas hojas poseen lígulas breves o muy breves, láminas conduplicadas, acuminadas, punzantes, glabras, cilíndricas y rígidas (Correa 1971). Especie

muy poco consumida por los herbívoros, presenta menores contenidos de proteína que la especie anterior (5.3 %), y una proporción de pared celular mayor (71.4 %), lo cual deriva en una relación pared celular/proteína de 13.5, mucho mas alta que la de *Bromus pictus*. (Correa 1971, Mercau 1993, Somlo 1997). Se han descrito dos variedades de esta especie, *Stipa speciosa* var. *major* y *Stipa speciosa* var. *speciosa* (Correa 1971), pero en este estudio se utilizó la segunda por ser la más frecuente en el sitio. Ambas especies presentan sus raíces concentradas en los primeros 30 cm de suelo y se encuentra dentro del grupo de especies cuya característica distintiva es poseer la mayor actividad fenológica en otoño e invierno (Golluscio *et al.* 2005).

2.3. Esquema experimental

El experimento se realizó en Buenos Aires en un invernáculo del IFEVA (Facultad de Agronomía UBA) entre el 27 de junio y el 9 de octubre de 2006. Consistió en cultivar en macetas dos plantas de *Bromus pictus*, dos de *Stipa speciosa* o una de cada especie (experimento de series de reemplazo, Connolly *et al.* 2001). Las macetas fueron sometidas a dos condiciones de disponibilidad hídrica, testigo (capacidad de campo inicial con alto ingreso de agua por capilaridad posterior) y Sequía (capacidad de campo inicial con mínimo ingreso de agua por capilaridad que asegurara la supervivencia de las plantas). El agua suministrada fue enriquecida con solución nutritiva, para asegurar que las plantas mantenidas a capacidad de campo no sufrieran carencias de ningún nutriente, logrando de esa forma crear las condiciones óptimas para registrar la Tasa de Crecimiento Relativa en condiciones de alta disponibilidad de recursos. El tratamiento de sequía, permitió comparar el consumo de agua de ambas especies y con ello las modificaciones sobre el contenido hídrico edáfico

provocadas por las propias plantas, así como el efecto de dichas modificaciones sobre el crecimiento (Fernandez y Reynolds 2000).

Se utilizaron macetas de 12 cm de diámetro por 15 cm de altura rellenas con arena y forradas en su parte inferior con tela cuya trama impide el paso de las raíces pero no el ascenso capilar del agua. En cada maceta se sembraron dos plántulas en total, ambas de la misma especie o una de cada especie, según el tratamiento del que se trate. Para obtener las plántulas, se realizaron siembras sucesivas en el tiempo. Las semillas se sembraron en cajas de Petri y fueron sometidas a oscuridad y temperatura constante de 20 °C en cámaras de cultivo. Cuando coincidía la germinación de al menos una cohorte de cada especie, se repicaron las plántulas recién germinadas a minimacetas, de manera que tuvieran el mismo número de días desde germinación. Finalmente, cuando expandieron su primera hoja se realizó el transplante definitivo a las macetas antes descritas.

Para implementar los 2 niveles de disponibilidad de agua, se usaron esponjas florales. Las mismas fueron colocadas dentro de cubetas de 50x40x70 cm de manera de formar una columna de aproximadamente 30 cm de altura, sobre la cual se colocaron las macetas. Las cubetas fueron llenadas con solución nutritiva hasta distinto nivel según el tratamiento de disponibilidad de agua del que se tratara (Snow y Tingey 1985). El agua asciende por capilaridad a través de la esponja floral y luego por el mismo proceso físico continúa ascendiendo a través de la arena contenida dentro de la maceta. Dentro de la maceta se forma un gradiente de potencial agua; mayor potencial agua cuanto más cerca de la base de la maceta (Fernandez y Reynolds 2000). De acuerdo a la distancia que existía desde la base de la maceta al nivel alcanzado por la solución nutritiva, era el estado hídrico de la maceta; a mayor distancia menor disponibilidad hídrica y viceversa. En las macetas mantenidas a capacidad de

campo a lo largo de todo el experimento (Testigo) el nivel de la solución nutritiva estaba a 5 cm de la base de las macetas. El otro nivel (sequía) consistió en partir de capacidad de campo y asegurarle a las plántulas un nivel de agua mínimo (23 cm por debajo de la base de las macetas) que les permitiera sobrevivir, de modo tal que el agua en las macetas disminuyó gradualmente desde el nivel de capacidad de campo constante hasta el nivel mínimo asegurado. La solución nutritiva fue formulada de manera de satisfacer todos los requerimientos de las plantas (Nitrógeno 23 %, Fósforo 2.2 %, Potasio 4.8 %, Azufre 11 %, Zinc 0.1 %, Manganeso 0.05 %, Hierro 0.1 %). El invernáculo fue regulado para obtener una temperatura máxima de 20 °C los primeros 65 días y posteriormente hasta finalizar el experimento, de 30 °C; la temperatura mínima fue de 0 °C.

2.4. Mediciones realizadas

Las variables de respuesta analizadas fueron la TCR promedio del experimento, una serie de variables morfogénicas (tasa de elongación foliar, tasa de aparición de hojas y longevidad de las hojas) y estructurales (número de hojas por planta, número de macollos por plántula, biomasa de cada hoja y número de hojas por macollo), la biomasa final aérea y radical y la relación vástago/raíz. La TCR se calculó como $(\ln \text{ biomasa final} - \ln \text{ biomasa inicial}) / \text{tiempo}$, bajo el supuesto de que la tasa de crecimiento se describe adecuadamente mediante un modelo exponencial (Hunt 1990). Las variables morfogénicas se midieron a los 35 días de iniciado el experimento, mientras que las variables estructurales y las vinculadas a la partición de biomasa se midieron a los 81 (16/9/2006) y 104 (9/10/2006) días. Estos períodos permitieron que se expresen los efectos de la competencia y del tratamiento de menor disponibilidad de agua sobre las variables analizadas. Para estimar el peso inicial total de las plántulas incluidas en el ensayo se midió el largo inicial de las

mismas y se utilizó una relación entre el largo y el peso de las plántulas. A tal efecto, al momento de iniciar los tratamientos, se tomó una muestra de plántulas de cada especie (42), no utilizadas en el experimento, y se les midió el peso total y el largo de la hoja más larga. Se encontró una correlación muy significativa entre ambas variables ($y=0,0011*\text{largo}+0,0026$; $p\leq 0,0001$). Cabe destacar que al momento de iniciar los tratamientos no se encontraron diferencias significativas entre los pesos iniciales de las plántulas de las dos especies obtenidos de la forma descrita anteriormente. La tasa de elongación foliar se midió sobre la hoja más joven del macollo, como el incremento en longitud en un período de 6 días. La tasa de aparición de hojas por macollo se midió como la diferencia en el número de hojas de la planta durante el mismo período de tiempo. En general en un período de tiempo tan corto no se produjeron macollos nuevos. De todas formas en las raras ocasiones en que el número de macollos se incrementó, los mismos produjeron una única hoja, la cual fue descontada de la diferencia en el número de hojas al realizar el cálculo. Finalmente la longevidad foliar se calculó como la relación entre el número de hojas por macollo (calculado al finalizar el experimento, como el número de hojas vivas dividido por el número de macollos) y la tasa de aparición foliar (Lemaire *et al.* 2000).

2.5. Análisis de los resultados

El experimento constó de cinco bloques, que fueron distribuidos a lo largo de un gradiente de luz que existía dentro del invernáculo. El diseño experimental básico fue en bloques completos aleatorizados, con los dos niveles de riego como parcela principal. Las parcelas principales fueron subdivididas de acuerdo las distintas combinaciones de especies. Sin embargo, este diseño básico fue modificado para cada variable de respuesta según las preguntas que se quería contestar. Para el caso de la TCR y las *variables morfogénicas y estructurales*

en condiciones de óptima disponibilidad de recursos, se incluyeron sólo los datos provenientes de la condición de capacidad de agua constante (tratamiento Testigo) y las macetas con plantas de una sola especie. El único factor considerado en este análisis fue el factor especie, con sólo dos niveles (Bp o Ss).

Para el análisis del *Consumo de agua*, se midió el contenido hídrico gravimétrico del suelo a los 0, 81 y 104 días de iniciado el experimento en las macetas que habían recibido un solo riego inicial hasta capacidad de campo (tratamiento Sequía). Se realizó un análisis de regresión entre el contenido hídrico y el tiempo, siendo la pendiente de dicho análisis una aproximación al consumo de agua (transpiración + evaporación) en cada una de las macetas. Se compararon las pendientes de dicha regresión, a través del método de los mínimos cuadrados, considerando solamente el factor especie pero esta vez con 3 niveles (Bp, Ss y la mezcla de Bp y Ss).

Para el estudio de la *competencia* se utilizaron dos aproximaciones. Por un lado se analizó mediante análisis de varianza la biomasa final aérea y radical, y la relación tallo/raíz, alcanzada por cada una de las tres combinaciones de dos plantas (B *Bromus pictus*, S *Stipa speciosa* y M Mezcla) a los 104 días, bajo las dos condiciones hídricas. Las biomásas utilizadas en este análisis correspondieron a la suma de las dos plantas de la maceta, debido a la imposibilidad de distinguir las raíces de cada una de las dos especies. Por otro lado se construyó un índice de competencia con el fin de evaluar la habilidad competitiva de cada especie. Este último análisis incluyó los factores especie y disponibilidad hídrica. La inclusión de este último factor permitió evaluar la competencia bajo dos condiciones, competencia sólo por luz, en el caso de las macetas mantenidas a capacidad de campo, y competencia por luz y recursos edáficos en el caso del tratamiento con un solo riego inicial. El experimento se

inició con plántulas de una biomasa menor a 0.01 g en ambas especies, siendo de esta manera despreciable o inexistente el efecto de sesgo debido a la biomasa inicial de los individuos (Connolly *et al.* 2001). Debido a eso, se utilizó como índice descriptivo de la competencia la intensidad relativa de la competencia (IRC) (Grace 1995, Williams y McCarthy 2001; Weigelt y Jolliffe 2003) (ecuación 1):

$$1) \text{ IRC}_A = ((0.5 \cdot A - AB) / 0.5 \cdot A)$$

$$2) \text{ IRC}_B = ((0.5 \cdot B - BA) / 0.5 \cdot B)$$

A = crecimiento de la especie A en competencia intraespecífica (monocultura)

B = crecimiento de la especie B en competencia intraespecífica (monocultura)

AB = crecimiento de A en competencia interespecífica con B (mezcla)

BA = crecimiento de B en competencia interespecífica con A (mezcla)

0.5 es la proporción de cada especie en la mezcla.

3. RESULTADOS

3.1. Caracterización de las especies bajo óptima disponibilidad de recursos:

La tasa de crecimiento relativa (día^{-1}) bajo una condición de óptima disponibilidad de recursos en el primer intervalo de medición fue un 51 % mayor en *Bromus pictus* que en *Stipa speciosa*. La TCR disminuyó y desaparecieron las diferencias entre especies en el segundo intervalo considerado (Figura 2.1).

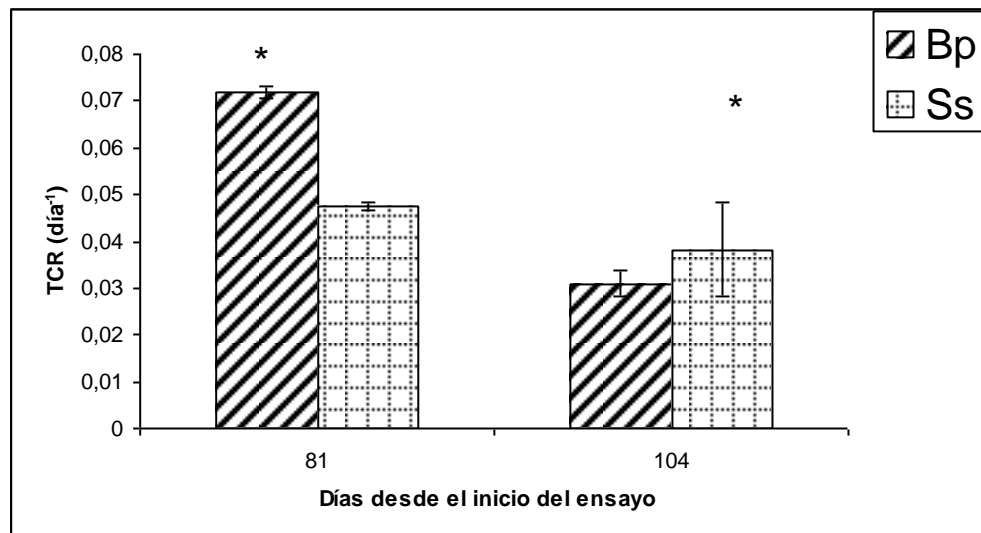


Figura 2.1: Tasa de crecimiento relativo de *Bromus pictus* (Bp, pasto preferido) y *Stipa speciosa* (Ss, pasto no preferido) medida en las macetas monoespecíficas, para el tratamiento testigo de disponibilidad de agua, en cada uno de los dos intervalos de medición (inicio-81 días; 81 días-104 días). Las barras indican un error estándar hacia cada lado de la media. La tabla en el ángulo superior indica los valores de F de Snedecor para cada fuente de variación incluida en el ANVA. El asterisco indica efectos significativos y diferencias entre medias ($p \leq 0.05$).

Bajo óptima disponibilidad de recursos, *Bromus pictus* tuvo una mayor tasa de elongación (TEF) y aparición foliar (TAF) y menor longevidad foliar (LF) que *Stipa speciosa* (Figura 2.2). La diferencia porcentual de *Bromus pictus* respecto a *Stipa speciosa* fue mucho mayor para la TEF (260 %) que para la TAF y la LF (+10 % y -13 % respectivamente).

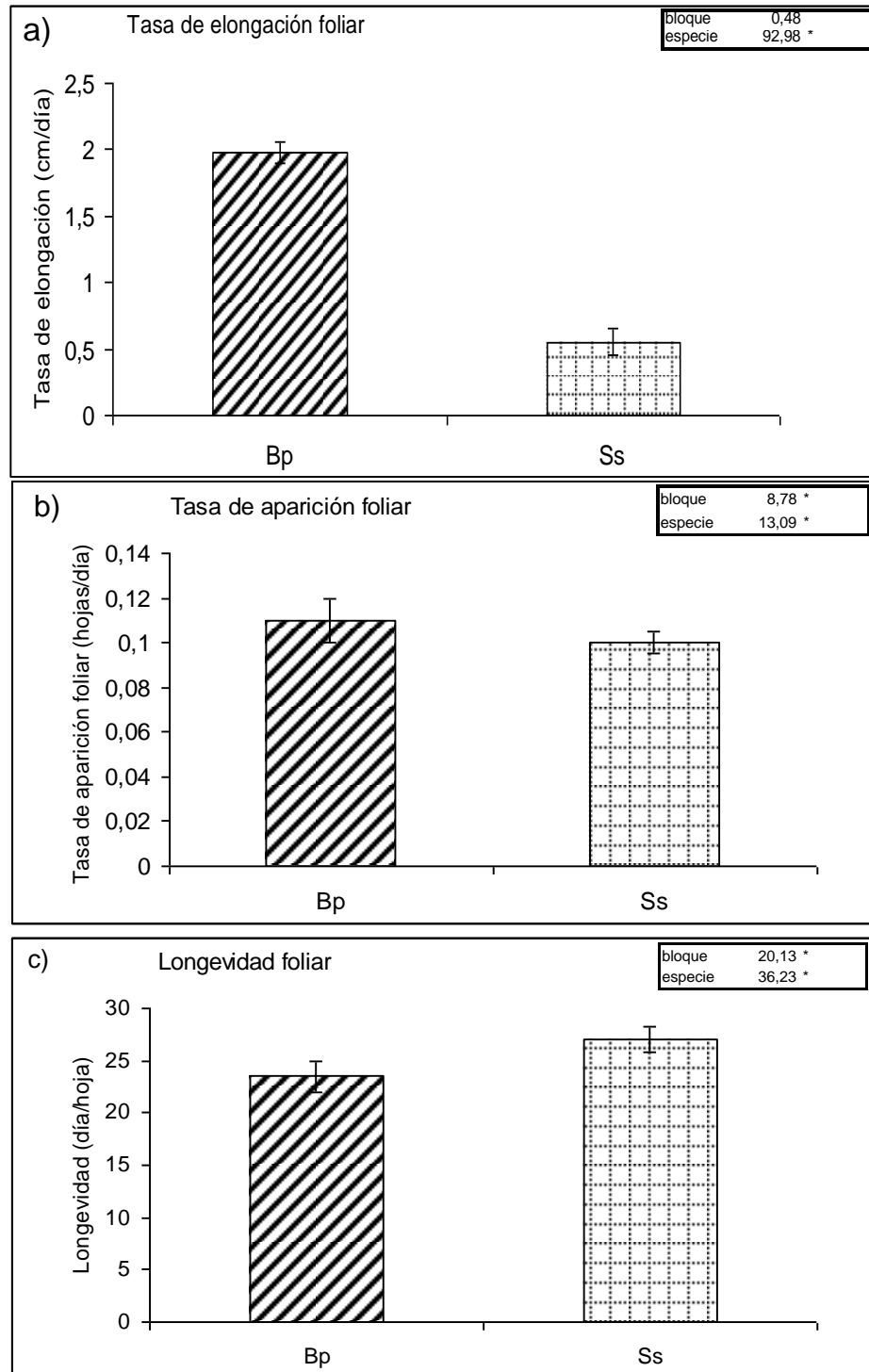


Figura 2.2: Tasa de elongación (a) y aparición foliar (b) y longevidad de la hoja (c) para *Bromus pictus* (Bp, pasto preferido) y *Stipa speciosa* (Ss, pasto no preferido) medido en las macetas monoespecíficas bajo el tratamiento testigo de disponibilidad hídrica. Las barras indican un error estándar hacia cada lado de la media. La tabla en el ángulo superior indica los valores de F de Snedecor para cada fuente de variación incluida en el ANVA. El asterisco indica efectos significativos ($p \leq 0.05$).

En lo que respecta a las variables estructurales, *Bromus pictus* produjo un 45 % menos de macollos y hojas un 500 % más pesadas que *Stipa speciosa*. No se encontraron diferencias significativas en el número de hojas por macollo entre las dos especies (Figura 2.3).

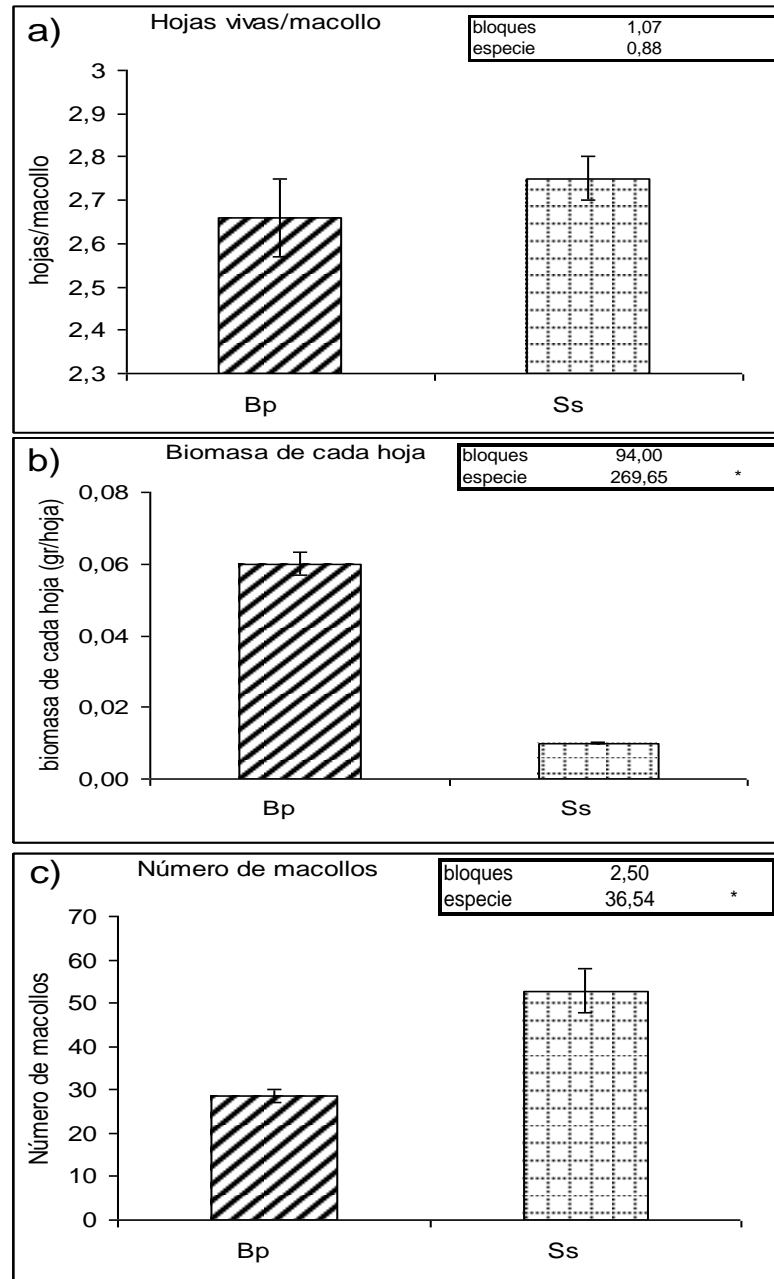


Figura 2.3: hojas por macollo (a), biomasa de cada hoja (b) y número de macollos (c), de ambas especies bajo el tratamiento testigo de disponibilidad hídrica y medido en las macetas mono-específicas. Las barras indican un error estándar hacia cada lado de la media. La tabla en el ángulo superior indica los valores de F de Snedecor para cada fuente de variación incluida en el ANVA. El asterisco indica efectos significativos ($p \leq 0.05$).

3.2. Consumo de agua:

El contenido hídrico de las macetas bajo tratamiento sequía disminuyó a lo largo del experimento en todas las combinaciones de las dos especies, pero dicha disminución fue mayor en aquellas macetas que tenían dos plantas de *Bromus pictus* que en aquellas que tenían dos plantas de *Stipa speciosa*. Las que tenían una planta de cada especie mostraron un comportamiento intermedio (Figura 2.4).

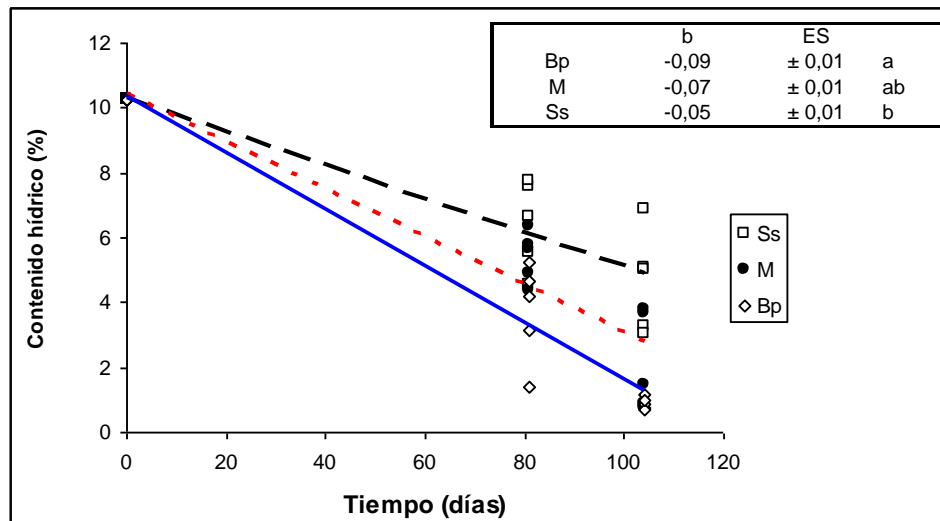


Figura 2.4: Contenido hídrico de las macetas que contenían dos individuos de cada especie o dos de la misma especie (Bp=dos plantas de *Bromus pictus*; Ss=dos plantas de *Stipa speciosa*; M una planta de cada especie) a lo largo del tiempo. En el ángulo superior derecho se muestra la media y el error estándar para cada una de las pendientes de las regresiones. Letras distintas indican diferencias significativas entre las pendientes de cada una de las regresiones. Comparación de pendiente por método de los mínimos cuadrados.

3.3. Competencia:

Las macetas con dos plántulas de *Bromus pictus* tuvieron mayor biomasa aérea, subterránea y total que las que tenían dos plantas de *Stipa speciosa*. Las que tenían una plántula de cada especie mostraron valores intermedios. Asimismo las biomásas aérea y total fueron en promedio un 21 y 17 % mayores respectivamente bajo el tratamiento testigo respecto al de contenido hídrico decreciente, sin encontrarse diferencias en la biomasa subterránea. La relación vástago/raíz fue mayor en las macetas con dos plantas de la especie preferida respecto a las que contenían dos plantas de la especie no preferida o una de cada especie, las cuales mostraron una relación similar. Las macetas bajo capacidad de campo constante siempre mostraron una mayor relación vástago/raíz que las regadas sólo una vez (Figura 2.5).

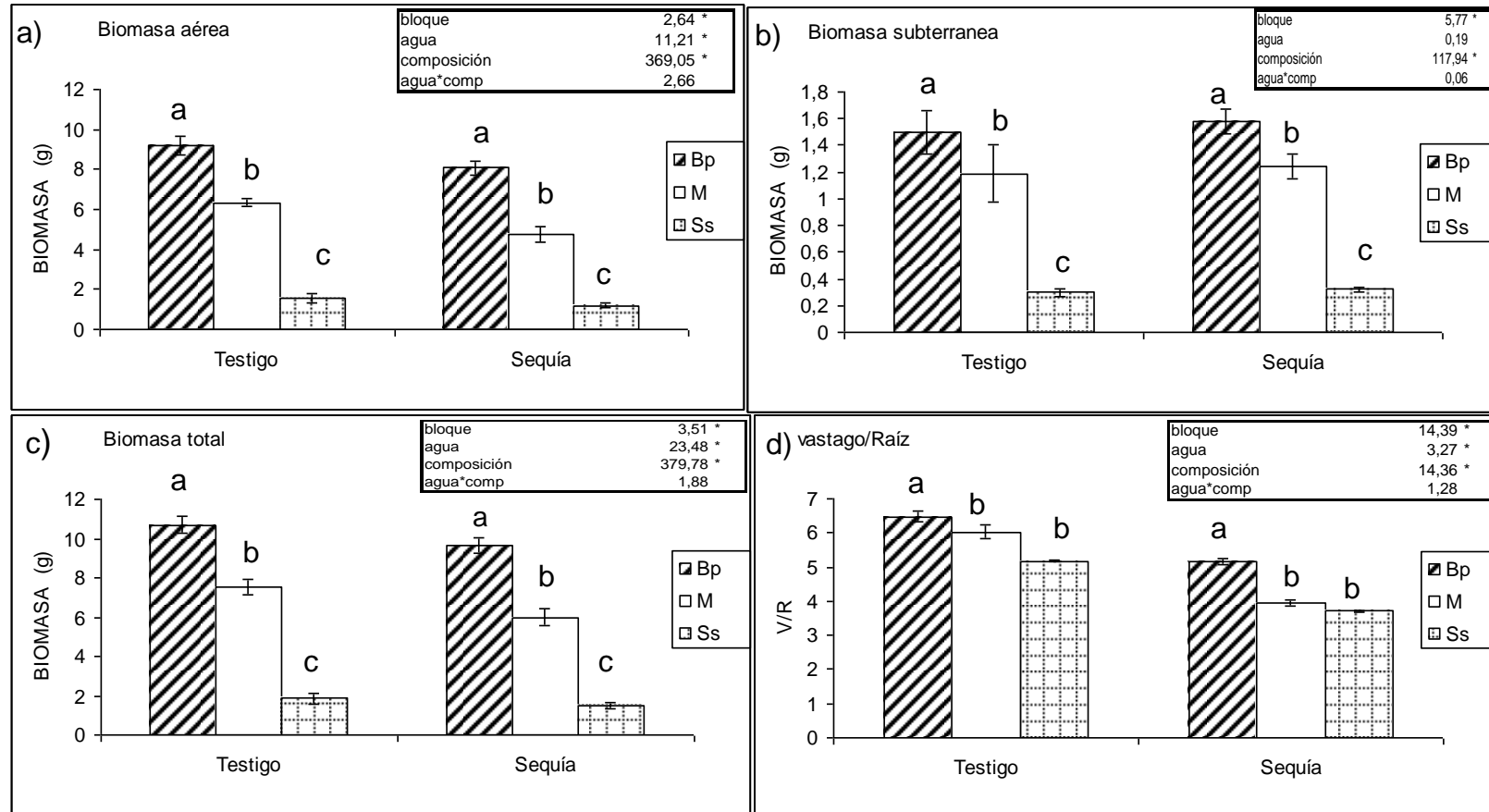


Figura 2.5: biomasa aérea (a), subterránea (b) y total (c) y relación tallo/raíz (d) en las macetas que contenían una plántula de cada especie (M) o dos la misma especie (Bp *Bromus pictus*; Ss *Stipa speciosa*), para las dos condiciones hídricas. Las barras indican un error estándar hacia cada lado de la media. En la porción superior del gráfico se indica el valor F de las distintas fuentes de variación incluidas en el análisis de varianza y con * se indican aquellos factores que mostraron efectos significativos. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada nivel del factor agua, con un nivel de significancia de $p \leq 0,05$

El análisis de la Intensidad relativa de la competencia mostró que tanto las plantas de *Bromus pictus* como las de *Stipa speciosa* tuvieron menor biomasa cuando crecieron con plantas de *Bromus pictus* que cuando lo hicieron con plantas de *Stipa speciosa* (Figura 2.6 a). Esa diferencia se debió a que los números de hojas y de macollos por planta mostraron el mismo patrón (Figuras 2.6 b y c). En cambio la competencia no afectó el número de hojas por macollo ni la biomasa de cada hoja (datos no mostrados). No se encontraron diferencias entre las dos condiciones hídricas para ninguna de las variables analizadas. El mismo análisis fue realizado para las variables morfogénéticas y no se encontraron diferencias significativas entre especies ni condiciones hídricas para ninguna de estas variables (datos no mostrados).

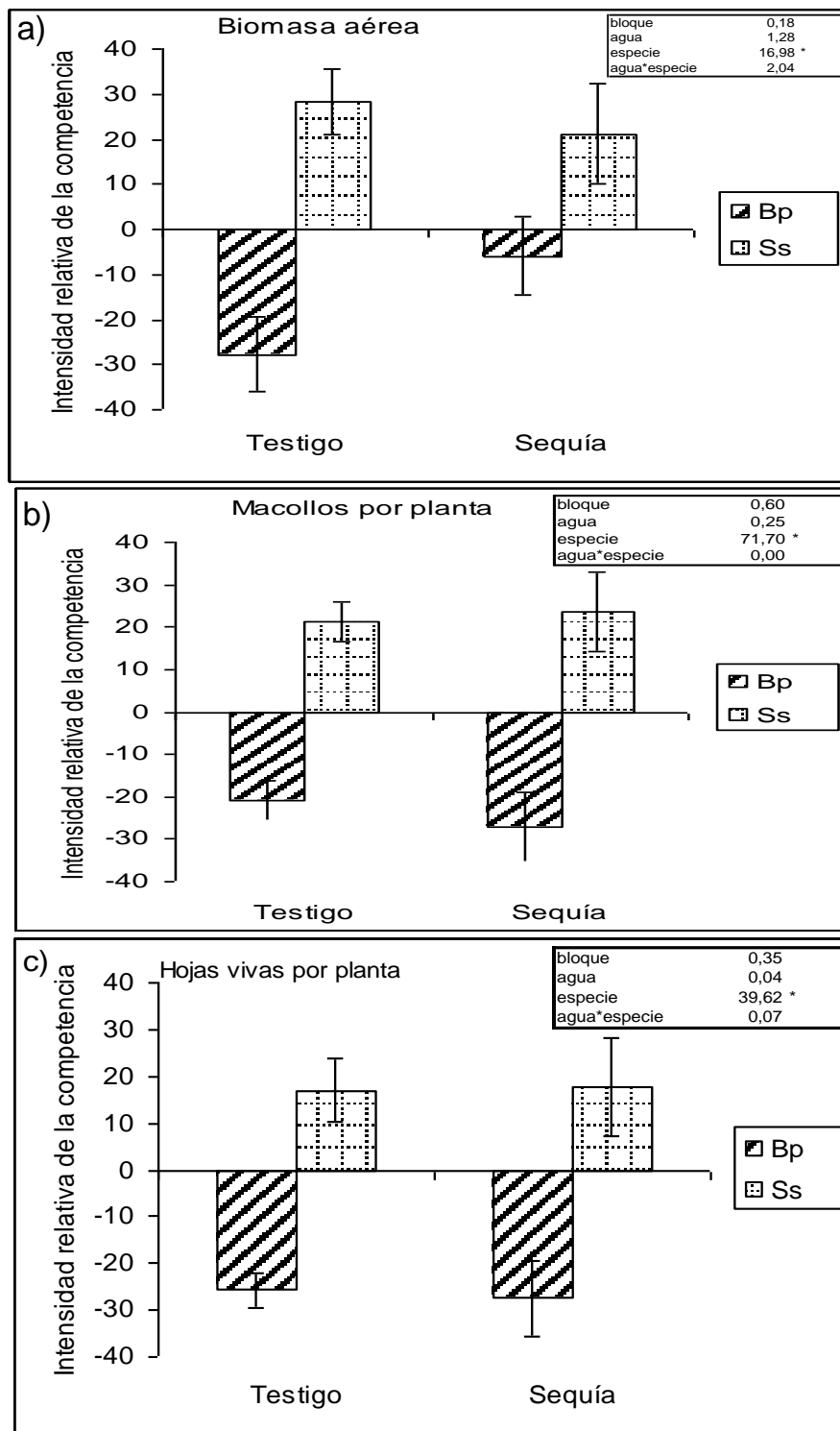


Figura 2.6: Intensidad relativa de la competencia para la biomasa aérea al finalizar el experimento (a), el número de macollos por planta (b) y el número de hojas vivas por planta (c) para las dos especies de pastos bajo las dos condiciones hídricas. Las barras indican un error estándar hacia cada lado de la media. La tabla en el ángulo superior indica los valores de F de Snedecor para cada fuente de error incluida en el ANVA. El asterisco indica efectos significativos ($p \leq 0.05$).

4. DISCUSIÓN

Este trabajo demostró que la especie preferida (*Bromus pictus*) tiene mayor tasa de crecimiento, mayor consumo de agua y mayor habilidad competitiva que la especie no preferida (*Stipa speciosa*). Estos resultados coinciden con la primera de las hipótesis planteadas, *Bromus pictus* la especie más preferida, fue la que mostró la mayor tasa de crecimiento relativa en condiciones de alta disponibilidad de recursos (Figura 2.1). En este sentido *Bromus pictus* sería una especie competitiva, mientras que *Stipa speciosa* sería una especies tolerante al estrés (Grime 1977). En consecuencia, se esperaría que bajo pastoreo intenso, con una disminución en la disponibilidad de recursos, especies como *Bromus pictus*, con alta tasa de crecimiento relativa máxima y mayor consumo de recursos, vieran más perjudicado su crecimiento que especies como *Stipa speciosa*. Como contrapartida, ante eventuales aumentos en la disponibilidad de agua y nutrientes *Bromus pictus* tendría mayor capacidad de crecimiento que *Stipa speciosa*.

Las diferencias halladas entre las variables morfogenéticas de ambas especies fueron coherentes con las registradas en la TCR en condiciones de alta disponibilidad de recursos. La especie más preferida mostró una mayor tasa de elongación y de aparición foliar y una menor longevidad de sus hojas (Reich *et al.* 1997). La diferencia porcentual para la tasa de elongación foliar entre ambas especies fue mayor que aquella para la tasa de aparición de hojas (Figura 2.2). La TAF estaría relacionada con el tiempo durante el cual se elonga una hoja (Lemaire *et al.* 2000), a mayor TAF menor tiempo de elongación foliar. Al aumentar la tasa de elongación foliar en mayor medida que la de aparición foliar, el tamaño de las hojas de *Bromus pictus* también resultó mayor que el de las de *Stipa speciosa* (Figura 2.3) (Lemaire *et al.* 2000). La menor longevidad foliar de

Bromus pictus es indicativa de una mayor tasa de senescencia foliar, característica que coincide con el tipo de especies que crecen en condiciones de alta disponibilidad de recursos y que poseen una alta TCRmax (Grime 1977). Asimismo, *ceteris paribus*, las altas tasas de elongación o aparición de hojas, en condiciones de alta disponibilidad de recursos, redundarían en las altas TCRmax observadas.

El mayor número de macollos en *Stipa speciosa* y la falta de diferencias entre ambas especies en el número de hojas por macollo, determinó que *Bromus pictus* tenga un 42 % menos de hojas totales que *Stipa speciosa*. Sin embargo, dado que *Bromus pictus* tuvo un 500 % más de tamaño de hoja, esta especie alcanzó un 490 % más de biomasa aérea final que *Stipa speciosa*. Por otra parte *Bromus pictus* tuvo mayor TAF pero menor número de hojas totales que *Stipa speciosa*, lo que estaría explicado por la mayor densidad de macollos de *Stipa speciosa* (Figura 2.3 c), y sugiere que esta última tuvo una mayor tasa de macollaje que contrarrestó la menor TAF. Probablemente la mayor asignación de recursos a la producción de biomasa foliar mostrada por *Bromus pictus* conspire contra su posibilidad de asignarlos a la producción de nuevos macollos.

La supervivencia de una especie en sistemas áridos y semiáridos no dependería tanto de su respuesta inmediata a los pulsos de lluvia como de su estrategia de subsistencia entre un pulso y el siguiente (Goldberg y Novoplansky 1997). En Patagonia, donde las lluvias se concentran en el período otoño-invierno, los períodos interpulso son mucho más prolongados hacia el verano. Es por ello que las características del crecimiento y el uso del agua en esa época del año son muy importantes en este ambiente para definir la resistencia al estrés, ya sea natural del sistema o provocado por pastoreo. Aparentemente el mayor consumo de agua por parte de la especie preferida estaría asociado a una menor duración de su ciclo fenológico, al agotar más rápidamente las

reservas hídricas del suelo, recargadas en el período invernal. De hecho *Bromus pictus* posee una fase de reposo sin hojas verdes en el mes de febrero, fenofase no existente en *Stipa speciosa* (Siffredi 1981, Golluscio *et al.* 2005 a y b). Asimismo el mayor consumo de agua de la especie palatable puede resultar crítico en situaciones de déficits hídricos extremos como los que tienen lugar en un año seco. En esos casos la disponibilidad hídrica puede descender a niveles inferiores a los tolerados por la especie, producto no solo de las bajas precipitaciones sino también del efecto de la propia especie sobre el suelo circundante (Wedin y Tilman 1993). Esto debería redundar en una menor longevidad de las plantas de *Bromus pictus* respecto a las de *Stipa speciosa*, variable acerca de la cual no existen registros hasta el momento, aunque es más factible encontrar plantas muertas de *Bromus pictus* que de *Stipa speciosa* (Golluscio comunicación personal).

El mayor consumo de agua y la mayor relación vástago/raíz de la especie preferida afectarían su crecimiento ante una disminución en la disponibilidad de agua más severa y/o de mayor duración que la alcanzada en este experimento (Figuras 2.4 y 2.5). El consumo de agua de las plantas afecta el contenido hídrico del propio suelo donde ellas crecen pudiendo esto tener consecuencias negativas sobre la planta (Fernandez y Reynolds 2000). El mayor consumo de agua de *Bromus pictus* provocaría una disminución más rápida del contenido hídrico del suelo circundante respecto a *Stipa speciosa*, pudiendo resultar esto en un efecto negativo sobre el crecimiento de la primera en condiciones de estrés hídrico prolongado. Asimismo la mayor relación vástago/raíz implica una menor inversión en recursos subterráneos, característica favorable en ambientes ricos en recursos edáficos (Tilman 1988) pero desfavorable en ambientes pobres en recursos edáficos (Grime 1977).

La intensidad relativa de la competencia entre especies para las variables número de macollos por planta, hojas vivas totales y biomasa aérea final resultó ser positiva en *Stipa speciosa* y negativa en *Bromus pictus*. El hecho de que las plantas de ambas especies se vean perjudicadas por la compañía de plantas de *Bromus pictus* reflejaría justamente la mayor tasa de agotamiento de los recursos hídricos asociada a las plantas de *Bromus pictus* respecto a las de *Stipa speciosa*. En el largo plazo esta intensidad relativa de la competencia implicaría un desplazamiento de la especie no preferida bajo condiciones de alta disponibilidad de recursos (Goldberg y Barton 1992). Graff *et al.* (2007) estudiaron el efecto de *Stipa speciosa* sobre *Bromus pictus* bajo distintas condiciones de pastoreo en su ambiente natural. Demostraron la existencia de facilitación de la especie no preferida respecto a la preferida en condiciones de pastoreo, debido a una disminución en la tasa de consumo del ganado sobre esta última. En cambio, en ausencia de pastoreo detectaron un efecto negativo de la competencia sobre *Bromus pictus*. El presente trabajo sugiere que, en ausencia de pastoreo, la relación de competencia entre ambas especies conduciría a resultados opuestos según la disponibilidad de recursos: cuando los mismos son abundantes terminaría dominando *Bromus pictus*, mientras que cuando son escasos terminaría dominando *Stipa speciosa*.

La disminución del crecimiento por efecto de la competencia en condiciones de pastoreo registrada en especies preferidas como *Bromus pictus*, con alta tasa de crecimiento relativa máxima, obedecería tanto a un efecto directo del pastoreo, consistente en una extracción de biomasa, como a un efecto indirecto mediado por una menor disponibilidad de recursos (García Martínez 2005, Golluscio *et al.* 2009), que afectaría en mayor medida a las especies preferidas (Moretto y Distel 1997, Quiroga *et al.* 2010). En consecuencia, es posible que de anular los efectos directos del pastoreo

mediante la implementación de clausuras o sistemas de manejo del pastoreo con descansos, subsista de todos modos un efecto negativo de la competencia, de mayor magnitud al observado en sitios clausurados hace muchos años, donde la disponibilidad de recursos es mayor. Esa diferencia en la magnitud del efecto negativo de la competencia sería el reflejo del efecto indirecto del pastoreo mencionado anteriormente y perduraría hasta tanto no se recuperen los niveles de disponibilidad de recursos previos a la introducción del ganado ovino. Esa diferencia impondría una fuerte restricción a la recuperación de estos ambientes degradados por el uso pastoril. En el próximo capítulo de esta tesis se pondrá a prueba la hipótesis de que en condiciones de pastoreo intenso existe una limitación en el establecimiento de plántulas de la especie preferida debida a la menor disponibilidad de nitrógeno inducida por el mismo (García Martínez 2005, Golluscio *et al.* 2009)

CAPÍTULO III: LIMITACIÓN POR NITRÓGENO EN EL ESTABLECIMIENTO DE PLÁNTULAS DE *BROMUS PICTUS* EN ESTEPAS PATAGÓNICAS

1. INTRODUCCIÓN

En muchas partes del mundo el pastoreo provoca cambios drásticos en la estructura de la vegetación, asociados al reemplazo de especies y la disminución en la cobertura vegetal (Milchunas y Lauenroth 1993, Zha y Tilman 1997, De Soyza y Whitford 1998). En muchos casos dichos cambios están también asociados a cambios en la disponibilidad y distribución de recursos edáficos en el espacio y en el tiempo, derivando esto en procesos de desertificación que pueden ser irreversibles (De Soyza y Whitford 1998, Schlesinger *et al.* 1996). Contrariamente a los supuestos de los modelos sucesionales clásicos, el modelo de estados y transiciones plantea la existencia de estados de la vegetación alternativos, algunos de los cuales pueden no ser reversibles (Westoby *et al.* 1989). En situaciones donde los cambios en la estructura de la comunidad o en la disponibilidad de recursos son de una magnitud importante, la reversibilidad del proceso suele ser imposible o requerir un desmesurado aporte en términos de energía externa para subsanar las principales limitantes que impiden regresar a la situación original.

En el Distrito Occidental de la Provincia Fitogeográfica Patagónica se han hecho estudios sobre los cambios provocados por el sobrepastoreo en la estructura de la vegetación. Perelman y colaboradores (1997) observaron una leve disminución en la cobertura vegetal y la riqueza de especies y un aumento en la proporción de especies arbustivas xerofíticas. En un análisis más detallado, observando particularmente lo ocurrido dentro de la forma de vida pastos, se ha encontrado un claro reemplazo de las especies de pastos más

preferidas por el ganado, *Bromus pictus* y *Poa ligularis*, por las menos preferidas, *Stipa speciosa* y *Stipa humilis*, asociado a cambios en su cobertura aérea (García Martínez 2005, Golluscio *et al.* 2009). Incluso se ha encontrado que en el caso de *Bromus pictus* la disminución en su cobertura aérea estuvo asociada a una disminución en la densidad de individuos (Alberino *et al.* 2008). La recuperación de estos pastizales se ve dificultada por las fuertes restricciones al establecimiento de pastos que existen en este tipo de ambientes. Los fuertes vientos acumulan las semillas de los pastos contra las matas de arbustos, que generalmente están rodeados por un denso anillo de pastos. En esos sitios si bien existe protección aérea, la competencia radical es muy alta y los niveles de logro en el establecimiento de plántulas son muy bajos (Aguiar y Sala 1997, Fernández *et al.* 2002).

Las disponibilidades de agua y nitrógeno son generalmente los principales factores limitantes del establecimiento de plántulas (Mónaco *et al.* 2003). En ambientes áridos como el que estudiamos en esta oportunidad, las precipitaciones son muy bajas y la disponibilidad hídrica representa una gran limitante en los diferentes procesos demográficos de las plantas, al estar la vegetación expuesta a un fuerte estrés hídrico durante gran parte del año. No obstante algunos autores proponen que en los ambientes áridos y semiáridos, a pesar de las bajas precipitaciones, el nitrógeno es el principal factor limitante (Krueger *et al.* 2004), que existe una co-limitación entre el agua y el nitrógeno (Hooper y Johnson 1999), o bien que el nitrógeno comienza a ser limitante a partir de cierto umbral de precipitaciones por encima de la media de zonal (Seagle y Mc Naughton 1993). De hecho se han encontrado respuestas a la fertilización nitrogenada en diversos ambientes áridos (Miller 1991, Bisigato y Bertiller 1999). En la Patagonia, la limitación relativa por nitrógeno sería máxima en invierno y comienzos de primavera, cuando la disponibilidad hídrica es

máxima, y disminuiría gradualmente a medida que disminuye la disponibilidad hídrica en el suelo (Austín y Sala 2002).

En la estepa arbustivo-graminosa del sur del Distrito Occidental de la Provincia Fitogeográfica Patagónica, el pastoreo produce una disminución significativa en el contenido de nitrógeno total edáfico y en la tasa de mineralización del mismo elemento, y dicho patrón es particularmente notorio en los parches de suelo descubierto (García Martínez 2005, Golluscio *et al.* 2009). El menor contenido de nitrógeno en las áreas pastoreadas, sumado a la menor tasa de mineralización, sugiere que el pastoreo induciría un aumento en la limitación por este elemento.

El sobrepastoreo en la estepa arbustivo-graminosa, al disminuir el contenido de nitrógeno, podría estar provocando un aumento en la limitación nutricional al establecimiento de plántulas. El efecto de la disminución en el contenido de este nutriente se vería magnificado en las especies que presentan una alta tasa de crecimiento relativo en condiciones de alta disponibilidad de nutrientes (Moretto y Distel 1997). Como se observó en el capítulo anterior, *Bromus pictus* tiene una alta tasa de crecimiento relativa, en condiciones de alta disponibilidad de recursos. Por lo tanto esta especie estaría entre las más perjudicadas por una disminución en la disponibilidad de recursos como la que ocurre en los sitios pastoreados intensamente. A su vez, es esta especie una de las que más disminuye en cobertura con el pastoreo (Perelman 1997, Alberino *et al.* 2008, Golluscio *et al.* 2009), y por lo tanto es una especie importante con el fin de recuperar estos ambientes degradados por el sobrepastoreo. Rotundo y colaboradores (2004), demostraron que la permanencia de los animales en el momento posterior a la dispersión de sus semillas tiene efectos positivos sobre el establecimiento de plántulas de esta especie, al actuar los animales como agentes que incorporan las semillas al suelo. Esto significó un avance

importante en la búsqueda de herramientas que permitan la resiembra de esta especie con la menor inversión posible de capital. De todas formas es posible que, debido a la disminución en la disponibilidad de recursos con el pastoreo (García Martínez 2005, Golluscio *et al.* 2009), la sola resiembra de esta especie no alcance para lograr su recuperación. La recuperación de niveles de nitrógeno aceptables resultaría indispensable para lograr alcanzar el objetivo.

En este capítulo nos proponemos estudiar el efecto de la disminución en la disponibilidad de nitrógeno en los sitios pastoreados, sobre el establecimiento de plántulas de *Bromus pictus*. Las hipótesis de este trabajo fueron: 1- El establecimiento y crecimiento de plántulas de *Bromus pictus* se encuentra limitado por nitrógeno; 2- Dicha limitación es mayor en los sitios que históricamente fueron pastoreados con mayor intensidad respecto a aquéllos que tuvieron un pastoreo menos intenso o hace años que no son pastoreados.

Para poner a prueba las hipótesis mencionadas se realizó un experimento en la estepa arbustivo graminosa del sur del distrito occidental de la Provincia Fitogeográfica patagónica. El mismo constó de tres factores: intensidad histórica de pastoreo (pastoreo intenso, pastoreo moderado y clausura al pastoreo), fertilización nitrogenada (fertilizado con nitrato de amonio y no fertilizado) y riego (regado y no regado).

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Sitio de estudio

El trabajo se realizó entre abril de 2007 y abril de 2008 en una estepa arbustivo-graminosa, ubicada al sur del Distrito Occidental de la Provincia Fitogeográfica Patagónica (Cabrera 1976). El área se caracteriza por presentar una precipitación media anual de 156 mm concentrada entre otoño e invierno (Rotundo y Aguiar 2004, Paruelo *et al.* 1998). La cobertura vegetal es de un 50%, y se diferencian claramente parches de suelo descubierto, pastos y arbustos (Soriano *et al.* 1994). Las especies dominantes en este distrito son: los pastos *Stipa speciosa* y *S. humilis* (no palatables), y *Poa ligularis* y *Bromus pictus* (palatables), y los arbustos *Mulinum spinosum*, *Adesmia volkmanni* y *Senecio filaginoides* (Soriano 1956).

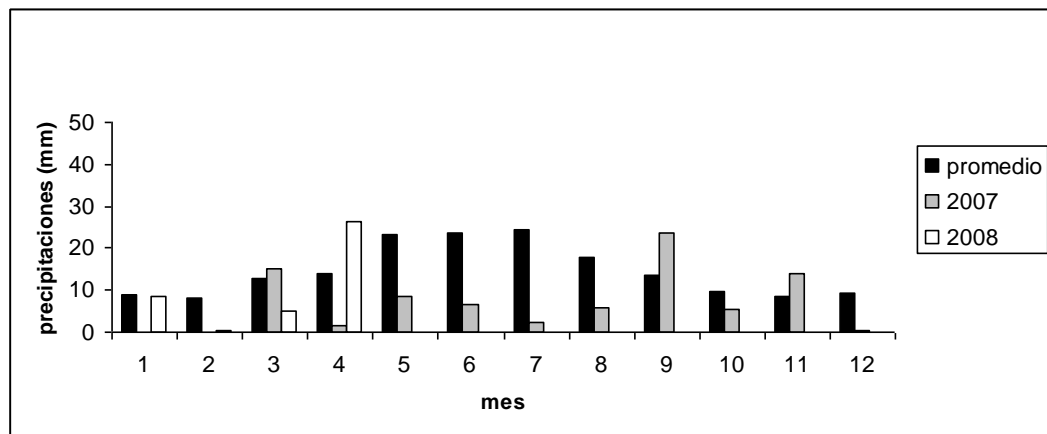


Figura 3.1: precipitaciones mensuales para el promedio de 20 años, el año 2007 y los primeros cuatro meses del 2008.

Las precipitaciones del año 2007 fueron un 52 % inferiores al promedio histórico, y ese patrón se mantuvo durante los primeros 3 meses del 2008, para los que las precipitaciones fueron un 47 % inferiores al promedio en el mismo

período de tiempo. Recién las precipitaciones ocurridas en abril de 2008 superaron al promedio dando como resultado una reducción global del 38 % para el lapso transcurrido entre mayo 2007 y abril de 2008, período en el que se realizó el experimento. Dicha reducción en el monto de agua caída estuvo asociada a una reducción del 35 % en el número total de eventos. Se produjeron 32 eventos de lluvia menos que en el promedio de los años, 19 correspondientes a eventos menores a 1 mm (-36 %), 12 a eventos entre 1 y 5 mm (-45 %) y 1 a eventos mayores a 5 mm (-5 %).

2.2. Esquema experimental

Se realizó un experimento manipulativo en el que se evaluó el efecto de la historia de pastoreo, la fertilización y el riego sobre la germinación y la supervivencia de *Bromus pictus*. Los dos primeros factores están vinculados directamente con las hipótesis, mientras que el agregado del factor riego buscó evitar que la sequía usual del sistema de estudio pudiera llegar a enmascarar los efectos de los factores de interés. Para llevar a cabo el experimento se seleccionaron 5 áreas, cada una de las cuales constituyó un bloque (enmarcadas en un área de 10.000 ha aproximadamente). Dentro de cada área se seleccionaron sitios con diferente intensidad histórica de pastoreo, uno pastoreado intensamente, uno pastoreado moderadamente y uno clausurado al pastoreo. Los sitios clausurados al pastoreo tuvieron todos al menos 10 años de antigüedad, llegando a alcanzar los 53 años de clausura en el más antiguo. Los sitios pastoreados estuvieron sometidos históricamente a una carga de 0.1 a 0.3 ovejas/ha. Los sitios pastoreados intensamente estuvieron ubicados en el mismo cuadro más cerca de la aguada, pero a una distancia no menor a los 200 m de la misma. A distancias de la aguada menores a los 200 m la deposición de materia fecal y orina por parte de los animales es desproporcionadamente alta

(Frank y Evans 1997). Los sitios seleccionados coinciden con aquellos evaluados en un trabajo previo, a los cuales se les midió cobertura vegetal, concentración de nitrógeno y carbono total y cantidad de boñigas por metro cuadrado (García Martínez 2005, Golluscio *et al.* 2009).

En cada uno de los 15 sitios seleccionados se instaló una clausura cerrada al pastoreo de 10 x 10 metros, con el fin de impedir el ingreso de los animales y de esta forma evitar confundir el efecto inmediato del pastoreo, mediado por una disminución en la cantidad de biomasa, del efecto indirecto histórico asociado a una disminución en la disponibilidad de nitrógeno que era el que queríamos evaluar. Dentro de dichas clausuras se marcaron 4 subparcelas de 1 m² cada una. Los 4 tratamientos, surgidos de la combinación de dos niveles de los factores riego y fertilización, fueron distribuidos al azar en las 4 subparcelas. Con el fin de evaluar el efecto de los tratamientos sobre la germinación de *Bromus pictus*, en cada una de las subparcelas se colocaron mallas de 10 x 20 cm sobre las cuales se sembraron de 10 semillas de esa especie con un poder germinativo del 97 %. Asimismo, con el fin de evaluar el establecimiento de plántulas, en cada una de esas 4 subparcelas se plantaron, en espacios de suelo desnudo 10 plántulas de *Bromus pictus*, provenientes de semillas pregerminadas en cajas de Petri. Las plántulas fueron marcadas adecuadamente con el fin de realizar un seguimiento de las mismas hasta el mes de abril de 2008. Se seleccionaron los espacios de suelo desnudo por ser el micrositio donde normalmente se producen instalaciones exitosas (Aguilar *et al.* 1992) y donde el contenido de nitrógeno no solo es mínimo, sino que se reduce por efecto directo del pastoreo (García Martínez 2005, Golluscio *et al.* 2009).

Las fertilizaciones y los riegos se realizaron en 4 fechas: a la siembra (15 de mayo), el 15 de septiembre y el 15 de noviembre de 2007 y el 15 de enero de 2008. En los tratamientos que llevaron riego y fertilización, primero se

realizaron los riegos y luego la fertilización con el fin de evitar la lixiviación del nitrógeno agregado. La fertilización consistió en 20 kg N/ha/aplicación (total 80 kg N/ha), en forma de nitrato de amonio aplicado en pequeños orificios de 3 cm de profundidad en el área de influencia de un radio de 5 cm con centro en la plántula. Por su parte el riego consistió en 20 mm/aplicación (total 80 mm), aplicado mediante el uso de regaderas en toda la subparcela de 1 m².

2.3. Recolección de datos:

Las variables medidas fueron **% de emergencia acumulada** a enero de 2008 y de 2009, en las mallas con semillas colocadas en mayo de 2007. En las plántulas plantadas en mayo de 2007 se midió **tasa de elongación foliar**, **tasa de senescencia foliar**, **número de hojas por plántula** y **macollos por plántula** en noviembre de 2007 y **% de supervivencia**, en septiembre y noviembre de 2007 y enero y abril de 2008. Asimismo en el suelo se realizaron mediciones de **contenido hídrico gravimétrico** antes de cada riego y de **nitrógeno mineral** en mayo, septiembre y noviembre de 2007, y **tasa de mineralización** entre mayo y septiembre de 2007 en cada uno de los sitios seleccionados. Finalmente se midió el **número de plántulas espontáneas/m² del género *Bromus***, en condiciones naturales en los meses de noviembre de 2007 y enero de 2008, para monitorear el efecto de las condiciones ambientales sobre la población natural de la especie.

La tasa de elongación se midió sobre la hoja más joven de la plántula, como el incremento en longitud en el transcurso de 3 días (Lemaire *et al.* 2000). La tasa de senescencia foliar se midió como el incremento en la longitud senescida de una hoja en el mismo período de tiempo. El contenido hídrico gravimétrico se midió como la relación entre la masa de agua y la masa de suelo seco obtenidas del secado del suelo a 105 °C (Conti *et al.* 2000). Para medir el

contenido de nitrógeno mineral se tomó una muestra de suelo de 0 a 5 cm de profundidad, se tamizó a través de una malla de 2 mm y se pesó una submuestra de 5 g la cual se mezcló con 25 ml de una solución de KCL 2 N. Posteriormente se mantuvo el extracto a baja temperatura y se lo filtró. Las muestras fueron analizadas en el laboratorio del IFEVA, utilizando un autoanalizador ALPKEM (O-I Corporation, Station Texas, USA), que utiliza un análisis colorimétrico de nitrógeno inorgánico en extracto líquido. El nitrógeno mineral se expresó en $\mu\text{g N/g}$ de suelo, tanto para amonio como para nitrato. Para medir la tasa de mineralización del nitrógeno se utilizaron tubos de PVC de 5 cm de diámetro y 7,5 cm de altura, ubicados en espacios de suelo desnudo. En cada fecha de muestreo se extrajo el suelo contenido en los tubos y se colocaron nuevos cilindros en su reemplazo. La tasa de mineralización neta entre mayo de 2007 y septiembre de 2007 se midió como la diferencia en el contenido de nitrógeno mineral entre ambas mediciones (Raison *et al.* 1987).

2.4. Análisis estadístico:

Para todas las variables de respuesta se usó un Diseño en Bloques Completos Aleatorizados, donde los bloques fueron cada una de las cinco áreas de muestreo y los tratamientos fueron las parcelas sometidas a cada una de las historias de pastoreo. Cada una de esas 15 parcelas principales fue subdividida mediante un arreglo en parcelas divididas de tipo factorial, con dos niveles del factor fertilización y dos del factor riego. Este esquema de análisis se utilizó para evaluar la **tasa de elongación foliar**, la **tasa de senescencia foliar**, el **número de macollos por plántulas** y el **número de hojas por plántula** mediante Análisis de Varianza. Para las otras variables se utilizaron ligeras modificaciones a ese esquema, según se detalla a continuación:

Disponibilidad de agua y nitrógeno: estas dos variables se analizaron en una de las dos parcelas regadas y en una de las dos parcelas control de cada sitio, sin tener en cuenta si dichas parcelas eran fertilizadas o no. Esto último se debió a que, si bien el riego afectó a cada subparcela entera, la fertilización se realizó de manera localizada en el radio de 5 cm con centro en cada plántula, por lo que no afectó al resto de la parcela de 1 m² donde no había plántulas instaladas. Las mediciones de contenido hídrico y nitrógeno mineral en la parcela regada no intentaron cuantificar el efecto inmediato de cada riego sino su persistencia hasta la siguiente aplicación. Por lo tanto se las midió antes de la aplicación de cada riego. El contenido hídrico se midió en dos profundidades mientras que el de nitrógeno mineral sólo se midió de 0 a 5 cm de profundidad, estrato donde la disponibilidad de este elemento es mayor (García Martínez 2005, Golluscio *et al.* 2009). Para el contenido hídrico, el análisis de varianza respondió a un diseño en bloques con medidas repetidas en el tiempo donde además la parcela principal (pastoreo) estuvo dividida en cuatro subparcelas resultantes de la combinación de los factores riego y profundidad. Para el nitrógeno mineral (separado en amonio, nitrato y total), el análisis de varianza fue similar pero subdividiendo la parcela principal (pastoreo) sólo en dos subparcelas, correspondientes a los dos niveles del factor riego

Tasa de mineralización: dado que se la midió entre mayo y septiembre en un micrositio sin tratamientos en cada uno de los 15 sitios con diferente intensidad de pastoreo analizados, el pastoreo fue el único factor incluido en el análisis.

Supervivencia de plántulas: dado que la supervivencia de plántulas se midió en cuatro fechas, el análisis de varianza se realizó según el esquema básico pero utilizando un arreglo de medidas repetidas en el tiempo. En dicho análisis

no se incluyó la medición de abril 2008 (última medición) debido a la casi nula supervivencia de plántulas registrada en esa fecha.

Germinación de semillas: se midió la germinación acumulada de semillas en enero de 2008. En enero de 2009 se realizó una nueva medición al observar sorprendentemente que gran parte de las semillas que no habían germinado hasta enero de 2008 lo habían hecho posteriormente. Para evaluar el efecto de los tratamientos se realizó un análisis de varianza según el esquema básico, con la salvedad de que para la medición de enero de 2009 no se tuvieron en cuenta los factores riego y fertilización ya que durante todo el año previo no se los aplicó.

Los análisis se realizaron utilizando los paquetes estadísticos STATISTICA e INFOSTAT, estableciendo un nivel de significancia del 5%. En los ANVAs con mediciones repetidas, cuando se detectaron interacciones significativas que involucraban al factor fecha, se particionó el análisis por fecha. Cuando subsistían interacciones entre los otros factores, se las analizó mediante pruebas de Tukey. Cuando no se detectaron interacciones, los efectos del factor pastoreo se analizaron mediante contrastes ortogonales Clausura vs Pastoreo y Pastoreo Intenso vs Pastoreo Moderado.

3. RESULTADOS

Con el fin de evitar confusiones al momento de analizar los resultados, se aclara que al hablar de pastoreo se hace mención al efecto del pastoreo histórico y no a un efecto inmediato del pastoreo debido a la defoliación. En este sentido todos los sitios fueron clausurados para evitar la defoliación por los animales y así poder evaluar únicamente como los cambios provocados en el suelo debidos al pastoreo histórico repercuten sobre las variables analizadas.

3.1. Variables edáficas:

El **contenido hídrico** disminuyó desde mayo a enero en los 3 niveles de pastoreo y las dos profundidades, tanto en las parcelas regadas como en las no regadas. Sin embargo la caída del contenido hídrico fue diferente en cada una de esas situaciones, dando lugar a interacciones entre la fecha de medición y el resto de los factores (Tabla 3.1).

	gl	CM	F	p	mayo	septiembre	noviembre	enero
año	4	0,00	1,19	0,39	0,00	0,45	0,20	0,50
pastoreo	2	0,01	4,34	0,05	0,04	0,08	0,80	0,19
riego	1	0,00	2,02	0,19	0,41	0,94	0,29	0,19
profundidad	1	0,16	98,49	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01
riego*prof	1	0,01	5,02	0,06	0,55	0,07	0,20	0,01
riego*pastoreo	2	0,00	1,45	0,29	0,28	0,44	0,16	0,41
prof*pastoreo	2	0,00	2,24	0,17	0,05	0,15	0,06	0,57
riego*prof*pastoreo	2	0,00	2,62	0,13	0,80	0,15	0,30	0,38
fecha	3	0,22	187,40	0,00				
fecha*pastoreo	6	0,00	2,86	0,03				
fecha*riego	3	0,00	0,32	0,81				
fecha*prof	3	0,01	9,28	0,00				
fecha*riego*prof	3	0,01	4,26	0,02				
fecha*riego*pastoreo	6	0,00	1,29	0,30				
fecha*prof*pastoreo	6	0,00	2,52	0,05				
fecha*riego*prof*pastoreo	6	0,00	1,30	0,30				

Tabla 3.1: gl, cuadrados medios de los tratamientos (CM), F de Snedecor y p para cada uno de los factores del modelo y sus interacciones. También se muestra el valor p para cada uno de los factores, correspondiente a cada fecha de medición. Los números resaltados indican aquellos valores $p \leq 0.1$.

El análisis particionado por fecha de medición mostró que en general el contenido hídrico fue más alto en el estrato más profundo (5-15) que en el superficial (0-5) en todas las fechas. En general en ningún caso se detectaron

efectos del riego. Como las mediciones siempre se realizaron antes de realizar los riegos, dicha falta de efecto del riego implica que el contenido hídrico del suelo regado en una fecha, a la fecha siguiente (≥ 1 mes) era igual al de las parcelas no regadas. La única excepción tuvo lugar en enero y sólo a los 5-15 cm de profundidad (riego*profundidad $p < 0,01$). Finalmente en mayo y septiembre y a 5 cm de profundidad, los sitios clausurados tuvieron mayor contenido hídrico que los pastoreados, mientras que en noviembre, entre 5 y 15 cm de profundidad, los sitios históricamente sometidos a pastoreo moderado fueron los que mostraron menor contenido hídrico (Figura 3.2).

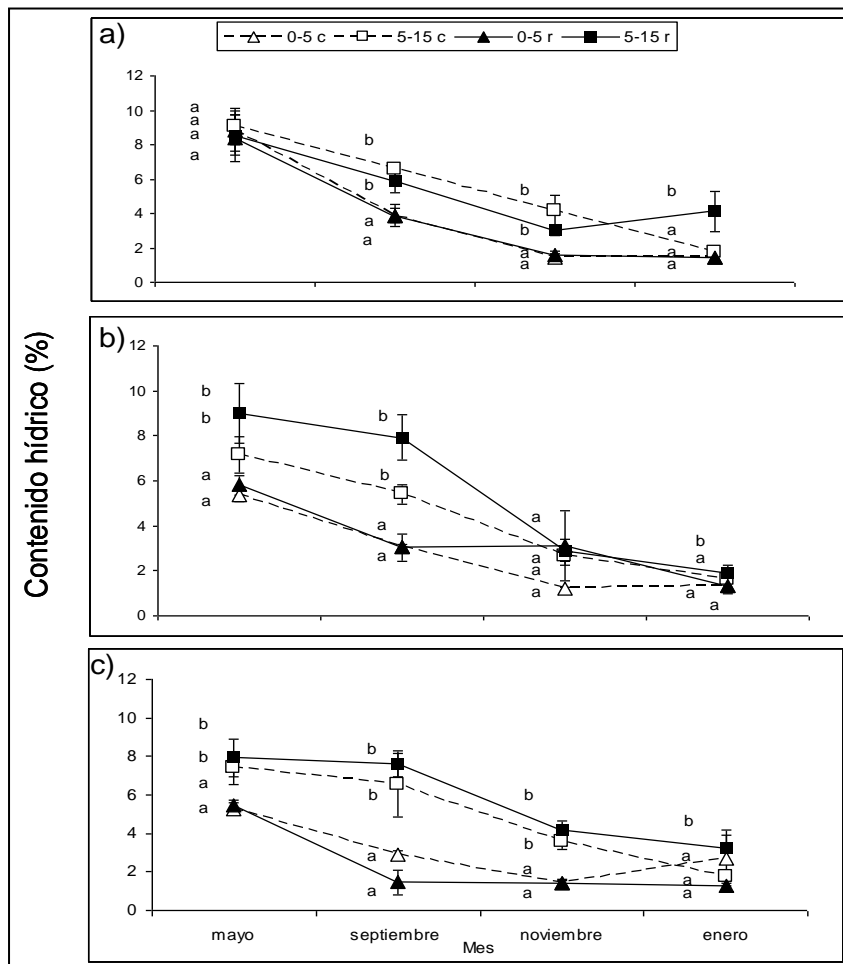


Figura 3.2: Contenido hídrico edáfico de 0 a 5 cm y de 5 a 15 cm de profundidad en la parcelas regadas (r) y las control (c), para las tres intensidades de pastoreo (Clausura al pastoreo (a), Pastoreo moderado (b), Pastoreo intenso (c)). Letras distintas indican diferencias entre tratamientos dentro de cada fecha, con un $p \leq 0.05$.

En contraposición con lo ocurrido con el contenido hídrico, el **contenido de nitrógeno mineral**, aumentó significativamente desde mayo a noviembre. Sin embargo dicho aumento no fue igual para todos los niveles de riego y/o pastoreo, ni tampoco para las dos fracciones que componen el N mineral (nitratos y amonio). Por lo tanto se procedió a realizar un análisis de varianza para cada fecha de medición por separado. Se observaron diferencias entre los distintos niveles de pastoreo sólo para la disponibilidad de nitratos y solamente en mayo y noviembre. En la primera fecha, coincidente con aquella en la que se realizó la siembra, dicha diferencia consistió en una mayor disponibilidad de nitratos en los sitios clausurados al pastoreo, mientras que en noviembre fueron los sitios pastoreados los que mostraron mayor disponibilidad de nitratos (Figura 3.3). Finalmente no se observaron diferencias entre tratamientos de riego en ninguna de las fechas ni variables.

	NO ₃ ⁻				NH ₄ ⁺				total			
	gl	CM	F	p	gl	CM	F	p	gl	CM	F	p
bloque	4	2,70	3,74	0,05	4	171,83	2,91	0,09	4	186,55	3,07	0,08
pastoreo	2	1,38	1,91	0,21	2	64,09	1,09	0,38	2	81,17	1,34	0,31
riego	2	0,20	0,69	0,50	2	48,64	1,89	0,17	2	44,91	1,80	0,18
pastoreo*riego	4	0,39	1,35	0,28	4	30,93	1,20	0,33	4	30,09	1,20	0,33
fecha	2	46,19	126,90	0,00	2	1266,14	49,42	0,00	2	1585,30	64,51	0,00
fecha*pastoreo	4	2,57	7,06	0,00	4	61,67	2,41	0,08	4	80,53	3,28	0,03
fecha*riego	4	0,07	0,19	0,32	4	67,69	2,64	0,05	4	65,17	2,65	0,04
fecha*riego*pastoreo	8	0,17	0,47	0,88	8	60,67	2,37	0,03	8	59,09	2,40	0,03

Tabla 3.2: gl, cuadrados medios de los tratamientos (CM), F de Snedecor y valor p para cada uno de los factores del modelo y sus interacciones. Los números resaltados indican aquellos valores $p \leq 0.1$.

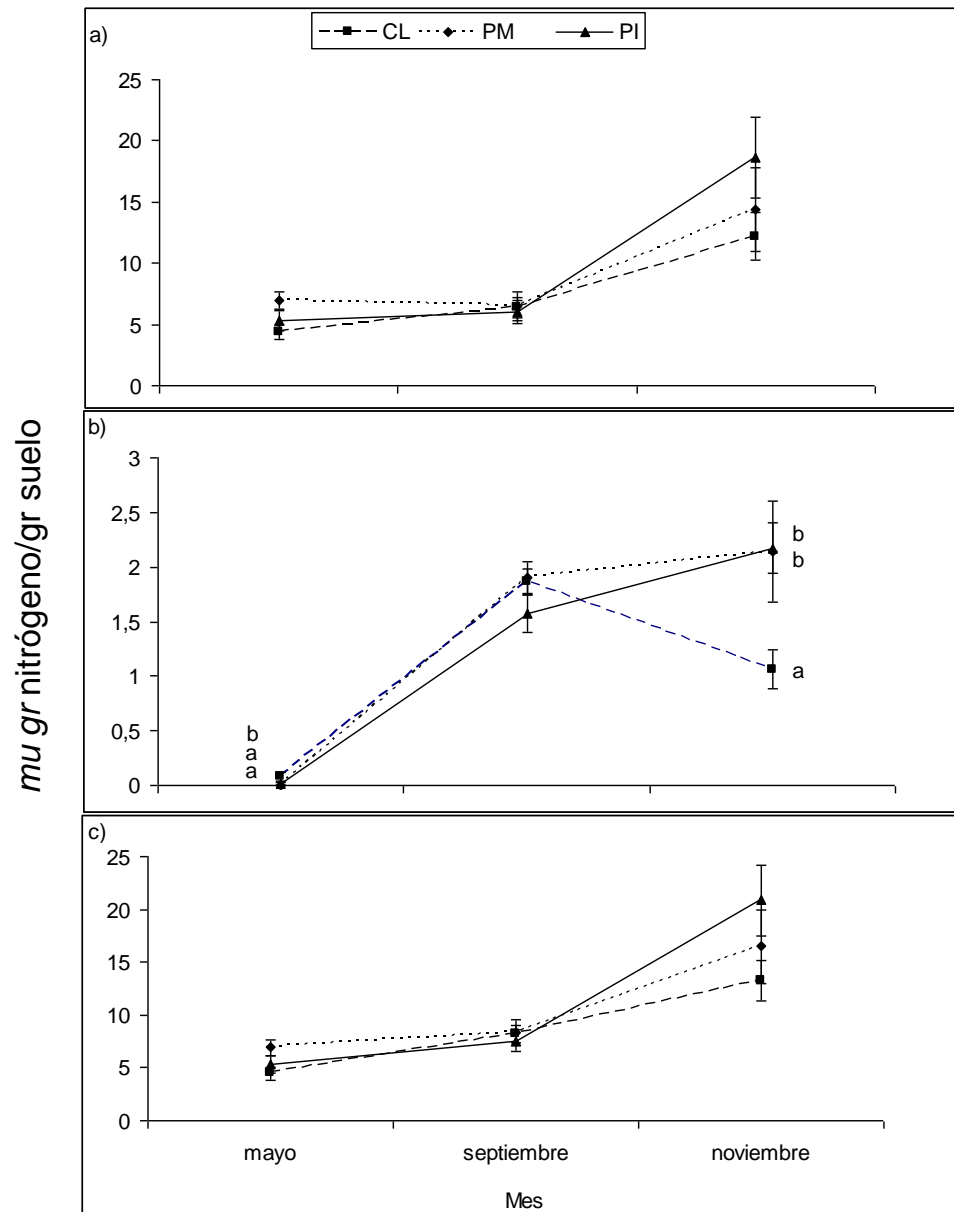


Figura 3.3: contenido de nitrógeno mineral edáfico (Amonio (a), nitrato (b), total (c)) de 0 a 5 cm de profundidad (promedio de parcelas regadas y control), para las tres intensidades de pastoreo (clausura al pastoreo, pastoreo moderado, pastoreo intenso). Letras distintas indican diferencias entre pastoreos dentro de cada fecha, con un $p \leq 0.05$.

La **tasa de mineralización neta de nitrógeno** entre mayo y septiembre, resultó aproximadamente un 45 % mayor en los sitios clausurados que en los pastoreados, los cuales no se diferenciaron entre sí. Esas diferencias se observaron tanto para la tasa de mineralización total como para las tasas de nitrificación y amonificación (Figura 3.4)

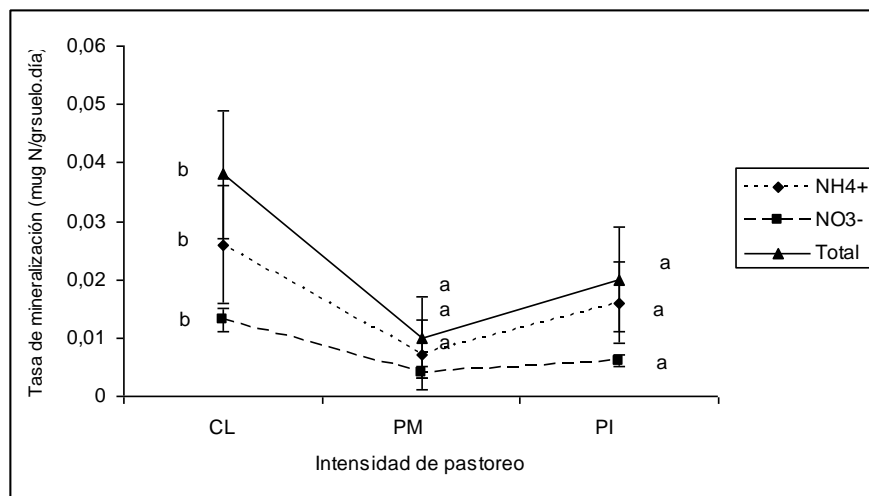


Figura 3.4: Tasa de mineralización de NO₃⁻, NH₄⁺ y nitrógeno mineral total para las tres intensidades de pastoreo (clausura al pastoreo (CL), pastoreo moderado (PM), pastoreo intenso (PI)). Letras distintas indican diferencias significativas entre niveles de pastoreo para cada variable (p≤0.05).

3.2. Germinación de semillas:

El porcentaje de semillas germinadas aumentó significativamente desde enero de 2008 (13,6 %) hasta enero de 2009 (30,6 %). Esos porcentajes no se vieron afectados por la historia de pastoreo en ninguna de las dos fechas, ni por el riego o la fertilización en la primera (Tabla 3.3).

Fuente de variación	Enero 2008				Enero 2009			
	Gl	CM	F	P	Gl	CM	F	P
Bloque	4	0,07	0,97	0,44	4	0,02	0,80	0,56
Pastoreo	2	0,00	0,01	0,99	2	0,03	1,11	0,37
Riego	1	0,00	0,04	0,84	-	-	-	-
Fertilización	1	0,08	1,11	0,30	-	-	-	-
Riego x fert	1	0,00	0,00	0,97	-	-	-	-
Riego x past	2	0,1	1,42	0,26	-	-	-	-
Fert x past	2	0,05	0,78	0,47	-	-	-	-
Riego x fert x past	2	0,08	1,12	0,34	-	-	-	-

Tabla 3.3: gl, cuadrados medios de los tratamientos (CM), F de Snedecor y el valor p para cada uno de los factores del modelo y sus interacciones para los % de germinación acumulados a enero de 2008 y a enero de 2009. Previamente se realizó un análisis incluyendo los datos de ambas fechas, cuyos factores fueron la fecha ($F=13.4$, $p<0.01$), la historia de pastoreo ($F= 0.50$, $p>0.10$) y la interacción entre ambos ($F= 0.73$, $p>0.10$).

3.3. Variables morfogénicas y estructurales

Las plántulas fertilizadas tuvieron mayor tasa de elongación foliar que las no fertilizadas (Figura 3.5 a). Asimismo esta variable tendió a ser máxima en las parcelas regadas y fertilizadas del pastoreo intenso y mínima en las parcelas control de los sitios clausurados (interacción fertilización*riego*pastoreo $p < 0,09$). La tasa de senescencia foliar se redujo significativamente con el riego, y con la fertilización nitrogenada, aunque este último efecto sólo fue significativo en las parcelas sujetas a pastoreo moderado (interacción fertilización*pastoreo $p < 0,001$) (Figura 3.5 b). El número de hojas vivas por plántula en el mes de noviembre resultó mayor en las parcelas regadas que en las control, sin que existiera efecto alguno de la fertilización ni de la historia previa del pastoreo (Figura 3.5 c). No se encontraron diferencias en el número de macollos por plántula para ninguno de los factores analizados ni sus interacciones; en todos los casos las plántulas contaban con un único macollo y no habían producido aún macollos nuevos (datos no mostrados)

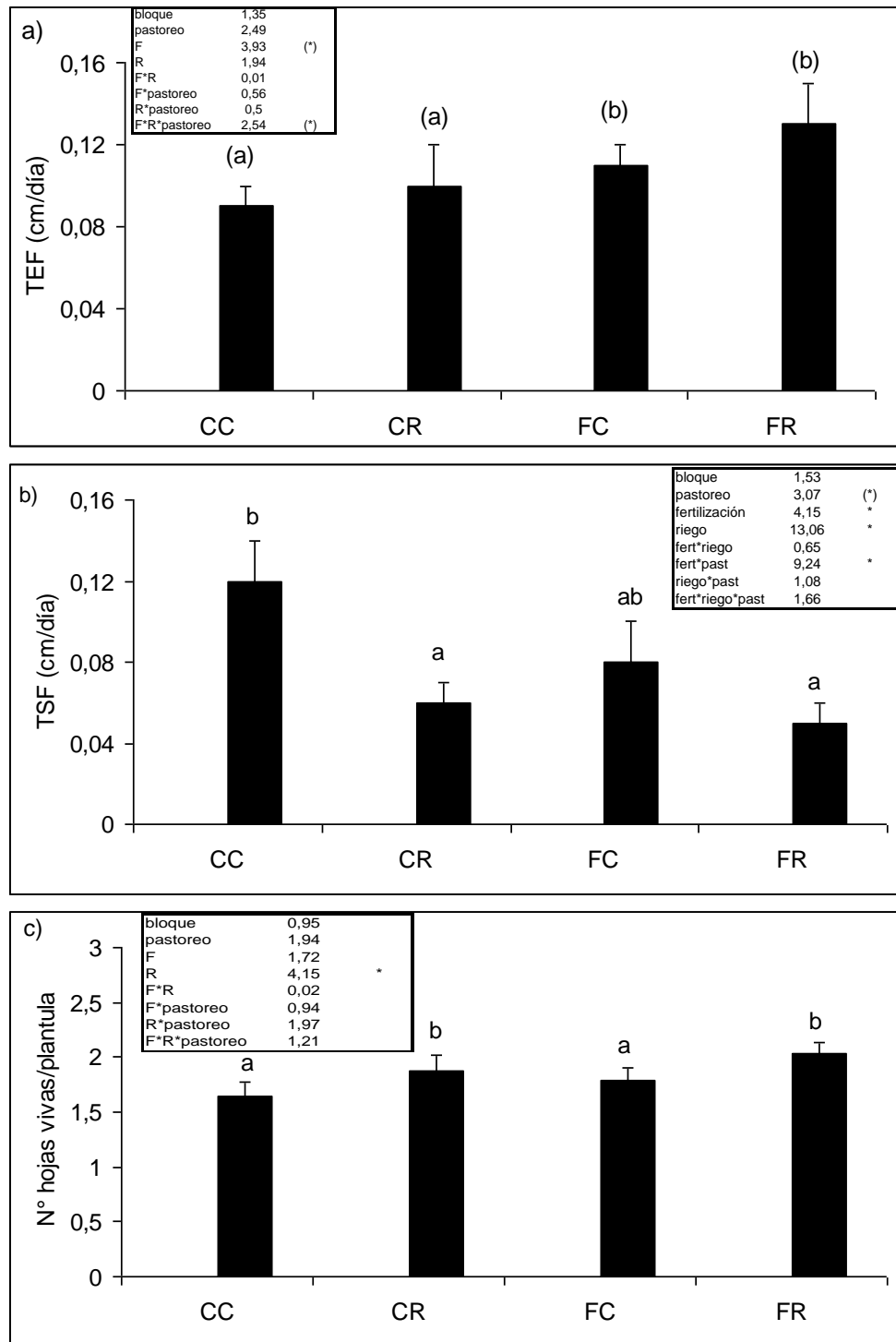


Figura 3.5: Tasa de elongación foliar (a), tasa de senescencia foliar (b) y número de hojas vivas por plántula (c) en cada uno de los tratamientos surgidos de la combinación de riego y fertilización (CC control CR control regado FC fertilizado control FR fertilizado regado). Las barras indican un error estándar hacia cada lado de la media. Letras en minúscula indican diferencias entre tratamientos con un $p \leq 0.05$. Letras entre paréntesis $p \leq 0.1$.

3.4. Supervivencia de plántulas:

La supervivencia disminuyó desde septiembre de 2007 hasta abril de 2008, resultando particularmente drástica la disminución entre enero y abril de 2008 (supervivencia nula en los sitios clausurados al pastoreo, 1,5 % en los pastoreados moderadamente y 2,5 % en los pastoreados intensamente) lo cual impidió incluir la última fecha de medición en el análisis estadístico. Si bien en esta última fecha, tanto en áreas sujetas históricamente a pastoreo moderado como en las sujetas a pastoreo intenso, las parcelas fertilizadas tuvieron mayor supervivencia que las no fertilizadas (2 % vs 0,33 % respectivamente), la imposibilidad de realizar un análisis estadístico impide evaluar si dichas diferencias resultaron significativas. El análisis realizado para el resto de la fechas mostró que el efecto de la fertilización, el riego y el pastoreo fue diferente entre fechas (interacción significativa entre fecha y fertilización y entre fecha, fertilización, riego y pastoreo) (Tabla 3.4). En septiembre no hubo efecto de ninguno de los tres factores, en noviembre se observó una interacción significativa entre riego y pastoreo y en enero hubo interacciones complejas entre fertilización, riego y pastoreo. La interacción entre riego y pastoreo hallada en noviembre mostró simplemente una supervivencia máxima en el tratamiento de pastoreo moderado y regado (74 %) y una supervivencia mínima en el tratamiento de clausura sin riego (53 %), sin diferencias entre el resto de los tratamientos y estos dos últimos (Tabla 3.4).

					64,80%	60,80%	15,30%
	gl	CM	F	p	p sept.	p nov.	p enero
Bloque	4,00	0,07	0,46	0,76	0,54	0,79	0,02
Pastoreo	2,00	0,52	3,67	0,07	0,20	0,18	0,21
Riego	1,00	0,00	0,00	0,96	0,43	0,72	0,70
Fertilización	1,00	0,12	1,34	0,28	0,38	0,88	0,06
Fertilización*riego	1,00	0,22	2,49	0,15	0,13	0,19	0,50
Riego*pastoreo	2,00	0,25	2,86	0,12	0,12	0,09	0,31
Fertilización*pastoreo	2,00	0,20	2,27	0,17	0,40	0,34	0,04
Fertilización*riego*pastoreo	2,00	0,01	0,17	0,85	0,95	0,68	0,07
Fecha	2,00	7,90	434,34	0,00			
Fecha*pastoreo	4,00	0,02	1,00	0,43			
Fecha*riego	2,00	0,02	1,32	0,30			
Fecha*fertilización	2,00	0,05	2,82	0,09			
Fecha*fertilización*riego	2,00	0,01	0,67	0,52			
Fecha*riego*pastoreo	4,00	0,03	1,42	0,27			
Fecha*fertilización*pastoreo	4,00	0,04	1,95	0,15			
Fecha*fertilización*riego*pastoreo	4,00	0,07	3,89	0,02			

Tabla 3.4: gl, Cuadrados medios de los tratamientos (CM), F de Snedecor y el valor p para cada uno de los factores del modelo y sus interacciones. También se muestra el valor p para cada uno de los factores, correspondiente al análisis de varianza realizado dentro de cada fecha de medición (debido a la existencia de interacciones que involucraban al factor fecha). Los números resaltados indican valores $p \leq 0.1$. En la parte superior derecha de la tabla se indica el % de supervivencia en cada una de las fechas de medición. Los datos correspondientes a abril no se pudieron incluir en el análisis por la alta cantidad de 0 % de supervivencia registrado en esa fecha. Los números resaltados indican aquellos valores $p \leq 0.1$.

En enero de 2008 hubo una interacción entre fertilización y pastoreo y otra, menos significativa, entre fertilización, riego y pastoreo. La interacción entre pastoreo y fertilización obedeció a que en los sitios pastoreados intensamente se observó una mayor supervivencia de plántulas en las parcelas fertilizadas respecto a las parcelas control, a diferencia de los sitios menos pastoreados que no mostraron diferencias significativas entre tratamientos de fertilización. Asimismo no se observaron diferencias entre niveles de pastoreo en las parcelas no fertilizadas, mientras que en las parcelas fertilizadas, la supervivencia se incrementó desde los sitios clausurados a los pastoreados intensamente, mostrando los pastoreados moderadamente una respuesta intermedia (Figura 3.6). La interacción más compleja que involucró a los tres factores, mostró tendencias similares a las mencionadas anteriormente, pero en los sitios

clausurados al pastoreo, se observó un efecto marginal de la fertilización en las parcelas regadas ($p=0,076$), y no en las no regadas.

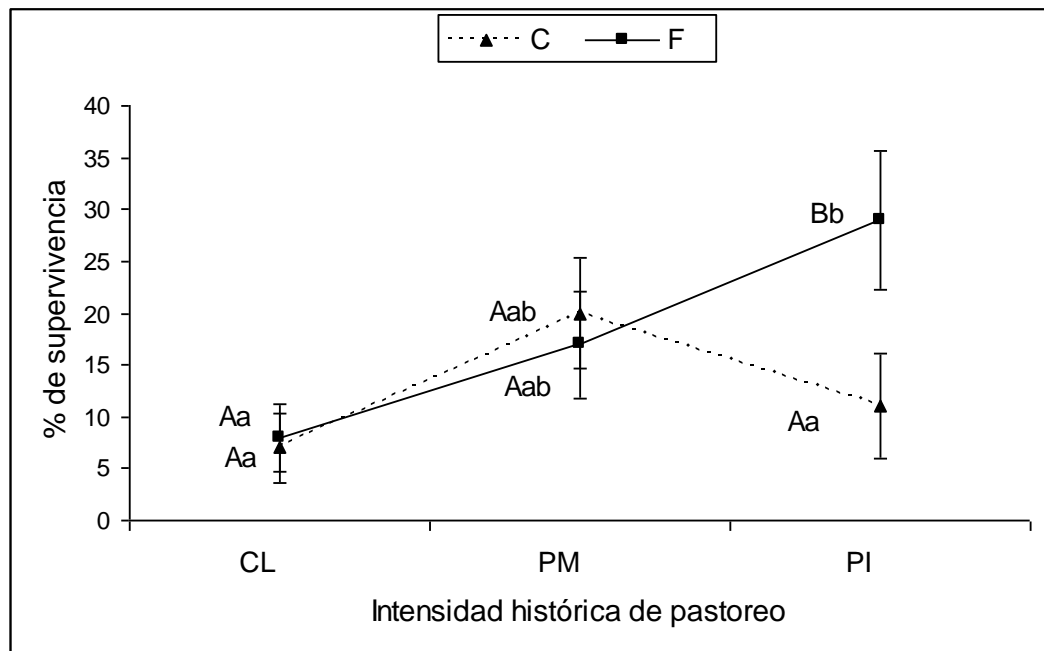


Figura 3.6: % de supervivencia en las tres intensidades de pastoreo (clausura al pastoreo (CL), pastoreo moderado (PM), pastoreo intenso (PI)) para las parcelas fertilizadas (F) y las control (C), en la medición de enero. Letras en mayúscula indican diferencias entre tratamientos de fertilización dentro de cada nivel de historia de pastoreo y letras en minúscula indican diferencias entre las 3 historias de pastoreo dentro de cada tratamiento de fertilización ($p \leq 0.05$).

3.5. Establecimiento espontáneo de plántulas de *Bromus sp.*

En noviembre de 2007 se encontraron plántulas espontáneas de *Bromus* en 10 de los 15 sitios evaluados (Clausuras al pastoreo: promedio 8,2 pl/m², error estandar 4,24; pastoreo moderado: promedio 1,4 pl/m², error estandar 0,75; pastoreo intenso: promedio 0,8 pl/m², error estandar 0,49). En cambio, en enero de 2008 no se encontró ninguna plántula espontánea en ninguno de los 15 sitios evaluados.

4. DISCUSIÓN

Los resultados presentados en este capítulo brindan información respecto a cómo la disponibilidad de nutrientes edáficos, variable afectada por el pastoreo, afecta el establecimiento de plántulas de pastos preferidas por los herbívoros, dificultando de este modo la recuperación de la vegetación. Mis resultados coinciden parcialmente con las dos hipótesis planteadas. En efecto, la supervivencia de plántulas de *Bromus pictus* estuvo limitada por la disponibilidad de nitrógeno, y dicha limitación fue más marcada en las parcelas históricamente sometidas a alta presión de pastoreo que en las sometidas históricamente a menor presión de pastoreo. La menor tasa de mineralización del nitrógeno edáfico en los sitios pastoreados intensamente (Figura 3.4) junto con los cambios registrados por Golluscio y colaboradores (2009) sobre la dinámica de este elemento en el mismo sitio de estudio, explicarían la mayor respuesta hallada en dichos sitios. Cabe aclarar que si bien en este trabajo no se encontraron diferencias en la disponibilidad de nitrógeno mineral entre los sitios con diferente intensidad histórica de pastoreo, esta variable solo mide la cantidad de nitrógeno existente en un momento dado sin tener en cuenta otros componentes del sistema como la absorción vegetal. La tasa de mineralización por su parte pareciera ser una medida más apropiada al determinar precisamente la cantidad de nitrógeno que pasa al estado mineral por unidad de tiempo quitando la influencia de la absorción vegetal. En los sitios clausurados al pastoreo pareció existir una respuesta diferencial al agregado de nitrógeno de acuerdo al estado hídrico de las parcelas. Las diferencias encontradas en enero de 2008 no se confirmaron en las mediciones realizadas en el mes de abril del mismo año posiblemente debido a la gran sequía del 2007 y los 3 primeros

meses (verano) del 2008, periodo este último en el que las precipitaciones fueron un 50 % inferior al promedio.

Los resultados obtenidos en cuanto a la tasa de elongación foliar apoyaron la primera hipótesis ya que mostraron una respuesta positiva a la fertilización (Figura 3.5 a). Si bien la respuesta a la fertilización nitrogenada en la tasa de elongación foliar es muy común en la mayoría de las gramíneas invernales (Gastal y Lemaire 1988, Gastal y Belange 1992) debido a que este elemento afecta la producción de células (Mac Adam *et al.* 1989), no hay hasta el momento muchos antecedentes de este tipo en ambientes áridos, donde se asume que la principal limitante no es el nitrógeno sino el agua (Noy-Meir 1973). Estos resultados coincidieron parcialmente con los hallados por Bisigato y Bertiller (1999) en el Monte Rionegrino, quienes también observaron respuesta en biomasa de las plántulas de *Stipa tenuis* al agregado de nitrógeno, aunque no observaron una respuesta positiva en su supervivencia. Por su parte la tasa de senescencia foliar mostró una reducción asociada a la fertilización, aunque dicho efecto sólo fue observado en los sitios sometidos históricamente a pastoreo moderado. La menor TSF en las parcelas fertilizadas de los sitios pastoreados moderadamente es contraria a lo encontrado en la bibliografía, que muestra que la fertilización no tiene efecto sobre la TSF o bien la aumenta (Duru y Ducrocq 2000). No obstante, dichos estudios en general no son realizados en ambientes tan estresantes en disponibilidad hídrica como el que estamos estudiando en este caso. El número de hojas por plántula, finalmente, no respondió al agregado de nitrógeno, lo cual concuerda con lo mencionado en la bibliografía que sugiere que la disponibilidad de N no afecta en forma directa a la Tasa de Aparición de Hojas (Gastal y Lemaire 1988, Nelson 2000, Cruz y Boval 2000). A diferencia de lo discutido respecto a la tasa de supervivencia, las variables morfogénicas y estructurales analizadas no brindaron evidencias en favor ni en contra de la

segunda hipótesis, ya que la respuesta a la fertilización fue igual bajo las tres historias de pastoreo comparadas.

La concordancia de los resultados con la segunda hipótesis planteada es parcial. Por un lado es verdad que la supervivencia de plántulas en el mes de enero mostró mayor respuesta al agregado de nitrógeno en los sitios pastoreados intensamente que en los otros dos. Pero por otro lado, en ausencia de fertilización se hubiera esperado la máxima supervivencia en los sitios clausurados, más ricos en nitrógeno (García Martínez 2005, Golluscio *et al.* 2009), en lugar de en los pastoreados moderadamente (Figura 3.6). Probablemente, la mayor cobertura vegetal en los sitios clausurados al pastoreo, determine una mayor competencia y con ello una menor disponibilidad de agua y nitrógeno para las plántulas, limitando la supervivencia. Aguiar y colaboradores (1992) encontraron que la competencia por agua efectuada por las plantas adultas, reducía notablemente la supervivencia de plántulas. La mayor supervivencia registrada, en ausencia de fertilización, en los sitios pastoreados moderadamente respecto a los otros dos (tendencia, ver figura 3.6) sugiere que la supervivencia estaría limitada por la competencia por agua en los sitios clausurados al pastoreo y por la disponibilidad de nitrógeno en los pastoreados intensamente. Los sitios pastoreados moderadamente estarían en una situación intermedia que implica una leve ventaja para el establecimiento de plántulas cuando no se realiza fertilización alguna. Cabe aclarar que los ensayos fueron realizados en micrositios de suelo desnudo, por ser este micrositio el que aumenta en proporción y el que disminuye su disponibilidad de nitrógeno con el pastoreo. Estos resultados son muy importantes en el contexto de la realización de intersiembra de semillas de *Bromus pictus* con el fin de incrementar la cobertura del suelo desnudo. En condiciones naturales de dispersión aumenta la importancia de otros micrositios en el reclutamiento de plantulas, razón por la

cual restaría hacer otros estudios con el fin de evaluar los efectos indirectos del pastoreo sobre el reclutamiento de plantulas en los mismos.

El efecto de la competencia sobre la disponibilidad hídrica en los sitios clausurados al pastoreo estaría apoyado por la respuesta positiva al agregado de nitrógeno observada en las parcelas regadas pero no en las no regadas. En cambio en los sitios históricamente sometidos a pastoreo, el riego no afectó la respuesta a la fertilización. Esto estaría indicando que en estos sitios la respuesta a la fertilización nitrogenada sólo sería detectada cuando se remueve la limitante hídrica, la cual sería mayor que en los sitios pastoreados. Este modelo conceptual sugeriría que probablemente la respuesta a la fertilización nitrogenada sea mayor en años húmedos, cuando se satisface la limitante hídrica, dominante en estos sistemas. Esto estaría de acuerdo con la idea de que, en ambientes áridos y semiáridos, existiría una co-limitación entre el agua y el nitrógeno (Hooper y Johnson 1999), o bien que el nitrógeno comienza a ser limitante a partir de cierto umbral de precipitaciones por encima de la media de zonal (Seagle y Mac Naughton 1993).

Entre mayo de 2007 y enero de 2008 el contenido hídrico del suelo se redujo (Figura 3.2) y el de nitrógeno mineral aumentó (Figura 3.3). La supervivencia de plántulas parece haber respondido más a la disponibilidad de agua que a la de nitrógeno, ya que disminuyó de septiembre de 2007 a abril de 2008 (Tabla 3.4). Los valores de supervivencia encontrados en septiembre y la severa caída observada a partir de enero coinciden cualitativamente con los encontrados por Aguiar *et al.* (1992). No obstante dicha coincidencia cualitativa con trabajos previos, los porcentajes de supervivencia en enero y abril fueron muy inferiores a los de aquéllos, probablemente debido a la sequía experimentada durante la estación de crecimiento 2007-2008 (Figura 3.1). Una evidencia adicional de la severidad de la sequía ha sido la mortandad de

plántulas de *Bromus sp* en condiciones naturales, al punto de no encontrar ninguna en el mes de enero en ninguno de los sitios evaluados. Cabe aclarar que pierde valor la comparación del número de plántulas en el mes de noviembre entre sitios con diferente historia de pastoreo, si lo que se pretende evaluar es el efecto de la disponibilidad de nutrientes, puesto que la disponibilidad de propágulos en cada uno de ellos es muy diferente. En efecto, la disponibilidad de individuos de *Bromus pictus*, y con ello de semillas, es mucho mayor en los sitios clausurados (García Martínez 2005, Golluscio *et al.* 2009), donde se encontró también la mayor cantidad de plántulas espontáneas.

La escasa respuesta al riego observada en la supervivencia de plántulas cualquiera sea la historia de pastoreo (Tabla 3.4) contrasta con las evidencias acerca del papel que ejerce la disponibilidad de agua sobre dicho proceso en la estepa patagónica, en particular en años secos (Cipriotti y Aguiar 2005). Si bien se observaron respuestas al agregado de agua tanto en el número de hojas por plántula como en la tasa de senescencia foliar, ello no se tradujo en una mayor supervivencia de plántulas en ninguna de las fechas analizadas. Probablemente eso se deba a que si bien el riego pudo haber compensado el muy bajo volumen de precipitaciones registrado durante el periodo experimental, no pudo compensar el bajísimo número de eventos, muy inferior al promedio histórico. De hecho, en este ensayo sólo se agregaron 4 riegos, mientras que durante el período en el que se llevó a cabo el experimento se produjeron 32 eventos de lluvia menos (-36 %). Rotundo y Aguiar (2004) mostraron que en condiciones de campo, la longitud media de las raíces de las plántulas es de aproximadamente 10 cm, mientras que en un individuo adulto las raíces profundizan más allá de los 30 cm (Golluscio *et al.* 2005 a, Golluscio *et al.* 2005 b). El contenido hídrico a 10 cm de profundidad disminuye rápidamente por evaporación superficial (Cipriotti *et al.* 2008), siendo por lo tanto de muy corto plazo el efecto del riego en el

estrato explorado por las plántulas (Figura 3.2, se pierde el efecto del riego de una fecha a la siguiente). Por esa razón, la variación en el monto total de precipitaciones sin cambios en el número de eventos de lluvia no produciría cambios en la supervivencia de plántulas. Esto podría explicar la falta de respuesta al riego observada en este experimento y la falta de respuesta a las variaciones en disponibilidad hídrica simuladas por Cipriotti y colaboradores (2008) utilizando un sistema de reducción del volumen de los eventos de lluvia sin modificar su número, creado por Yahdjian y Sala (2002). En el presente experimento la disminución de las precipitaciones de la estación de crecimiento 2007-2008 produjo una caída en la supervivencia de plántulas excepcionalmente drástica, justamente porque la caída en el volumen de precipitaciones estuvo asociada con una drástica caída en el número total de eventos. No obstante es importante mencionar la necesidad de realizar nuevos ensayos específicos para poner a prueba esta hipótesis, surgida de los resultados del presente trabajo, respecto a la importancia de la frecuencia de eventos de lluvia sobre la supervivencia de plántulas.

Estos resultados remarcan la importancia de la estructura de las precipitaciones sobre la dinámica de las poblaciones vegetales. En la estepa de pastos cortos de Colorado, Estados Unidos, Sala y Lauenroth (1982) encontraron respuestas de individuos adultos de una especie de pasto a lluvias de 5 mm e hipotetizaron sobre las posibles respuestas de la vegetación a eventos de menor tamaño. Es posible que dicha respuesta sea aún mayor en plántulas que en individuos adultos, ya que las primeras concentran sus raíces en los primeros 10 cm de suelo (Aguar *et al.* 1992). Estas reflexiones se enmarcan en modelos conceptuales modernos que relativizan los efectos de los eventos de lluvia de acuerdo a otros factores del ambiente y de las plantas como son la humedad del suelo al momento de ocurrir el evento, el tipo de especies

vegetales presentes, la estructura de edades de sus poblaciones, el estado fisiológico o fenológico de las plantas, etc. (Golluscio *et al.* 1998, 2009, Fernández 2007, Reynolds *et al.* 2004, Swemmer *et al.* 2007, Heisler-White *et al.* 2008). En ese marco, es posible que en un año promedio -o bajo riegos más frecuentes-, las diferencias encontradas en enero se hubiesen mantenido en abril, expresándose más nítidamente la limitación por nitrógeno.

CAPÍTULO IV: CONCLUSIONES

En este capítulo se evaluará en qué medida fueron refutadas o apoyadas las hipótesis planteadas inicialmente. Asimismo se propondrá un modelo conceptual que explique los efectos del pastoreo sobre la población de *Bromus pictus* y sus consecuencias sobre la posible recuperación. Finalmente se discutirán eventuales líneas de investigación surgidas de esta tesis.

1. EVALUACIÓN DE LAS HIPÓTESIS

Nuestra **primera hipótesis** planteaba que *Bromus pictus*, especie muy preferida por los herbívoros, tendría mayor tasa de crecimiento relativa máxima, mayor consumo de agua y mayor habilidad competitiva que *Stipa speciosa*, poco preferida por los herbívoros. En coincidencia con la hipótesis, *Bromus pictus*, especie preferida por los herbívoros, mostró mayor tasa de crecimiento relativa en condiciones de alta disponibilidad de recursos, consumo de agua y habilidad competitiva que la especie no palatable. La comparación del crecimiento de estas dos especies permitió hipotetizar cual sería el efecto de la disminución en la disponibilidad de nutrientes causada por el pastoreo sobre cada una de ellas. En este sentido una disminución en la disponibilidad de recursos edáficos (García Martínez 2005, Golluscio *et al.* 2009) perjudicaría en mayor medida el establecimiento y posterior crecimiento de especies palatables como *Bromus pictus*, con mayor TCRmax que las no palatables (Grime 1977, Moretto y Distel 1997).

La otra hipótesis de esta tesis proponía que existiría una limitación por nitrógeno en el establecimiento y crecimiento de plántulas de *Bromus pictus*, y que dicha limitación sería mayor en los sitios con una alta intensidad histórica de

pastoreo (**hipótesis 2**). Los resultados coincidieron parcialmente con la hipótesis. En primer lugar, la fertilización promovió la tasa de elongación de las hojas, confirmando el rol esencial del nitrógeno en la producción de células, proceso de gran importancia para la elongación foliar (Mac Adam *et al.* 1989). Si bien existen otros antecedentes que muestran que el nitrógeno afecta la elongación foliar de gramíneas (Gastal y Lemaire 1988, Gastal y Belanger 1992), raramente provienen de sitios tan áridos como el estudiado en esta tesis. Como contrapartida, las variables morfológicas y estructurales estudiadas no permitieron validar la segunda parte de esta hipótesis porque las respuestas a la fertilización no variaron entre sitios con distinta historia de pastoreo.

En segundo lugar, en el mes de enero se encontró una respuesta al nitrógeno en el establecimiento de plántulas de *Bromus pictus* en los micrositos de suelo desnudo y dicha limitación sólo fue encontrada en los sitios pastoreado intensamente. Sin embargo, debido a la muy baja supervivencia de plántulas al final de experimento las diferencias encontradas en enero no persistieron hasta abril. Las muy bajas precipitaciones registradas durante el experimento, en comparación con el promedio histórico para el mismo período de tiempo, impidieron que se exprese en mayor medida la limitación por nitrógeno. Asimismo, dos hallazgos no pueden ser explicados en el marco de las hipótesis propuestas: (1) se encontraron efectos de la fertilización en los sitios clausurados al pastoreo cuando éstos fueron regados y (2) en ausencia de fertilización los sitios clausurados al pastoreo, con mayor contenido de nitrógeno, mostraron menor supervivencia de *B. pictus* que los pastoreados moderadamente. Estos hallazgos intrigantes, obligan a desarrollar un nuevo modelo conceptual que permita integrarlos en un mismo marco junto con los que apoyaron nuestras hipótesis iniciales.

2. MODELO CONCEPTUAL

El pastoreo ovino en la estepa del Distrito Occidental de la Provincia Fitogeográfica Patagónica, al remover en forma repetida la biomasa de determinadas especies de pastos, provoca una disminución de su densidad (Perelman *et al.* 1997). Este efecto que es directo, es decir que el pastoreo es la causa inmediata del mismo, perjudica a especies preferidas por los herbívoros como *Bromus pictus*. No obstante el pastoreo actúa modificando otras variables del sistema, de forma tal que los cambios que provoca actúan afectando la dinámica poblacional de las especies de pastos. Este efecto del pastoreo es el que denominamos indirecto. En este sentido se ha encontrado que el pastoreo provoca una disminución en la concentración de nitrógeno edáfico total (García Martínez 2005, Golluscio *et al.* 2009). Al ser el nitrógeno un elemento fundamental para el crecimiento y desarrollo vegetal, su disminución en los sitios pastoreados debería tener consecuencias importantes sobre la comunidad vegetal. Dado que no todas las especies se ven igualmente afectadas por los cambios en la disponibilidad de recursos (Grime 1987), los cambios provocados por el pastoreo afectarían diferencialmente a las especies preferidas y no preferidas por el pastoreo (Moretto y Distel 1997). Las especies con mayor tasa de crecimiento relativa máxima verían más perjudicado su crecimiento ante una disminución en la disponibilidad de recursos. Los resultados de esta tesis confirman que *Bromus pictus*, especie muy preferida por los herbívoros, posee mayor tasa de crecimiento relativa en condiciones de alta disponibilidad de recursos que *Stipa speciosa*, especie poco preferida. Por lo tanto se podría inferir que la primera vería más perjudicado su crecimiento y establecimiento como consecuencia de los cambios provocados por el sobrepastoreo sobre la concentración de nitrógeno edáfico.

En este trabajo se demostró que el establecimiento de plántulas de *Bromus pictus*, en la estepa del sur del Distrito Occidental de la Provincia Fitogeográfica Patagónica, se encuentra limitado por la disponibilidad de nitrógeno. Dicha limitación es diferente de acuerdo a la intensidad de pastoreo histórica del sitio y fue analizada particularmente para los micrositos de suelo desnudo que son los que aumentan en proporción con el pastoreo y sobre los cuales es deseable lograr la instalación de plántulas. En los sitios pastoreados intensamente se encontró la mayor limitación por nitrógeno y dicha limitación se expresó indistintamente en condiciones de disponibilidad hídrica abundantes como escasas (efecto del nitrógeno tanto en las parcelas regadas como en las no regadas). En los sitios clausurados al pastoreo, por el contrario, dicha limitación sólo se observó en condiciones de disponibilidad hídrica abundantes (efecto de nitrógeno solo en las parcelas regadas). Finalmente los sitios pastoreados moderadamente no mostraron respuestas al agregado de nitrógeno. En los sitios pastoreados intensamente la respuesta al nitrógeno sería máxima y se expresaría tanto en condiciones de alta como de baja disponibilidad hídrica (Figura 4.1). Esto se debería a que (a) en ellos hay menor competencia por agua (Aguiar *et al.* 1992), como consecuencia a una menor cobertura vegetal y proporción de especies de alta tasa de crecimiento (Schlichter *et al.* 1978, Perelman *et al.* 1997, Golluscio *et al.* 2009), y (b) también hay menor concentración de nitrógeno edáfico respecto a los sitios clausurados al pastoreo. En los sitios clausurados al pastoreo, en cambio, la respuesta al nitrógeno sólo se expresa cuando la disponibilidad hídrica es adecuada (riego o lluvias abundantes); mientras tanto es el agua y no el nitrógeno el elemento limitante para el establecimiento de las plántulas de *Bromus pictus*.

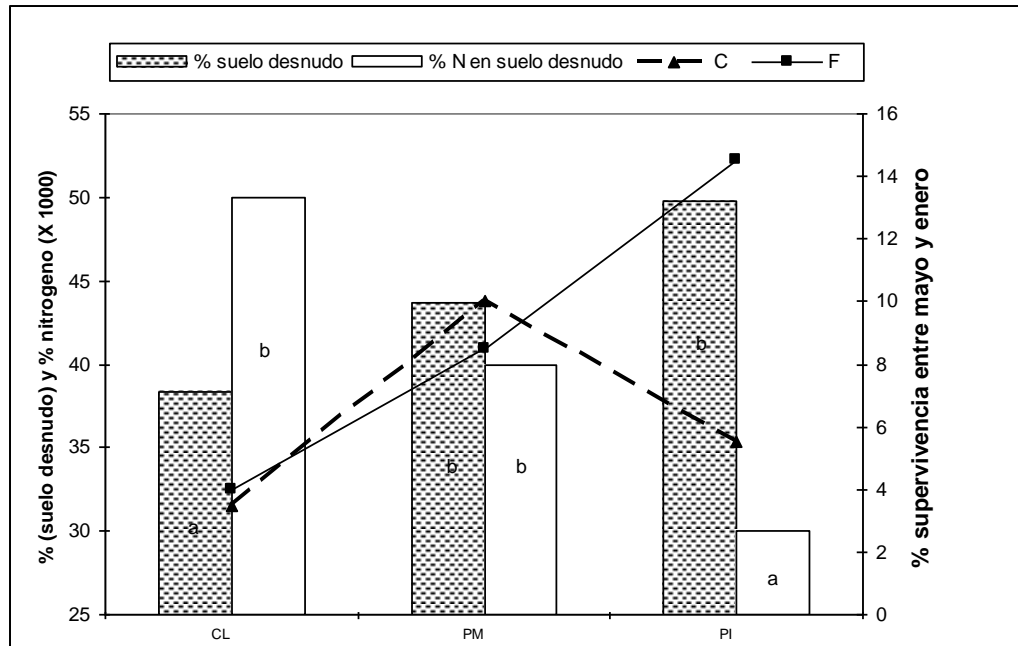


Figura 4.1: N total en los espacios de suelo desnudo (X 1000), % de suelo desnudo y establecimiento de plántulas en tratamiento control y fertilizado del experimento realizado a campo, para las tres intensidades históricas de pastoreo CL (clausura al pastoreo), PM (pastoreo moderado), PI (pastoreo intenso). Letras distintas indican diferencias significativas con un $p \leq 0,05$.

Por lo tanto en los sitios pastoreados intensamente, el pastoreo no sólo tendría un efecto directo que trae como consecuencia una disminución en la densidad de plantas y disponibilidad de propágulos de las especies palatables, sino que también tendría un efecto indirecto mediado por la disminución en la disponibilidad de nitrógeno edáfico en los micrositos de suelo desnudo que aumenta la limitación por nitrógeno y dificulta el establecimiento de plántulas de pastos. Este doble efecto traería como consecuencia que para recuperar los sitios afectados por el sobrepastoreo, no bastaría con introducir propágulos de las especies afectadas (los cuales son muy escasos en sitios sobrepastoreados), sino que también sería menester satisfacer las necesidades de nitrógeno.

3. LINEAS DE INVESTIGACIÓN

Si bien en la presente tesis se ha realizado un importante avance en tratar de entender en qué medida el nitrógeno resulta limitante para el establecimiento de plántulas de *Bromus pictus*, aún quedan por contestar otras preguntas relacionadas con esta problemática.

- (1) En primer lugar, resultaría muy esclarecedor entender si la disponibilidad de nitrógeno afecta efectivamente mucho más el establecimiento de la especie de alta TCRmax estudiada que el de otras especies menos palatables, con menor TCRmax, como por ejemplo *Stipa speciosa*.
- (2) Debido a las bajísimas precipitaciones del año en el que se realizó el estudio, la limitación por agua fue tan intensa que la de nitrógeno sólo se hizo evidente en el mes de Enero. La repetición del experimento en un año con mayores precipitaciones, permitiría obtener información más extrapolable a las condiciones modales que se verifican en la estepa patagónica.
- (3) La contracara positiva de haber realizado el ensayo en un año extremadamente seco es que puso en evidencia la importancia del número de eventos de lluvia como determinante de las tasas de supervivencia de plántulas. En efecto, la gran diferencia en establecimiento de plántulas entre lo observado en la literatura para años normales y el presente experimento, realizado en un año extremadamente seco, contrasta con lo presentado por Cipriotti et al (2008), quien no encontró diferencias en el establecimiento de plántulas entre años secos y húmedos simulados a través de techos interceptores de precipitaciones (Yahdjian y Sala 2002). En este sentido sería muy importante la repetición del experimento manipulando

independientemente el tamaño y número de los eventos de lluvia, con el fin de poner a prueba la nueva hipótesis surgida de los resultados del presente trabajo.

- (4) Por último, un corolario aplicado de esta Tesis es que con el fin de recuperar los ambientes degradados por sobrepastoreo, resultaría importante encontrar tecnologías económicamente viables que permitan la implantación de las especies preferidas por el ganado. Dichas tecnologías deben ser eficientes, y dado el tipo de producción asociado a estos ambientes (ganadería ovina extensiva), deben ser de bajos insumos de forma tal que resulte viable su aplicación. En este sentido es menester buscar una forma económicamente viable de remover la limitación por nitrógeno.

REFERENCIAS

- Aguiar, M.R., A. Soriano, y O.E. Sala. 1992. Competition and facilitation in the recruitment of seedlings in Patagonian steppe. *Funct. Ecol.* 6:66-70
- Aguiar, M.R., y O.E. Sala. 1997. Seed distribution constrains the dynamics of the Patagonian steppe. *Ecology* 78 (1):93-100
- Alberino, S., G.C. García Martínez, y R.A. Golluscio. 2008. Efectos del pastoreo sobre la cobertura y densidad de diferentes especies de pastos en la estepa patagónica. XXIII Reunion Argentina de Ecología
- Austin, A.T., y O.E. Sala. 2002. Carbon and nitrogen dynamics across a natural precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Journal of vegetation science* 13: 351-360.
- Bertiller, M.B. 1996. grazing effects on sustainable semiarid rangelands in patagonia: the state and dynamics of the soil seed bank. *Environmental Management* 20 (1):123-132.
- Bisigato, A.J., y Bertiller M.B. 1999. Seedling emergence and survival in constrasting soil microsites in Patagonian Monte Shrubland. *Journal of Vegetation Science* 10: 335-342
- Burke, I.C., W.K. Lauenroth, y D.G. Milchunas. 1997. Biogeochemistry of managed grasslands in Central North America. En *Soil Organic Matter in Temperate Ecosystems*. Paul EA, K Paustian, ET Elliott and CV Cole (Eds.) CRC Press. Boca Ratón. EEUU: 85-102.
- Cabrera, A.L. 1976. Regiones fitogeograficas argentinas. *Encicl. Arg. Agr. Jard.* 2: 1-85.
- Casal, J.J., V.A. Deregibus, y R.A. Sanches. 1985. Variations in tiller dynamics and morphology in *Lolium multiflorum* Lam. vegetative and

reproductive plants as affected by differences in red/far-red irradiation. *Annals of Botany* 56: 553-559

- Cipriotti, P., y M. Aguiar. 2005. Interspecific competition interacts with the spatial distribution of a palatable grass to reduce its recruitments. *Rangelands ecology and management*. 58:393–399.
- Cipriotti, P.A., P. Flombaumb, O.E. Sala, y M.R. Aguiar. 2008. Does drought control emergence and survival of grass seedlings in semi-arid rangelands? An example with a Patagonian species. *Journal of Arid Environment* 72: 162-174
- Connolly, J., P. Wayne, y F.A. Bazzaz. 2001. Interspecific competition in plants: how well do current methods answer fundamental questions? *The American Naturalist* 157 (2): 107–125.
- Conti, M., *et al.* 2000. Principios de edafología, con énfasis en los suelos argentinos. Editorial Facultad de Agronomía. 2 edición: 427 pp
- Correa, M. 1971-1984. Flora Patagonica. Colección INTA. Buenos Aires.
- Coughenour, M.B. 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations and interacting processes. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 72: 852-863.
- Cruz, P., y M. Boval. 2000. Effect of nitrogen on some morphogenetic traits of temperate and tropical perennial forage grasses. En : *Grassland Ecophysiology and grazing ecology*. (Eds Lemaire *et al.*). CABI, UK. 151-167
- Chapin, F.S., K. Autumn, y F. Puignaire. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist* 142 (Supplement): 78-92.

- Chapman, D.F., G. Lemaire. 1993. Morphogenic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. In: Barker, M.J. (ed) Grasslands for Our World. SIR Publishing, Wellington, New Zeland 55-64
- De Soyza, A., y W. Whitford. 1998. Early warning indicators of desertification: examples of tests in the Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 39: 101-112.
- Durum, M., y H. Ducrocq. 2000. Growth and Senescence of the Successive Leaves on a Cocksfoot Tiller. *Annals of Botany* 85: 645:653
- Fernández, R.J., y J.F. Reynolds. 2000. Potential growth and drought tolerance of eight desert grasses: lack of a trade-off? *Oecologia* 123 (1): 90-98
- Fernandez, R., R. Golluscio, A. Bisigato, y A. Soriano. 2002. Gap colonization in the patagonian semidesert: seed bank and diaspore morphology. *Ecography* 25: 336-344
- Frank, D.A., y R.D. Evans. 1997. Effects of native grazers on grassland N cycling in Yellowstone National Park. *Ecology* 78 (7): 2238-2248.
- García Martínez, G.C. 2005. Cambios edáficos asociados al pastoreo ovino en la estepa patagónica, Distrito Occidental. Tesis de grado para optar por el título de Ingeniero agrónomo, Director: Rodolfo Golluscio. FAUBA
- García Martínez, G.C., R.A. Golluscio. 2006. Efectos del pastoreo sobre la disponibilidad hídrica en la estepa patagónica. XXII Reunion Argentina de Ecología . Cordoba- Argentina
- Gastal, F., y G. Lemaire. 1988. study of a tall fescue sward grown under nitrogen deficiency conditions. In: Proceedings of the XIIth Meeting of the

European Grassland federation, Dublin. Irish Grassland Association, Belclare, Ireland 323-327

- Gastal, F., G. Belanger, et al. 1992. A model of the leaf extension rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature. *Ann. Bot.* 70: 437-442
- Goldberg, D.E., y A.M. Barton. 1992. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants. *Amer. Naturalist* 139 (4): 771-801.
- Goldberg, D., y A. Novoplansky. 1997. On the relative importance of competition in unproductive environments. *J Ecol.* 85 (4): 409-418.
- Golluscio, R.A., O.E. Sala, y W.K. Lauenroth. 1998. Differential use of large summer rainfall events by shrubs and grasses: a manipulative experiment in the Patagonian steppe. *Oecologia* 115:17-25.
- Golluscio, R.A. 2005 a. Dimensiones de la heterogeneidad a nivel de comunidad: profundidad radical y fenología en 25 especies patagónicas. En: *La Heterogeneidad de la Vegetación de los Agroecosistemas*. (Eds. Oesterheld M, Aguiar MR; Ghera CM y Paruelo JM.) Editorial Facultad de Agronomía 145-169
- Golluscio, R.A., M. Oesterheld, M.R. Aguiar. 2005 b. Relationship between phenology and life form: a test with 25 patagonian species. *Ecography* 28: 273- 282
- Golluscio, R., A.T. Austin, G. García Martínez, M. Gonzalez-Polo, O.E. Sala, y R.B. Jackson. 2009. Sheep grazing decreases organic carbon and nitrogen pools in the Patagonian steppe through direct and indirect effects. *Ecosystems*: 12 (4): 686

- Grace, J.B. 1995. On the measurement of plant competition intensity. *Ecology* 76: 305-308
- Graff, P., M.R. Aguiar, y E.J. Chaneton. 2007. Shifts in positive and negative plant interactions along a grazing intensity gradient. *Ecology* 88:188-199.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194
- Heisler-white J.L., A.K. Knapp, y E.F. Kelly.2008. increasing precipitation event size increases aboveground net primary productivity in a semi-arid grassland. *Oecología* 158: 129-140
- Hendricks, S.B., y R.B. Taylorson. 1974. Promotion of Seed Germination by Nitrate, Nitrite, Hydroxylamine, and Ammonium Salts 1 *Plant Physiology* 54: 304-309
- Hooper, D.U., y L. Johnson. 1999 Nitrogen limitation in dryland ecosystems: Responses to geographical and temporal variation in precipitation. *Biogeochemistry* 46: 247-293
- Huber-Sannwald, E., y D.A. Pyke. 2005. Establishing native grasses in a big sagebrush-dominated site: an intermediate restoration step. *Restoration ecology* 13 (2): 292-301.
- Hunt, R. 1990. Basic growth analysis. London, Unwin Hyman Ltd.: 112.
- Krueger-Mangold, J., R. Sheley, R. Engel, J. Jacobsen, T. Svejcar, y C. Zabinski. 2004. Identification of the limiting resource within a semi-arid plant association. *Journal of Arid Environments* 58: 309-320

- Lemaire, G., A. Hodgson, A. De Moraes, P.C. De F Carvalho, y C. Nabinger. 2000. Grassland ecophysiology and Grazing ecology. CABI publishing: 422
- León, R.J.C., y M.R. Aguiar. 1985. El deterioro por uso pasturil en estepas herbáceas patagónicas. *Phytocoenologia* 13: 181-196.
- Mercau, J.L. 1993. Desertización y arbustización en la estepa patagónica: el efecto del pastoreo ovino. Facultad de Agronomía (UBA). Calificación 10 puntos. Jurado A Soriano y VA Deregibus.
- Milchunas, D.G., y W.K. Lauenroth. 1993. Quantitative Effects of Grazing on Vegetation and Soils over a Global Range of Environments. *Ecol. Monogr.* 63 (4): 327-366.
- Miller, R.F., P.S. Doescher, y J Wang. 1991. Response of *Artemisa tridentate* ssp. *Wyomingensis* and *Stipa thurberiana* to nitrogen amendments. *Am. Midl. Nat.* 125: 104-113
- Monaco, T.A., Ch.T. Mackown, D.A. Johnson, T.A. Jones, J.M. Norton, J.B. Norton, y M.G. Redinbaugh. 2003. Nitrogen effects on seed germination and seedling growth. *J. Range Manage* 56: 646-653
- Moretto, A.S., y R.A. Distel. 1997. Competitive interactions between palatable and unpalatable grasses native to a temperate semi-arid grassland of Argentina. *Vegetatio*. xx:1-7
- Moretto, A.S., y R.A. Distel. 1999. Effects of selective defoliation on the competitive interactions between palatable and unpalatable grasses native to a temperate semi-arid grassland of Argentina. *J. Arid Environ.* 42: 167–175.

- Nelson, C.J. 2000. Shoot morphological plasticity of grasses: leaf growth vs. tillering. En : Grassland Ecophysiology and grazing ecology. (Eds Lemaire *et al.*). CABI, UK. 101-126
- Noy-Meir, I. 1973 Desert ecosystems: environment and producers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 25–41
- Paruelo, J.M., A. Beltran, E. Jobbagy, O.E. Sala, R.A. Golluscio. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecol. Aust.* 8(2): 85-102.
- Perelman, S.B., R.J.C. Leon, y J.P. Bussacca. 1997. Floristic changes related to grazing intensity in a Patagonian shrub steppe. *Ecography* 20: 400-406
- Poorter, H. y P. Pothmann. 1992. Growth and carbon economy of a fast-growing and a slow-growing grass species as dependent on ontogeny. *New Phytol.* 120: 159-166
- Poorter, H., C. Van de Vijver, R. Boot, y H. Lambers. 1995. Growth and carbon economy of a Fast-Growing and a slow-growing grass species as dependent on nitrate supply. *Plant and soil.* 171: 217-227.
- Poorter, H., y E. Garnier. 1996. Plant growth analysis: an evaluation of experimental design and computational methods. *Journal of experimental Botany* 47: 1343-1351
- Poorter, H., y O. Garnier. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of Light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian J. Plant Physiology.* 27: 595-607.
- Quiroga, E.R., R.A. Golluscio, L.J. Blanco, y R.J. Fernandez. 2010. Aridity and grazing as convergent selective forces: an experiment with an arid Chaco bunchgrass. *Ecol. Applic.* Aceptado para publicar.

- Raison, R.J., M.J. Connell, y P.K. Khanna. 1987. Methodology for studying fluxes of soil mineral-N in situ. *Soil Biol. Biochemistry*. 19 (5): 521-530
- Reich, P.B., M.B. Walters, y D.S. Ellworth. 1997. from tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94: 13730-13734
- Reynolds, J.E., P.R. Kemp y K. Ogle. 2004. Modifying the pulse-reserve paradigm for deserts o North America: precipitation pulses, soil water, and plant responses. *Oecología* 141:194-210
- Rotundo, J., y M. Aguiar. 2004. Vertical seed distribution in the soil constrains regeneration of *Bromus pictus* in a Patagonian Steppe. *Journal of Vegetation Science* 15: 515-522
- Sala, O.E., y W.K. Lauenroth. 1982. Small rainfall events: An ecological role in semiarid regions. *Oecologia* 53: 301-304
- Schlesinger, W.H., J.A. Raikes, A.E. Hartley, y A.F. Cross. 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology* 77 (2): 364-374.
- Schlichter, T., R.J.C. León, y A. Soriano. 1978. Utilización de índices de diversidad en la evaluación de pastizales naturales en el centro-oeste del Chubut. *Ecología* 3: 125- 132.
- Seagle, S.W., y S.J. Mc Naughton. 1993. Simulated Effects of Precipitation and Nitrogen on Serengeti Grassland Productivity. *Biogeochemistry* 22: 157-178
- Siffredi, G., A. Sarmiento, y E. Moricz.. 1981. Aplicacion de la fenologia al manejo de los pastizales naturales. Memoria técnica INTA: 5 pp
- Snow, M.D., y D.T. Tingey. 1985. evaluation of a system for the imposition of plant water stress. *Plant Physiol* 77: 602-607

- Somlo, R., A. Pelliza, P. Willems, V. Nakamatsu, y A. Manero. 1997. Atlas dietario de herbívoros patagónicos. Bariloche: 109
- Soriano, A. 1956. Los distritos florísticos de la Provincia Patagónica. Rev. Inv. Agrop. 10: 323-347.
- Soriano, A., y O.E. Sala. 1986. emergence and survival of *Bromus setifolius* seedlings in different microsites of a Patagonian arid steppe. Israel J. Bot. 35: 91-100
- Soriano, A., O.E. Sala, y S. Perelman. 1994. Patch structure and dynamics in a Patagonian arid steppe. Vegetatio 111: 127-135.
- Swemmer, A.M., A. K. Knapp, y H.A. Snyman. 2007. intra-seasonal precipitation patterns and above-ground productivity in three perennial grasslands. journal of Ecology 95:780-788
- Tilman, D. 1988. Plant Strategies and the Dynamics and Function of Plant Communities. Princeton University Press.
- Wedin, D. y D. Tilman. 1993. Competition Among Grasses Along a Nitrogen Gradient - Initial Conditions and Mechanisms of Competition. Ecol. Monogr. 63 (2): 199-229
- Weigelt, A., y P. Jolliffe. 2003. Indices of plant competition. Journal of Ecology 91 (5): 707-720
- Westoby, M., B. Walker, et al. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. J. Range Manage 42 (4): 266-274.
- Williams, C.A., y B.C. McCarthy. 2001. A new index of interspecific competition for replacement and additive designs Ecological Research. 16: 29-40
- Yahdjian, L., y O.E. Sala. 2002. A rainout shelter design for intercepting different amounts of rainfall. Oecologia 133: 95-101.

- Yahdjian, L., y O.E. Sala. 2005. vegetation structure constrains primary production response to water availability in the patagonian steppe. *Ecology* 87 (4): 952–962.
- Zha, Y., y J. Gao. 1997. Characteristics of desertification and its rehabilitation in China. *J. of Arid Env.* 37: 419-432.