

TRABAJOS DE CR

1

Pastizales patagónicos: avances en la domesticación del coirón blanco con fines productivos y de restauración ecosistémica

Paula Marchelli^{1,3}, Agustín López^{1,3}, María Marta Azpilicueta¹, Nicolás Nagahama^{2,3}, Dardo Rubén López⁴, Gonzalo Caballé¹, Verónica Guidalevich^{1,3}, Juan Pablo Angelí^{2,3}, Alejandro Aparicio¹, Cristina Cecilia Ugarte², Adriana Beider⁵, Guillermo Siffredi¹

¹ Instituto de Investigaciones Forestales y Agropecuarias Bariloche, IFAB (INTA-CONICET), Av. De Los Pioneros 2350, San Carlos de Bariloche, Río Negro.

² Estación Experimental Agroforestal Esquel, Chacabuco 513, Esquel, Chubut. ³ CONICET, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

⁴ Estación forestal Villa Dolores, B Las Encrucijadas, Camino Viejo a San José, km 1, Villa Dolores, Córdoba. ⁵ Estación Experimental Agropecuaria Chubut. 25 de Mayo 4870, Chubut.

marchelli.paula@inta.gov.ar

RESUMEN

La gran heterogeneidad ambiental, la alta presión de pastoreo histórica y el cambio climático imponen fuertes presiones sobre las especies nativas de los pastizales de Patagonia. Estos pastizales están dominados por gramíneas, donde el coirón blanco (*Festuca palllescens*) es una especie clave por su amplia distribución natural y su destacada importancia dietaria en la cría de ganado ovino, bovino y caprino, principal actividad agropecuaria de la región. Los pastizales de esta especie están en retroceso por efectos del sobrepastoreo, situación que se está agravando en el contexto de cambio climático. La domesticación y el mejoramiento del coirón blanco permitirán incrementar la productividad de los pastizales, mitigar su degradación y promover su restauración. Presentamos aquí los primeros estudios de caracterización genética y ecofisiológica de *F. palllescens* así como los avances hacia el desarrollo tecnológico para su producción.

INTRODUCCIÓN

La principal actividad agropecuaria en la Patagonia es la ganadería extensiva, siendo el pastoreo directo de mallines y estepas la base nutricional para el ganado doméstico (Villagra, 2005). La vegetación natural de mallines y estepas brinda además servicios ambientales tales como biodiversidad, hábitat de

fauna, estabilidad y regulación ecológica de cuencas y provisión de agua. Actualmente los pastizales están seriamente afectados por procesos de desertificación (Del Valle *et al.*, 1998) y sobrepastoreo (Paruelo *et al.*, 1993) que producen un fuerte deterioro del ecosistema, con una disminución de las especies forrajeras y una arbustización

del sistema, lo cual incrementa la proporción de suelo desnudo y disminuye la productividad del pastizal (Soriano *et al.*, 1983, Fernández y Busso, 1999; Campanella *et al.*, 2016). Sumado a lo anterior, los modelos de cambio climático predicen para las zonas áridas y semiáridas de la Patagonia un incremento en la temperatura media y cambios en los

regímenes pluviométricos, que podrían profundizar el déficit hídrico y la aridez durante la estación de crecimiento (Rivera, 2014; Cabré, 2016). Asociado a esto, se esperan mayores frecuencias e intensidades de eventos extremos como las sequías (Schwinning y Sala, 2004; Zárate y Tripaldi, 2012; IPCC, 2014; Barros y Camilloni, 2016) que agravarían la situación actual descrita.

La domesticación y mejoramiento genético de especies nativas con aptitud forrajera contribuye a mitigar el deterioro de los pastizales. Entre las forrajeras nativas se destaca *Festuca palleescens* (St.-Yves) Parodi (coirón blanco) por su amplia distribución e importancia forrajera (Siffredi *et al.*, 2014). Esta especie presenta crecimiento primavero-estival, es alohexaploide, de fecundación cruzada, con gran producción de cañas florales y semillas (Coronato y Bertiller, 1997; Defossé *et al.*, 1997). Tiene una participación destacada (superior al 20%) en la dieta de ovinos, bovinos y caprinos (Pelliza Sbriller *et al.*, 1984; Bonvissuto *et al.*, 2008). Si bien las hojas poseen valores proteicos bajos (4-6%), la digestibilidad de la materia seca supera el 60% en la época primavero-estival y permanece por encima del 50% el resto del año (Somlo *et al.*, 1985). En general, los coirones son más tolerantes al pastoreo que otras especies palatables y preferidas por el ganado como *Luzula chilensis* Nees & Meyen ex Kunth o *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. que prácticamente desaparecieron en Patagonia sur (Oliva *et al.*, 1993).

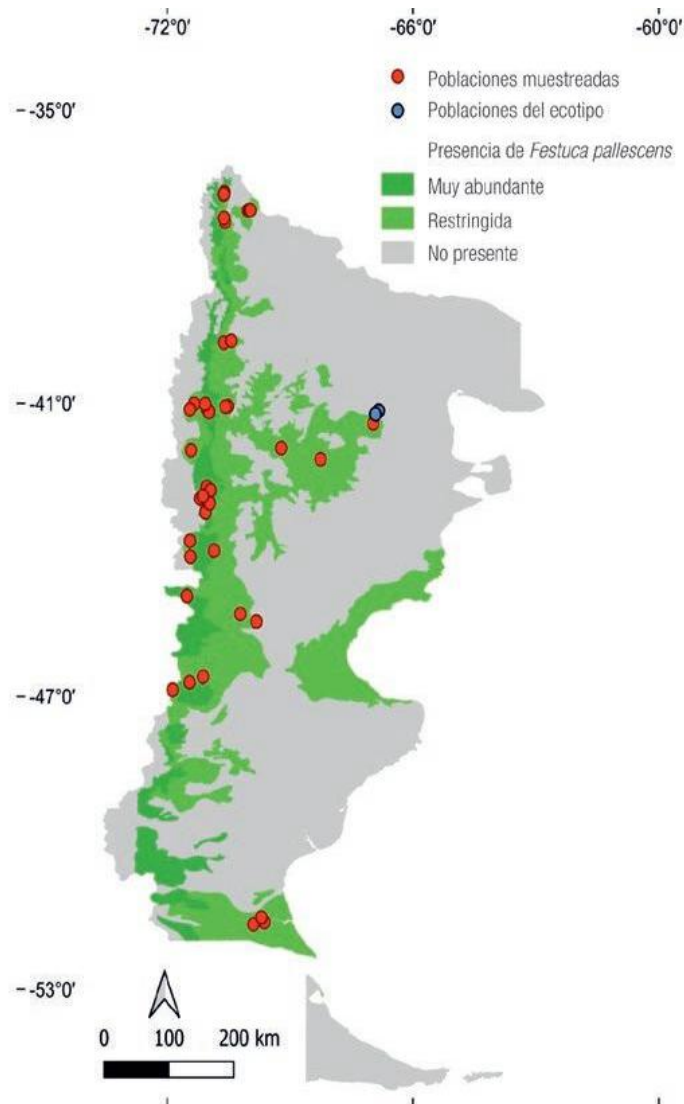
Domesticar implica llevar una especie silvestre al cultivo en un proceso de selección genética continuo por parte de los humanos provocando, en el caso de las plantas, cambios morfológicos, fisiológicos y genéticos. Implica por lo tanto, generar conocimientos sobre qué material genético es el más adecuado para cada sitio, cómo se debe producir e implantar ese material preseleccionado y cuáles son los sitios más favorables para esa implantación. Con la domesticación de *F. palleescens* buscamos fundamentalmente aumentar la disponibilidad de forraje y la calidad nutricional del forraje temprano (a la salida del invierno), mejorar la producción de semilla y seleccionar genotipos resistentes/tolerantes al estrés biótico y abiótico que posiblemente aumente por efecto del cambio global en

curso. Además, en especies nativas la domesticación puede cumplir con el doble propósito de ofrecer una mejora al sistema productivo y promover acciones de conservación generando tecnologías aplicables a la restauración. El proceso de domesticación comprende un desarrollo continuo e interrelacionado de investigaciones básicas y aplicadas, ya que es imprescindible generar conocimiento sobre la especie y, a la par, iniciar el desarrollo agrotecnológico necesario para instalarla en sistemas productivos. Esto abarca desde la selección de rasgos agronómicos hasta el desarrollo y/o adaptación de prácticas y tecnologías para siembra, producción de semillas y manejo en sistemas de producción.

ÁREA DE ESTUDIO Y COLECTA DE MATERIAL

El coirón blanco se distribuye en una gran diversidad de ambientes, tipos de suelos y áreas ecológicas de Patagonia (Bertiller *et al.*, 1990), tolerando niveles medios de salinidad. Cubre un amplio gradiente pluviométrico, desde 200 a 2000 mm/año, y crece tanto en mallines como en estepas gramíneas. Sus pastizales se ubican en áreas topográficas que por su exposición o altura poseen balances hídricos que les proporcionan ventajas competitivas frente a otras especies nativas (León *et al.*, 1998), desde el norte de Neuquén hasta las nacientes del Río Coyle en Santa Cruz (fig. 1; León *et al.*, 1998).

Figura 1. Distribución natural del coirón blanco (*Festuca palleescens*) y sitios de colecta de semillas y material vegetal.



Se realizaron colectas de semillas¹ y hojas de *F. pallescens* (fig. 1), así como de especies simpátricas para algunos estudios puntuales (*F. argentina* (Speg.) Parodi, *F. gracillima* Hook. f.), contando con la invaluable colaboración de la red de Agencias de Extensión del INTA. Las semillas se mantuvieron en condiciones de 4-8 °C desde su cosecha y luego se sometieron a ensayos de calidad (porcentaje de semillas llenas, viabilidad con tetrazolio, peso de 1000 semillas) previamente a su siembra para la producción de los plantines en condiciones controladas de invernáculo. Se realizó siembra directa en maceta (2-3 semillas por maceta) con sustrato mezcla de turba, tierra negra y ceniza volcánica. Las plantas se mantuvieron en invernáculo durante cinco meses hasta su repique a campo para la instalación de ensayos (ver más abajo). Las hojas se utilizaron para estudios de laboratorio (extracción de ADN).

CARACTERIZACIÓN GENÉTICA

Nuestros primeros estudios se focalizaron en evaluar la variación genética mediante el genotipado con ocho marcadores microsatélites en 14 poblaciones situadas a lo largo de un gradiente de precipitación en Patagonia norte, desde Bariloche hasta la meseta de Somuncura (Río Negro). Mediante el análisis de la varianza molecular (AMOVA) se encontró diferenciación genética entre poblaciones ($\phi_{pt} = 31\%$), pero con una baja estructuración, solo dos clusters detectados con un análisis de STRUCTURE (fig. 2a; k óptimo = 2). Debido a las marcadas diferencias de algunas poblaciones de la meseta de Somuncura se realizó una filogenia molecular inter e intraespecífica con los marcadores ITS y trnL-F. Este análisis no solo permitió ubicar a *F. pallescens* dentro de la filogenia del género, sino también identificar a las poblaciones de Somuncura como

un ecotipo de la especie simpátrica *Festuca argentina* probablemente originado por introgresión interespecífica con *F. pallescens* (López *et al.*, 2018; fig. 2b, c). Existen evidencias de la presencia de este ecotipo híbrido en otras zonas (datos no publicados), por lo que es recomendable la certificación y correcta identificación del material para seleccionar para programas de mejoramiento. Actualmente estamos ampliando estos estudios a poblaciones de toda la Patagonia (Guidalevich *et al.*, 2021a) así como incorporando nuevos marcadores.

Para evaluar la variación genética con base adaptativa se analizaron caracteres cuantitativos en un ensayo de ambiente común en las mismas poblaciones mencionadas antes. A nivel regional hubo una diferencia notoria en la arquitectura de las plantas de zonas más áridas respecto a las de zonas húmedas (fig. 3), siendo las de zonas

Figura 2. Caracterización genética de poblaciones de *F. pallescens* de Patagonia norte y comparación con la especie simpátrica *F. argentina* mediante marcadores microsatélites. Se destaca la diferencia genética de las poblaciones de la meseta de Somuncura. a) Análisis de estructuración genética entre poblaciones (STRUCTURE); b) Árbol filogenético (radial neighbour-joining); c) Análisis de coordenadas principales, ambos a partir de la distancia genética de Bruvo para organismos poliploides. Se distinguen cuatro grupos: *F. pallescens* (violeta), *F. argentina* (naranja) y las dos poblaciones de la Meseta de Somuncura (verde claro y oscuro) (modificado de López *et al.*, 2018)

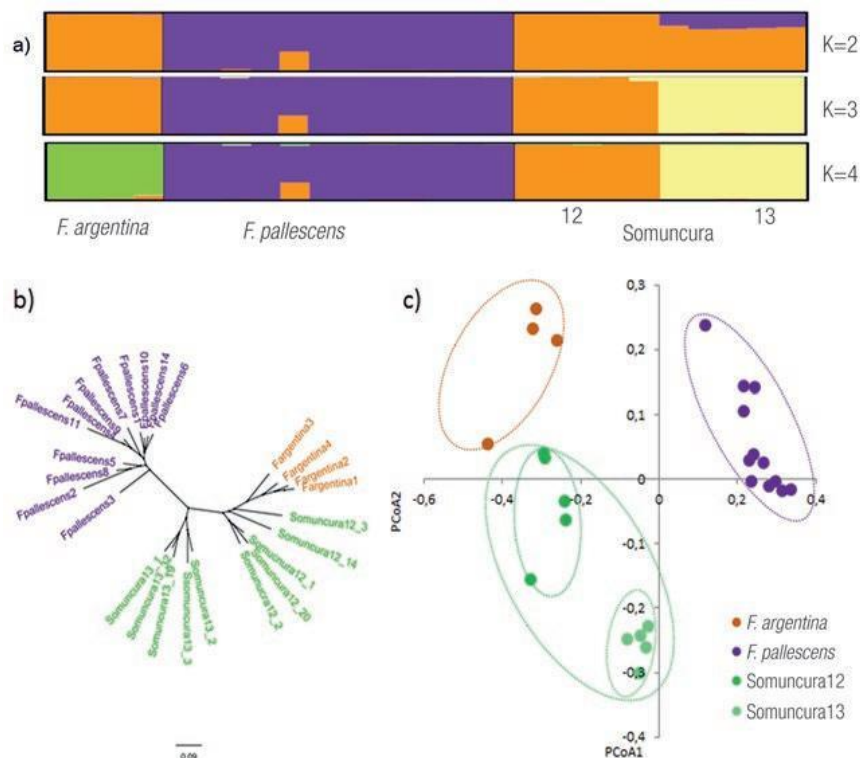


Figura 3. Arquitectura de las plantas de *F. pallescens* de zonas húmedas (cordillera y precordillera) y áridas (sierras y mesetas). Gráfico de estrella con las variables morfológicas analizadas en cada población. Cada variable se representa como el radio de una estrella (modificado de López *et al.*, 2020).



¹ En gramíneas el fruto es un cariopse, la semilla se suelda íntimamente al pericarpo (Nicora, 1978). El cariopsis se encuentra protegido por dos glumelas, la lema y la palea, constituyendo el antecio. Por lo tanto, se utilizará el término "semilla" haciendo referencia al antecio.

áridas más compactas, con mayor cantidad de macollos y hojas más cortas. Algunos de los caracteres morfológicos evaluados (macollaje, producción de hojas verdes y elongación foliar) presentaron diferencias significativas entre las poblaciones analizadas por lo que su variación tiene base genética. Por el contrario, el peso de los macollos, la biomasa, y su distribución entre raíces y parte aérea no mostraron diferencias. Además, los tres primeros caracteres estarían bajo selección natural porque su nivel de diferenciación fenotípica (P_{st}) fue significativamente mayor a la diferenciación detectada con marcadores neutrales (ϕ_{pl}) (fig. 4; López *et al.*, 2020).

CARACTERIZACIÓN ECOFISIOLÓGICA

Germinación y desarrollo temprano de plántulas de *F. palleescens*

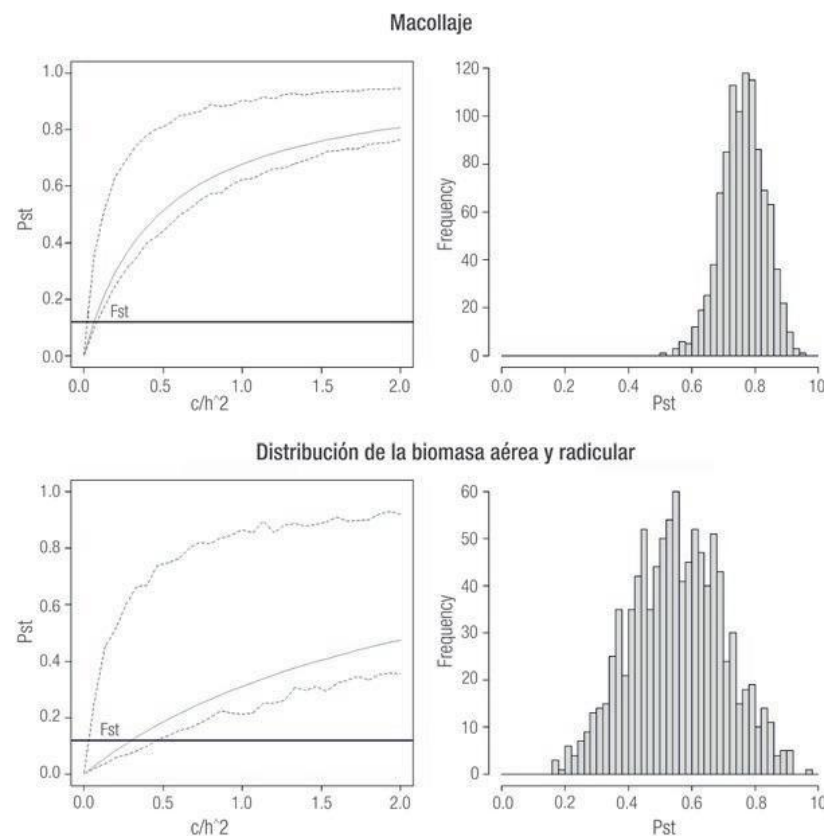
La germinación es uno de los eventos fisiológicos más críticos en el ciclo de vida de las plantas que involucra cam-

bios drásticos como la transición de un estado protegido quiescente (la semilla) a un estado de crecimiento activo y muy susceptible al ambiente (la plántula) (Donohue *et al.*, 2010). Evaluamos la germinación en distintas poblaciones mediante modelos umbrales de tiempo térmico y tiempo hídrico, que permiten predecir el comportamiento de las semillas de una población ante distintos escenarios ambientales a través de la estimación de parámetros poblacionales (García Huidobro *et al.*, 1982; Bradford, 2005). Estos parámetros se definen como la temperatura mínima (T_b) o el potencial base mínimo (Ψ_b) a partir de los cuales las semillas de una población comienzan a acumular unidades de tiempo térmico (grados/día) (Θ_T) o hídrico (MPa/día) (Θ_H) para la germinación. Analizando poblaciones de Patagonia norte a lo largo de un gradiente de precipitaciones encontramos que existen diferencias en los tiempos hídricos y térmicos, pero no en la T_b y el Ψ_b . La temperatura base fue de $-0,47\text{ }^\circ\text{C}$

y el contenido hídrico mínimo $-3,14\text{ MPa}$ (López *et al.*, 2019; 2021a) con lo cual pueden comenzar a acumular temperatura para germinar con temperaturas ambientales bajas y cuando el período de lluvias es prolongado, es decir, en el otoño. Las diferencias entre poblaciones encontradas en Θ_T y Θ_H sugieren que las semillas de ambientes áridos tardan más en germinar que las semillas de las zonas húmedas, porque deben acumular más temperatura (Θ_T) y más humedad (Θ_H). Es decir, es poco probable que luego de una precipitación esporádica y/o con pocos días de temperaturas altas logren acumular suficiente temperatura ($^\circ\text{C}/\text{día}$) y humedad (MPa/día) para germinar.

Con el objetivo de determinar la variabilidad intraespecífica en el desarrollo temprano de plántulas se llevó a cabo un ensayo de ambiente común con germoplasma proveniente de 20 poblaciones del área de distribución de la especie. Se germinaron 120 semillas por población en invernáculo y se evaluó: peso de semillas, tiempo de emergencia total de plántulas, n.º de macollos, n.º de hojas y longitud de hojas en plántulas de 90 días de edad. Luego de ocho meses en invernáculo, se trasplantaron a campo 60 individuos por población y se analizó la producción de macollos, diámetro de la corona, diámetro aéreo y altura en plantas de un año y medio de edad. La contribución del factor genético de población a la varianza de todos los caracteres se analizó mediante modelos lineales generalizados mixtos (GLMM). Este análisis permitió identificar poblaciones de crecimiento/desarrollo acelerado (Angeli *et al.*, 2020a). A su vez, en plantas de un año y medio de edad también se observaron diferencias significativas en la producción de macollos, diámetro de la corona, diámetro aéreo y altura entre las diferentes poblaciones estudiadas (fig. 5; Angeli *et al.*, 2020b, 2021). Estas diferencias indicarían variabilidad genética intraespecífica y fueron de gran utilidad para la selección direccional de los genotipos para ser incluidos en el programa de domesticación y mejoramiento de *F. palleescens*.

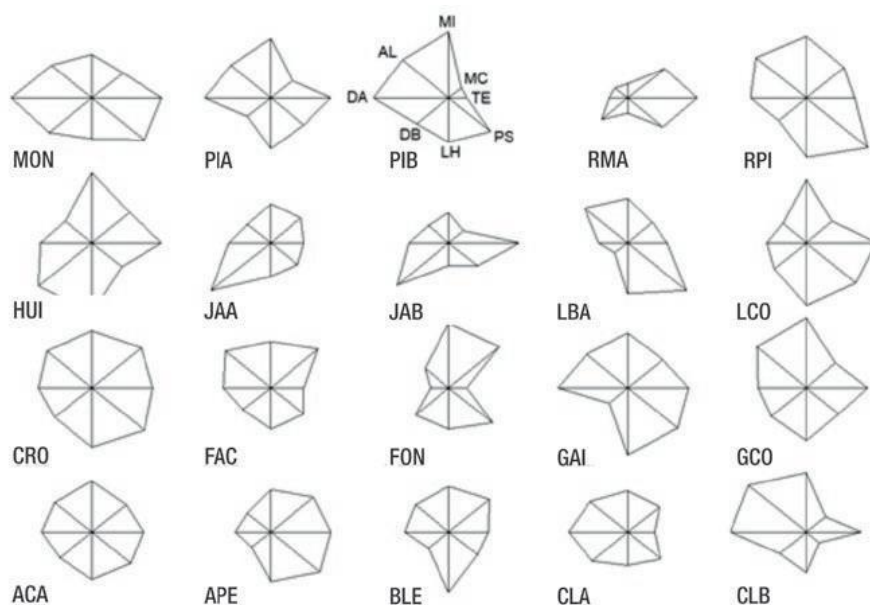
Figura 4. Comparación entre la diferenciación fenotípica (P_{st} ; curva en línea negra) y la molecular (F_{st} ; línea horizontal). Las líneas punteadas representan el intervalo de confianza del 95% para los valores de P_{st} . Los paneles de la derecha muestran la distribución de los valores de P_{st} . En el caso de macollaje se observa que la diferenciación fenotípica es mayor que la molecular sugiriendo efecto de selección (desplazamiento del histograma hacia la derecha; modificado de López *et al.*, 2020).



RESPUESTA AL ESTRÉS HÍDRICO

Un factor limitante en la región patagónica es el agua, por lo tanto, nos interesa identificar genotipos o poblaciones con mayor tolerancia al estrés por sequía. Mediante ensayos en ambientes controlados (invernáculo), evaluamos

Figura 5. Gráfico de estrella en donde se observa de manera resumida la variabilidad en los diferentes caracteres medidos entre las poblaciones estudiadas. MI, número medio de macollos registrados en los primeros 90 días posgerminación en invernáculo. MC, número medio de macollos registrados en el primer período de floración a campo. TE, tiempo de emergencia total. LH, longitud de hoja en los primeros 90 días posgerminación en invernáculo. DB, diámetro de la corona de las plantas de 2 años. DA, diámetro aéreo de las plantas de 2 años. AL, altura modal de las plantas de 2 años. Poblaciones evaluadas: ACA, HUI, CLA, CLB (Neuquén), PIA, PIB, JAA, JAB (Río Negro), MON, APE, CRO, GCO, RPI, FON, FAC, RMA (Chubut), LBA, GAI, BLE, LCO (Santa Cruz.)



la respuesta de varias poblaciones ante distintas condiciones de disponibilidad de agua originada por diferentes frecuencias e intensidades de riego, simulando los eventos de precipitación que ocurren durante el verano en la región. A nivel fisiológico encontramos diferentes estrategias frente a la baja o nula disponibilidad de agua y en la respuesta posterior a los eventos de riego. Algunas poblaciones cerraron los estomas al ser sometidas a estrés hídrico moderado (potencial hídrico en prealba, $\Psi = -1,5$ MPa), pero otras los mantuvieron abiertos, haciendo un uso eficiente del agua, incrementando su eficiencia fotosintética y logrando incluso crecer bajo estas condiciones de déficit hídrico. La recuperación del estado hídrico y de la tasa fotosintética en respuesta al evento de riego también presentó diferencias entre las poblaciones. Asimismo, existen poblaciones que no toleran la falta de agua y su sobrevivencia luego de 45 días sin riego fue muy baja (López, 2018; López *et al.*, en preparación). Esta diversidad de respuestas nos brinda una base amplia para seleccionar genotipos según el ambiente en que se pretende implantar.

INTERACCIÓN GENOTIPO X AMBIENTE PARA CARACTERES DE PRODUCTIVIDAD Y FENOLOGÍA

Con material de orígenes y progenies seleccionados se establecieron ensayos a campo en los predios de la EEA Bariloche (Bariloche, Río Negro), EEA Chubut (Trelew, Chubut) y Campo Experimental Agroforestal Trevelin (CEAT; Trevelin, Chubut). Se evaluaron caracteres morfométricos relacionados con la producción de biomasa (número de macollos, número de hojas y longitud de hojas verdes por macollo madre) y fenológicos (fenofases de floración: encañazón hasta antesis, fructificación/diseminación: desde antesis hasta dispersión de semilla). Para el análisis de estos caracteres se aplicaron modelos lineales generalizados mixtos, considerando las posibles interacciones genotipo x ambiente (GxE) en un análisis multisitio.

Ensayos de orígenes

Con base en estudios previos (López *et al.*, 2020) se seleccionaron cuatro poblaciones de las zonas de Jacobacci y Pilcaniyeu por su buen crecimiento, buena respuesta ante estrés hídrico y alta variabilidad genética en estudios con

marcadores genéticos. Adicionalmente, se seleccionaron seis poblaciones en el oeste de la provincia de Chubut. Las semillas de estas 10 poblaciones (fig. 6) se instalaron en tres sitios con características ambientales diferentes: EEA Bariloche, Chubut y CEAT. Los tres ensayos se instalaron con un mismo diseño experimental (DBCA, diseño de bloques completamente aleatorizados) con parcelas de 20 plantas con un total de 600 individuos por ensayo (fig. 6; fotos 1,2 y3).

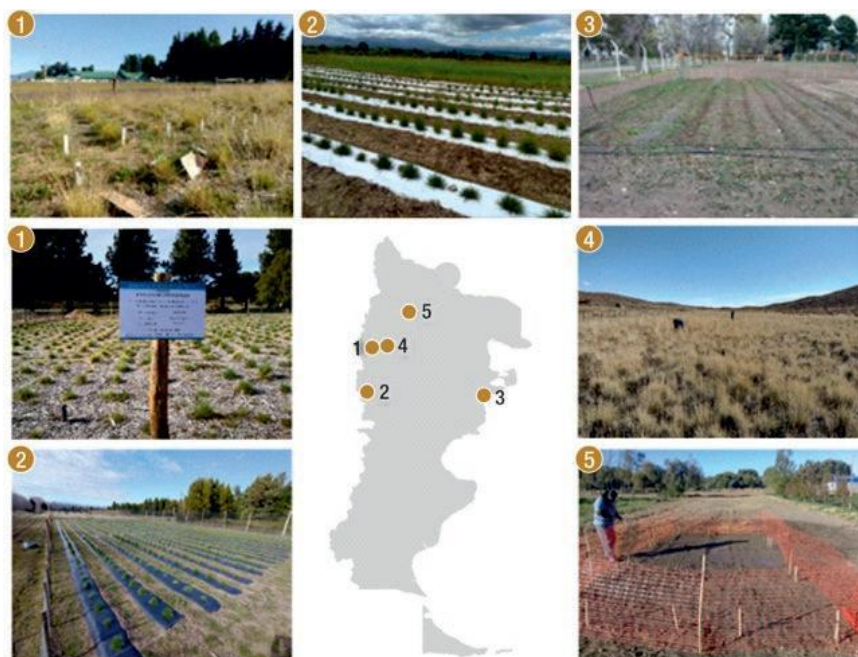
Por un lado, en esta red de ensayos se evaluó el diámetro de corona como predictor de producción de biomasa, la producción de inflorescencias y la producción de semillas a lo largo de tres años consecutivos. Para ello se utilizó un modelo lineal mixto, tomando sitio y población junto con la interacción genotipo-ambiente como efectos fijos. En EEA Chubut solo el 35% de las plántulas sobrevivieron. En los otros ensayos, a pesar de que para algunos caracteres hubo interacciones GxE significativas (ej. inflorescencia en el segundo año) con ligeros cambios de rankings, en general los valores medios fueron mayores en Trevelin (CEAT) que en Bariloche (López *et al.*, 2021b). Estos resultados sugieren que sería posible la selección de material superior usando un dispositivo de diseño en red en pocos sitios con ambientes diferentes.

Por otro lado, en el CEAT se instaló un ensayo de 20 poblaciones, con 60 plantas por población (en tres bloques) con un total de 1200 plantas. Actualmente, se están evaluando caracteres asociados a la productividad (cortes/biomasa, crecimiento, macollaje, fenología y producción de semillas) y calidad de forraje (fig. 6; foto 2).

Ensayo de progenies

A partir de los resultados de los ensayos de orígenes, se seleccionaron cuatro poblaciones (dos de Río Negro y dos de Chubut) siguiendo el mismo criterio que en el ensayo de orígenes, con las que se estableció un ensayo de progenies: 10 familias de cada población y 15 individuos por familia (600 individuos; en la EEA Bariloche) (fig. 6; foto 1). Este ensayo tiene como finalidad evaluar caracteres de interés productivo y estimar la heredabilidad de estos para la selección de genotipos destacados. El ensayo se encuentra en etapa de evaluación, analizando mensualmente las etapas de crecimiento vegetativo y desarrollo reproductivo de la especie (Guidalevich *et al.*, 2021b).

Figura 6. Imágenes de los ensayos de campo y parcelas demostrativas instalados con *F. pallescens* y su ubicación geográfica. 1: EEA Bariloche; 2: CEAT Trevelin; 3: EEA Chubut; 4: Pilcaniyeu (Parcela inscripta ante INASE); 5: Picún Leufú.



Parcelas demostrativas

Con el fin de evaluar el material en condiciones de cultivo se instalaron dos parcelas demostrativas en sitios con mayor temperatura media ubicados fuera del área de distribución natural de la especie. Una de ellas en forma conjunta con la AER INTA de Picún Leufú (Neuquén) en un predio provincial (Centro de Capacitación Agropecuaria; CCA Picún Leufú) con una clausura de protección contra la herbivoría y riego artificial por goteo. La parcela está conformada por dos orígenes preseleccionados por su buen rendimiento (Jacobacci y Pilcaniyeu). La otra parcela se instaló en la chacra de la Universidad Nacional del Comahue, Facultad de Ciencias Agrarias en Cinco Saltos (Río Negro). Actualmente, este material está siendo evaluado.

CONCLUSIONES

Por un lado nuestros estudios demuestran que el coirón blanco es una especie con características relevantes para el mejoramiento: posee diversidad genética que es la base necesaria para un programa de mejoramiento genético, tiene rangos de tolerancia al estrés hídrico que permitirían su implantación

en ambientes adversos, la tasa de germinación es elevada y produce muy buena cantidad de semillas. Por otro lado el buen desempeño en ensayos de campo y en ambientes por fuera de su área de distribución son aspectos promisorios para su instalación en sistemas productivos así como para su uso en restauración ecosistémica. En 2020 hemos inscripto en el INASE una parcela en el Listado Nacional de Especies Nativas con el fin de proteger el recurso natural y continuar las tareas de investigación y desarrollo tecnológico con la perspectiva de desarrollar un cultivar. Entre los desafíos que estamos abordando se encuentran generar técnicas de implantación en ambientes áridos sin riego y definir protocolos de conservación de semillas. Este tipo de trabajo de investigación y generación de tecnología resalta la importancia de invertir en proyectos de mediano y largo plazo que integre la investigación básica y aplicada, sabiendo que las recompensas tecnológicas no se obtienen en el corto plazo. Particularmente, cuando se comienza a trabajar desde "cero" con especies nativas de interés agropecuario, que nunca han sido domesticadas por el hombre.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer la invaluable colaboración de la red de agencias de extensión del INTA en la Patagonia que ayudaron en la recolección de semillas para los estudios que actualmente tenemos en curso. Muchas personas han colaborado o continúan haciéndolo en distintas actividades, nuestro agradecimiento a A. Andrés, G. Oliva, M. Easdale, J. Ferrari, C. Fariña, F. Umaña, F. Jaque, A. Zuñiga, M. Huentú, E. Pizzio, F. Garabito, J. M. Garramuño, F. Reyes, J. P. Mikuc, J. I. Gazzotti, A. Bünzli, V. Caballero, M. L. Villar, L. Pueblas, A. Moggi, W. Opazo, C. Caruso, M. Cursio, J. Guajardo, R. Pryce. Los estudios se financiaron con fondos de los siguientes proyectos: PICT 2012-1392; PICT-2017-2379; PICT-2019-520; PN 1126072 (INTA); PE (INTA) I142.

BIBLIOGRAFÍA

ANGELI, J.P.; UGARTE, C.; MARCHELLI, P.; NAGAHAMA, N. (2020a). Variabilidad germinativa de diferentes poblaciones de *Festuca pallescens*: primeros pasos en la domesticación de una forrajera nativa patagónica. 48 Congreso Argentino de Genética. Journal of Basic and Applied Genetics, Vol. XXXI Suppl. 1, 136 p.

ANGELI, J.P.; UGARTE, C.; MARCHELLI, P.; NAGAHAMA, N. (2020b). Variabilidad en el desarrollo temprano de plántulas de *Festuca pallescens* entre germoplasma de diferentes poblaciones de Patagonia en un ensayo de ambiente común. Journal of Basic and Applied Genetics, Vol. XXXI Suppl. 1, 136 p.

ANGELI, J.P.; UGARTE, C.; MARCHELLI, P.; NAGAHAMA, N. (2021). Dinámica de macollaje en genotipos de diferentes poblaciones de *Festuca pallescens* en un ensayo de ambiente común. XXXVIII Jornadas Argentinas de Botánica, Oro Verde, Entre Ríos, Argentina.

BARROS, V.; CAMILLONI, G. (2016). La Argentina y el cambio climático. De la física a la política. EUDEBA, 285 p.

BERTILLER, M.B.; IRISARRI, M.P.; ARES, J.O. (1990). Phenology of *Festuca pallescens* in relation to topography in north-western Patagonia. Journal of Vegetation Science. 1, 579-584.

BONVISSUTO, G.; SOMLO, R.; LANCIOTTI, M.; CARTEAU, A.; BUSSO, C. (2008). Guías de Condición para Pastizales Naturales de la "Pre-Cordillera", "Sierras y Mesetas" y "Monte Austral" de Patagonia. Centro Regional Patagonia Norte. EEA Bariloche.

BRADFORD, K.J. (2005). Threshold models applied to seed germination ecology. New Phytologist 165, 338-341.

- CABRÉ, M.F. (2016). Regional climate change scenarios over southern South America for future climate (2080-2099) using the MM5 Model. Mean, interannual variability and uncertainties. *Atmósfera* 29, 35-60.
- CAMPANELLA, M.V.; BISIGATO, A.J.; ROS-TAGNO, C.M. (2016). Plant production along a grazing gradient in a semiarid Patagonian rangeland, Argentina. *Plant ecology*. 217.12: 1553-1562.
- CORONATO, F.; BERTILLER, M. (1997). Climatic controls of soil moisture dynamics in an arid steppe of northern Patagonia, Argentina. *Arid Land Restoration. Management*. 11, 277-288.
- DEFOSSÉ, G.; BERTILLER, M.; ROBBERECHT, R. (1997). Effects of topography, soil moisture, wind and grazing on *Festuca* seedlings in a Patagonian grassland. *Journal of Vegetation Science*. 8, 677-684.
- DEL VALLE, H.F.; ELISSALDE, N.O.; GAGLIARDINI, D.A.; MILOVICH, J. (1998). Status of desertification in the Patagonian region: Assessment and mapping from satellite imagery. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 12: 1-27.
- DONOHUE, K.; RUBIO DE CASAS, R.; BURGHARDT, L.; KOVACH, K.; WILLIS, C.G. (2010). Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41, 293-319.
- FERNÁNDEZ, O.; BUSSO, C. (1999). Arid and semiarid rangelands: two thirds of Argentina. En: ARNALDS, O.; ARCHER, S. (eds.). *Case studies of rangeland desertification, Proceedings from an international workshop in Iceland*. Agricultural Research Institute, Reykjavík, Iceland. 39-60 pp.
- GARCÍA-HUIDOBRO, J.; MONTEITH, J.; SQUIRE, G. (1982). Time, temperature and germination of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.) I. Constant temperature. *J. Exp. Bot.* 33, 288-296.
- GUIDALEVICH, V.; AZPILICUETA, M.M.; LÓPEZ, A.; MARCHELLI, P. (2021a). Intra-specific phylogeny of the native Patagonian grass *Festuca palleescens*. I Meeting of Systematics, Biogeography, and Evolution (SBE), 138 p.
- GUIDALEVICH, V.; AZPILICUETA, M.M.; LÓPEZ, A.; APARICIO, A.G.; MARCHELLI, P. (2021b). Variación genética en el crecimiento de *Festuca palleescens*. XXIX Reunión Argentina de Ecología.
- IPCC. (2014) Cambio climático 2014. Impacto, adaptación y vulnerabilidad. Resumen para responsables de políticas. Grupo Intergubernamental de expertos sobre cambio climático. 32 p.
- LEÓN, R.J.; BRAN, D.; COLLANTES, M.; PARUELO, J.M.; SORIANO, A. (1998). Grandes unidades de vegetación de la Patagonia andina. *Ecología Austral*. 8:125-144.
- LÓPEZ, A.S. (2018). Variación genética y ecofisiológica de *Festuca palleescens* (St. Yves) en relación a un gradiente pluviométrico en Patagonia norte. Tesis Doctoral, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue.
- LÓPEZ, A.S.; AZPILICUETA, M.M.; LÓPEZ, D.R.; SIFFREDI, G.L.; MARCHELLI, P. (2018). Phylogenetic relationships and intraspecific diversity of a North Patagonian *Festuca*: evidence of differentiation and interspecific introgression at peripheral populations. *Folia Geobotanica*. 1-17.
- LÓPEZ, A.S.; BATLLA, D.; LÓPEZ, D.R.; MARCHELLI, P.; ARANA, M.V. (2019). Seed responses to temperature evidenced germination strategies in an iconic forage grass distributed across a longitudinal gradient in North Patagonia. *Agricultural and Forest Meteorology*. 272-273, 81-90.
- LÓPEZ, A.S.; LÓPEZ, D.R.; CABALLÉ, G.; SIFFREDI, G.L.; MARCHELLI, P. (2020). Local adaptation along a sharp rainfall gradient occurs in a native Patagonian grass, *Festuca palleescens*, regardless of extensive gene flow. *Environmental and Experimental Botany*. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103933>
- López, A.S.; López, D.R.; Arana, M.V.; Batlla, D.; Marchelli, P. (2021a). Germination response to water availability in populations of *Festuca palleescens* along a Patagonian rainfall gradient based on hydrotime model parameters. *Scientific Reports*, 11:10653. doi.org/10.1038/s41598-021-89901-1
- LÓPEZ, A.S.; NAGAHAMA, N.; APARICIO, A.G.; BEIDER, A.; MARCHELLI, P. (2021b). First multi-trial evaluation of yield in *Festuca palleescens* populations in Patagonia, Argentina. I Plant Breeding Symposium. Córdoba, Argentina.
- NICORA, E. (1978). Gramineae en Flora Patagónica III (Correa 1985). Colección Científica del INTA, Buenos Aires, Argentina.
- OLIVA, G.; MARTÍNEZ, A.; COLLANTES, M.; DUBCOVSKY, J. (1993). Phenotypic plasticity and contrasting habitat colonization in *Festuca palleescens*. *Canad Journal of Botany* 71:970-977.
- PARUELO, J.; BERTILLER, M.; SCHLICHTER, T.; CORONATO, F. (1993). Secuencias de deterioro en distintos ambientes patagónicos: Su caracterización mediante el modelo de estados y transiciones. *Conv. Argent. -Aleman Cooperación Técnica INTA-GTZ Lucha Contra Desertificación En Patagonia a través de un Sistema de Monitoreo Ecológico LUDEPA-SME*.
- PELLIZA-SBRILLER, A.; BONINO, N.; BONVISSUTO, G.; AMAYA, J. (1984) Composición botánica de la dieta de herbívoros silvestres y domésticos en el área de Pilcaniyeu (Río Negro). *IDIA* 429, 63-73.
- RIVERA, J. (2014). Aspectos climatológicos de las sequías meteorológicas en el sur de Sudamérica. *Análisis regional y proyecciones futuras* (tesis doctoral) cap. 9: Algunas aplicaciones del IPE de interés vinculadas a la agricultura y la hidrología. 284-306 pp. Repositorio FCEN, UBA.
- SCHWINNING, S.; SALA, O.E. (2004). Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia*. 141, 211-220.
- SIFFREDI, G.L.; FERRANTE, D.; BEIDER, A.; NAGAHAMA, N.; ENRIQUE, M. (2014). Mejoramiento genético de especies forrajeras en Patagonia: uso sustentable de recursos vegetales nativos. *Etapa 1*.
- SOMLO, R.; DURAHONA, C.; ORTIZ, R. (1985). Valor nutritivo de especies forrajeras patagónicas. *Revista Argentina Producción Animal*. 5, 589-605.
- Soriano, A.; Movia, C.P.; León, R.J. (1983). *Vegetation*. En: WEST, E.N. (ed.). *Temperate Desert and Semi-Deserts*. Elsevier, Amsterdam. 440-454 pp.
- VILLAGRA, S. (2005). Diversificación ¿una alternativa para el desarrollo sustentable de los sistemas de pequeños productores en Patagonia Norte? PhD thesis. Universität Göttingen, 122 p.
- ZÁRATE, M.A.; TRIPALDI, A. (2012). The aeolian system of central Argentina. *Aeolian Res. The 7th International Conference on Aeolian Research (ICAR VII)*, Santa Rosa, Argentina. 3, 401-417.