

RESPUESTA PRODUCTIVA DE *NASSELLA NEESIANA* (Trin. & Rupr.) BARKWORTH A DIFERENTES INTENSIDADES DE DEFOLIACIÓN

Productive response of Nassella neesiana (Trin. & Rupr.) Barkworth to different defoliation intensities

Puthod, G.¹, Loydi, A.^{1,2*} y Distel, R.A.^{1,3}

CERZOS-CCT CONICET Bahía Blanca. Depto. Biología, Bioquímica y Farmacia, UNSur
Depto. Agronomía, UNSur

RESUMEN

Nassella neesiana (Trin. & Rupr.) Barkworth es una gramínea perenne nativa de América del Sur, que disminuye su abundancia con el pastoreo. El objetivo del presente estudio fue evaluar la producción de biomasa (aérea y radical) y de semillas en respuesta a distintas intensidades de defoliación por corte (como sustituto de pastoreo), en un pastizal del ecotono austral de la Región Pampeana y el Caldenal. A comienzos del otoño de 2016, 90 plantas se asignaron al azar a uno de seis tratamientos, resultantes de la combinación de tres intensidades de defoliación [alta intensidad (AI)- corte a 5 cm al alcanzar 15 cm de altura; baja intensidad (BI)- corte a 10 cm al alcanzar 30 cm de altura; y testigo sin defoliación (T)] y dos niveles de competencia (con y sin competencia de plantas vecinas). Para cuantificar la producción de biomasa radical se utilizaron trampas de raíces (tubos cilíndricos de plástico, perforados, rellenos con suelo libre de raíces), que se enterraron a fines del invierno y se extrajeron a fines de la primavera en los tratamientos sin competencia únicamente. Con competencia de plantas vecinas la producción de biomasa aérea de *N. neesiana* fue similar en T y BI y mayor que en AI, mientras que sin competencia la producción de biomasa aérea fue superior en T, intermedia en BI e inferior en AI. Similarmente, la producción de biomasa radical fue superior en T, intermedia en BI e inferior en AI. La producción de semillas no difirió entre AI y BI, y resultó marcadamente superior en T. Los resultados contribuyen a explicar el comportamiento decreciente de *N. neesiana* en pastizales pastoreados, y sugieren la necesidad de un pastoreo de baja severidad y baja frecuencia para favorecer su productividad y persistencia en el pastizal.

Palabras clave. *Nassella neesiana*, tolerancia a la defoliación, gramíneas perennes, Región Pampeana, Caldenal.

SUMMARY

Nassella neesiana (Trin. & Rupr.) Barkworth is a perennial grass native to South America, which reduces its abundance with grazing. The objective of the present study was to evaluate biomass (above- and below-ground) and seed production in response to different defoliation intensities (as a proxy for grazing intensity), in a rangeland located in the austral ecotone of the Región Pampeana and the Caldenal. At the beginning of fall 2016, 90 plants were randomly assigned to one of six treatments, resulting from the combination of three defoliation intensities [high intensity (HI) - cut to 5 cm at reaching 15 cm height; low intensity (LI) - cut to 10 cm at reaching 30 cm height; and control without defoliation (C)] and two competition levels (with and without competition of neighbor plants). To quantify root production we utilized root traps (perforated cylindrical plastic tubes, filled with soil free of roots) buried at the end of winter and recovered at the end of spring in the treatments without competition only. With competition from neighbor plants, the aerial biomass production of *N. neesiana* was similar in C and LI and higher than in HI, whereas without competition aerial biomass production was highest in C, intermediate in LI and lowest in HI. Similarly, root production was highest in C, intermediate in LI and lowest in HI. Seed production did not differ between HI and LI, and it was markedly higher in C. Our results contribute to explain why *N. neesiana* behaves as a grazing decreaser, and suggest the need of low severity and low frequency grazing to favor its production and persistence in rangelands.

Key words. *Nassella neesiana*, defoliation tolerance, perennial grasses, Región Pampeana, Caldenal.

Recibido: mayo 2018

Aceptado: julio 2019

¹CERZOS-CCT CONICET Bahía Blanca

²Depto. Biología, Bioquímica y Farmacia, UNSur

³Depto. Agronomía, UNSur

*E-mail: aloydi@cerzos-conicet.gob.ar

Introducción

En general la defoliación (mecanismo del pastoreo) afecta en forma negativa el crecimiento de las partes aéreas de las plantas, siendo mayor el efecto cuanto menor es el tiempo de recuperación entre eventos de defoliación (frecuencia de defoliación) y cuanto más limitada es la disponibilidad de recursos para el crecimiento durante el periodo de recuperación (Ferraro y Oesterheld, 2002). También influye la proporción de biomasa removida en cada evento de defoliación (severidad de defoliación), ya que la biomasa residual se relaciona en forma directa con la capacidad de rebrote (Briske, 1991).

Asimismo, las defoliaciones pueden limitar la producción de raíces de las plantas, y su distribución en el perfil del suelo. Esto es particularmente relevante en ambientes con limitaciones de agua y nutrientes. La reducción de la biomasa radical con el incremento de la intensidad de defoliación (combinación de severidad y frecuencia de defoliación) es comúnmente observada a nivel de planta (McNaughton et al., 1983; Richards, 1984; Ruess, 1988). Además de la biomasa, la longitud de las raíces y sus ramificaciones también pueden disminuir debido a la defoliación (Evans, 1971; Dawson et al., 2004; McInenly et al., 2010). Richards (1984) menciona que luego de una defoliación puede disminuir el crecimiento radical como mecanismo efectivo para la recuperación rápida del área foliar fotosintética. No obstante, en situaciones de alta intensidad de pastoreo se produciría un debilitamiento del sistema radical, limitando la capacidad de exploración del suelo para la absorción de agua y de nutrientes.

La defoliación también puede limitar la producción de semillas de las plantas, empobreciendo su representación en el banco de semillas del suelo (O'Connor y Pickett, 1992; Fenner y Thompson, 2005). Las gramíneas perennes presentan comúnmente reproducción obligada por semilla y banco de semilla transitorio, características que en condiciones de alta intensidad de pastoreo y sequía pueden provocar la extinción localizada de las mismas (O'Connor, 1991).

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

En los pastizales del ecotono austral de la Región Pampeana y el Caldenal, *Nassella neesiana* se presenta con alta frecuencia y abundancia en el pastizal prístino (Cabrera, 1971). Se trata de una gramínea perenne C₃, de ciclo de crecimiento otoño-invierno-primaveral (Zuloaga et al., 2012). *Nassella neesiana* es una especie preferida por el ganado, y ha sido clasificada como decreciente en respuesta a incrementos en la intensidad de pastoreo (Formoso y Colucci,

2003; Rodríguez et al., 2003; Altesor et al., 2006). No obstante, y según nuestro conocimiento, no existe información sobre la respuesta productiva de *N. neesiana* a diferentes intensidades de defoliación cuando crece con o sin competencia de plantas vecinas.

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

Materiales y Métodos

El estudio se llevó a cabo en el establecimiento "Napostá", administrado por el Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur, ubicado 35 km al norte de la ciudad de Bahía Blanca (38° 25' 42" L S, 62° 17' 22" L O, 170 msnm). El clima de la región es templado-semiárido. La temperatura media anual del aire es de 15°C, siendo la temperatura media del mes más cálido (enero) de 23°C y la del mes más frío (julio) de 8°C. Las precipitaciones totalizan en promedio 553 mm por año (1901-2014, CV= 26 %), y se concentran en otoño y primavera. En el año de estudio (2016) la precipitación anual fue de 653 mm, con la particularidad que a fines de invierno-comienzos de primavera las lluvias estuvieron por debajo de valores normales. Los suelos dominantes pertenecen a los órdenes Molisoles y Entisoles, son de textura franco-arenosa a arenosa-franco, y presentan un horizonte petrocálcico a profundidades variables (desde unos pocos centímetros hasta más de 1 m). La flora corresponde al Distrito Pampeano Austral de la Provincia Fitogeográfica Pampeana, en su transición con el Distrito del Caldén de la Provincia del Espinal (Cabrera, 1971), siendo la vegetación dominante el pastizal de flechillas (Oyarzabal et al., 2018).

En marzo de 2016 en un área de 1 ha excluida al pastoreo de ganado doméstico desde el 2006, se seleccionaron y marcaron en forma permanente 90 plantas de *N. neesiana* de similar tamaño (8 cm de diámetro basal promedio). En primera instancia, todas las plantas recibieron un corte de limpieza (5 cm sobre el nivel del suelo), se contó el número de macollos por planta, y se las protegió del daño por fauna silvestre mediante una malla de alambre reticulado (50mm x 50mm) de 55 cm de diámetro y 40 cm alto. Luego las plantas se asignaron al azar a uno de seis tratamientos (n=15), resultantes de la combinación de dos factores aplicados a diferentes niveles, (a) defoliación (tres niveles) y (b) competencia (dos niveles). Los niveles de defoliación fueron

de “alta intensidad” (AI; cuando las plantas alcanzaban 15 cm de altura se cortaban a 5 cm sobre el nivel del suelo), “baja intensidad” (BI; cuando las plantas alcanzaban 30 cm de altura se cortaban a 10 cm sobre el nivel del suelo), y “Testigo” (T; sin cortes). Las intensidades de defoliación baja y alta representarían una severidad y frecuencia de defoliación más o menos compatible con una recuperación más rápida y más completa de las plantas post-corte, respectivamente. Por otra parte, los niveles de competencia fueron “con competencia” (CC, el resto de la vegetación dentro de la jaula de protección permaneció intacta) y “sin competencia” (SC, el resto de la vegetación dentro de la jaula de protección se cortó manualmente de manera periódica sin remover el suelo). En cada ocasión de la realización de cortes, el material cosechado se secó en estufa a 60°C hasta peso constante.

Al final del ciclo anual de crecimiento (diciembre 2016) se contó el número de panojas florales por planta y el número de semillas por panoja (sobre 5 panojas elegidas al azar), lo cual permitió calcular la producción de semillas por planta. Finalmente, todas las plantas se cortaron a 5 cm sobre el nivel del suelo, incluyendo el resto de la vegetación dentro de la jaula de protección en los tratamientos con competencia, y se contaron los macollos en las plantas de *N. neesiana*.

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

La temperatura base y el filocrono de *N. neesiana* se estimaron sobre cuatro plantas provenientes del sitio de estudio, en cámara de crecimiento, y con humedad del suelo a capacidad de campo. Las plantas se mantuvieron a temperatura constante durante periodos de 21 días. La temperatura inicial fue de 10°C, y se incrementó en 5°C durante cada período consecutivo, hasta alcanzar los 25 °C. La exposición lumínica inicial fue de 10 h por día, y se incrementó en 1 h con cada cambio de temperatura. Dichas condiciones térmicas y lumínicas están dentro del rango a las que comúnmente están expuestas las especies *C₃* durante su ciclo anual de crecimiento (Taiz y Zeiger, 2002). En cada planta se marcaron 5 macollos, sobre los que se realizaron mediciones semanales de largo de hoja en crecimiento y número de hojas totales, a lo largo de los 84 días que abarcó el periodo de observación. Para la determinación de la temperatura base se realizó una regresión lineal entre la tasa

de elongación foliar promedio (5 macollos x 4 plantas) y la temperatura, y se prolongó la recta hasta cortar el eje x ($y=0$) quedando así definida la temperatura base. Por otra parte, el filocrono se determinó mediante las sumas térmicas acumuladas en el periodo transcurrido entre la aparición de hojas sucesivas en el macollo. Para ello se calculó de manera diaria la temperatura de crecimiento (a la temperatura media diaria se le restó la temperatura base de la especie), y se sumó a lo largo del intervalo de tiempo entre la aparición de hojas sucesivas. De esta manera se obtuvo la suma térmica en grados días de crecimiento dentro del intervalo. Con los datos de las hojas de cada macollo y el número de macollos se obtuvo el promedio por planta, y luego considerando el total de plantas se obtuvo el filocrono promedio de la especie expresado en °C día.

Los datos de biomasa aérea y de producción de semillas de *N. neesiana* se analizaron mediante ANOVA de dos factores completamente aleatorizado, mientras que los datos de biomasa radical y del resto de la vegetación en los tratamientos con competencia mediante ANOVA de un factor completamente aleatorizado. El número de macollos por planta al final del ensayo se analizó mediante ANOVA de dos factores completamente aleatorizado, usando el número de macollos por plantas al inicio del experimento como covariable. Las medias se compararon mediante la prueba de diferencia significativa mínima de Fisher ($P \leq 0,05$). Los datos de biomasa radical, biomasa aérea por macollo y biomasa aérea total, expresadas en gramos o miligramos de materia seca por planta, requirieron de transformación (raíz cuadrada los dos primeros casos, y logaritmo natural en el último caso), para satisfacer los requerimientos de normalidad y de homocedasticidad de la varianza del ANOVA. Todos los análisis se realizaron empleados el programa Infostat v. 2016.

Resultados

Producción de biomasa aérea

La producción de biomasa aérea por planta fue afectada por la defoliación ($p<0,001$) y por la competencia ($p<0,001$). Asimismo, la interacción entre ambos factores fue significativa ($p=0,01$). Los tratamientos con defoliación (AI y BI) no fueron afectados por la competencia ($p>0,05$), mientras que el testigo produjo menos biomasa con competencia de plantas vecinas ($p<0,01$). Con competencia, la producción de biomasa aérea de *N. neesiana* en T y BI fue similar, y mayor que en AI. Sin competencia, la producción de biomasa aérea de *N. neesiana* fue superior en T, intermedia en BI e inferior en AI (Figura 1).

La cantidad de macollos por planta al final del ensayo fue afectada por la defoliación ($p<0,05$) y por la competencia ($p<0,001$), sin interacción entre ambos factores ($p>0,05$). La cantidad de macollos fue mayor sin competencia que con competencia de plantas vecinas, a todos los niveles de defoliación, mientras que los tratamientos de defoliación no

afectaron la cantidad de macollos por planta ($p>0,05$) (Figura 2a). Similarmente, la biomasa por macollo al final del ensayo fue afectada por la defoliación ($p<0,001$) y por la competencia ($p<0,01$), sin interacción entre ambos factores ($p>0,05$). Con

competencia de plantas vecinas, la menor cantidad de macollos por planta resultó en una mayor acumulación de biomasa por macollo en el tratamiento AIC, únicamente (Figura 2b).

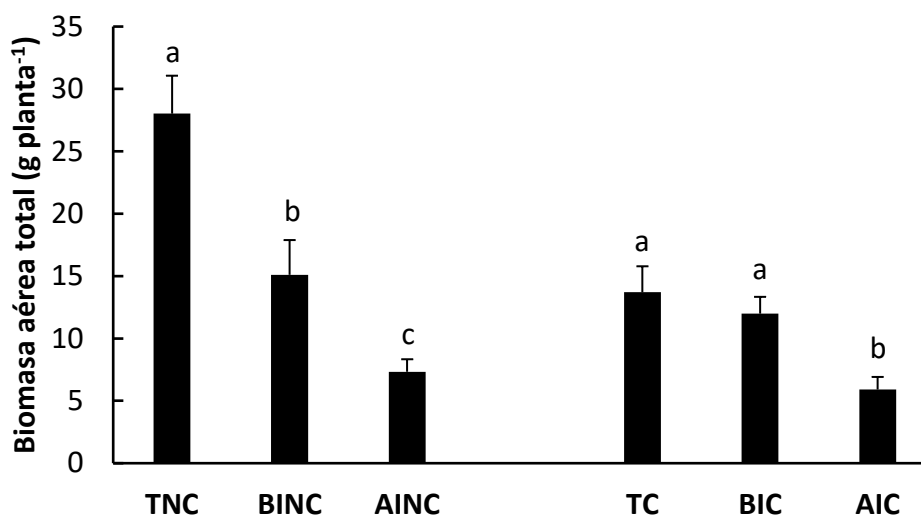


Figura 1. Producción de biomasa aérea (gramos de MS planta⁻¹) de *Nassella neesiana* (Trin. & Rupr.) Barkworth bajo distintos tratamientos de defoliación. Referencias: T: testigo sin defoliación, BI: baja intensidad de defoliación, AI: alta intensidad de defoliación, C: con competencia, NC: sin competencia. Los valores de biomasa representan el promedio de 15 plantas +1 error estándar. Dentro de cada tratamiento de competencia, letras distintas indican diferencias significativas entre las medias ($p\leq 0,05$).

Figure 1. Aerial biomass (grams of DM plant⁻¹) production of *Nassella neesiana* (Trin. & Rupr.) Barkworth plants under different defoliation treatments. References: T: control without defoliation, BI: low defoliation intensity, AI: high defoliation intensity, C: with competition of neighbor plants, NC: without competition of neighbor plants. Values are the average of 15 plants +1 standard error. Within each competition treatment, different letters indicate significant differences between means ($p\leq 0.05$).

En los tratamientos con competencia, la producción de biomasa del resto de la vegetación creciendo en las jaulas de protección (55 cm de diámetro) no difirió entre niveles de defoliación ($p>0,05$). Los valores (promedio $\pm$ error estándar) fueron $24,5\pm 2,1$ g planta⁻¹, $30,8\pm 2,9$ g planta⁻¹ y $32,4\pm 2,2$ g planta⁻¹, en AI, BI y T respectivamente. La vegetación creciendo en las jaulas de protección estuvo representada principalmente por especies anuales (*Lolium multiflorum*, *Avena barbata* y *Bromus catharticus*).

Producción de biomasa radical

La producción de biomasa radical resultó afectada por los tratamientos de defoliación ($p<0,001$), siendo máxima en T, intermedia en BI y mínima en AI (Figura 3).

Producción de semillas

La producción de semillas por planta fue afectada por la defoliación ($p<0,001$) y la competencia ($p<0,001$). Asimismo, la interacción entre ambos factores fue significativa ($p<0,001$). Los tratamientos con defoliación (AI y BI) no tuvieron efecto de la competencia ($p>0,05$), mientras que el testigo produjo menos semillas con competencia de plantas vecinas ($p<0,01$). En ambos niveles de competencia la producción de semillas fue mayor en T que en BI y AI, sin

registrarse diferencias entre los dos últimos tratamientos de defoliación (Figura 4).

Temperatura base y filocrono

La temperatura base de la especie (temperatura por debajo de la cual el crecimiento se detiene) fue de $6,5^{\circ}\text{C}$, (Figura 5) y su filocrono fue de $172,8^{\circ}\text{C día}$.

Discusión

Los resultados de producción de biomasa (aérea y radical) y de semillas de *N. neesiana* sugieren que el comportamiento decreciente de la misma en pastizales pastoreados es atribuible, al menos en parte, a la alta intensidad de defoliación. En nuestro trabajo, el nivel de defoliación más intenso (AI) produjo el efecto más negativo en la producción de biomasa aérea y radical. La defoliación, entendida como la remoción aérea de material vegetal, es uno de los efectos directos del pastoreo (Gibson, 2009). Nuestra aproximación metodológica a través del empleo de cortes con tijera tiene la limitación de no considerar otros efectos del pastoreo, como el pisoteo, la compactación del suelo, o la creación de parches de mayor fertilidad debido a deposiciones (Lezama y Paruelo,

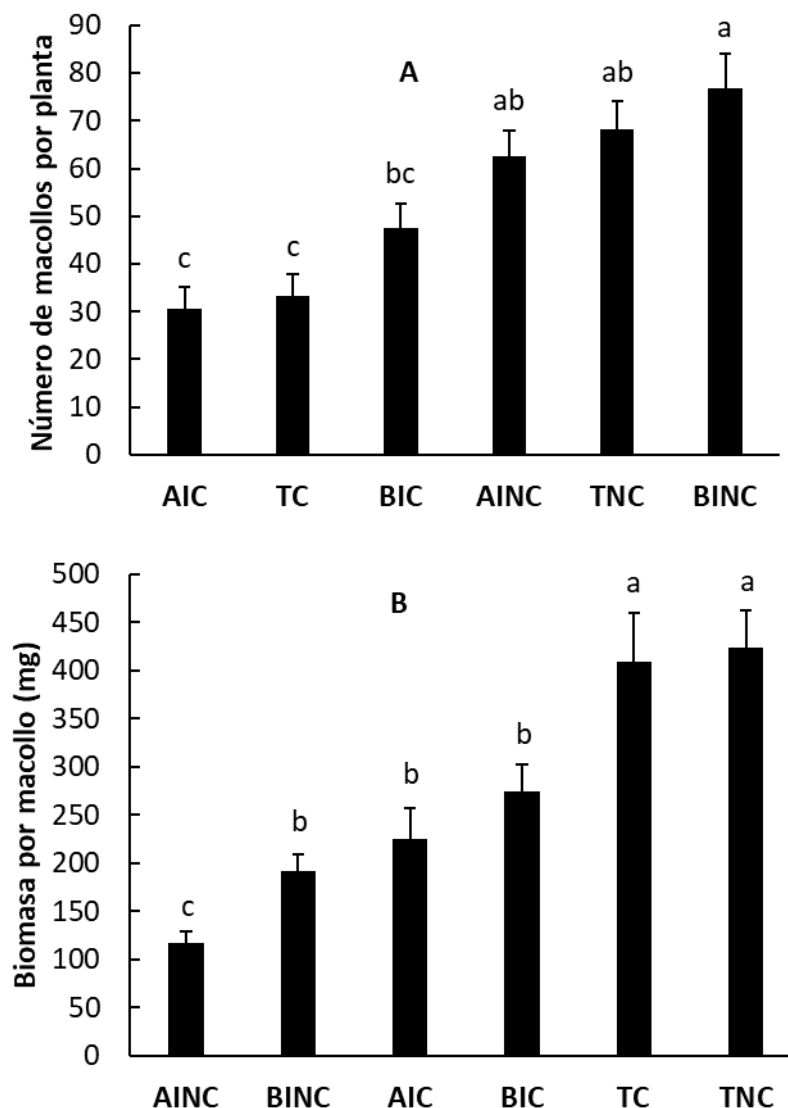


Figura 2. Cantidad de macollos por planta (A) y de biomasa por macollo (B) de *Nassella neesiana* bajo distintos tratamientos de defoliación y de competencia. El significado de las siglas es como en la Figura 1. Los valores representan el promedio de 15 plantas +1 error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre las medias ($p \leq 0,05$).

Figure 2. Tillers per plant (A) and biomass per tiller (B) in *Nassella neesiana* under different defoliation and competition treatments. The meaning of acronyms is as in Figure 1. Values are average of 15 plants +1 standard error. Different letters indicate a significant differences between means ($p \leq 0.05$).

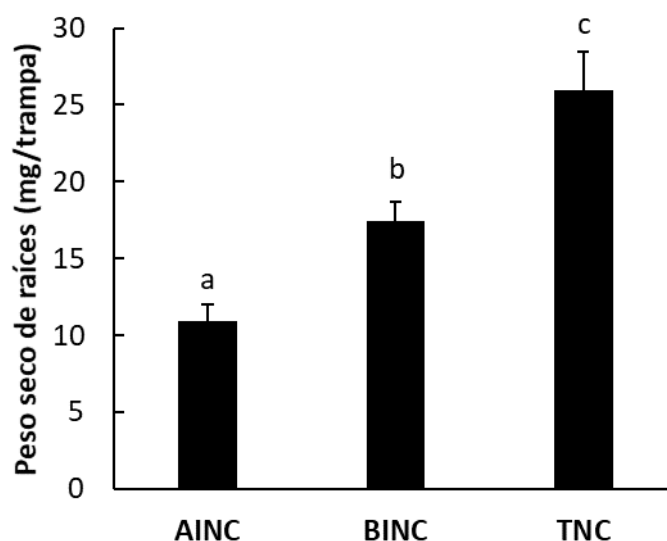


Figura 3. Producción de biomasa radical de *Nassella neesiana* bajo distintos tratamientos de defoliación. El significado de las siglas es como en la Figura 1. Los valores representan el promedio de 15 trampas de raíces (2,0 cm de diámetro x 5,8 cm de largo) +1 error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre las medias ($p \leq 0,05$).

Figure 3. Root production of *Nassella neesiana* under different defoliation treatments. The meaning of acronyms is as in Figure 1. Values are average of 15 root traps (2.0 cm diameter x 5.8 cm length) +1 standard error. Different letters indicate a significant differences between means ($p \leq 0.05$).

2016). Sin embargo, nuestro trabajo sugiere que altas intensidades de pastoreo (esto es, sobrepastoreo) en pastizales naturales podría ser el mecanismo por el cual esta especie es perjudicada (Gibson, 2009, Noël Estapé et al., 2013).

Si bien el efecto de la defoliación sobre la producción de biomasa aérea de *N. neesiana* fue el esperado, no fue así el efecto de la competencia (ver por Ej. Mueggler, 1972), que redujo la producción de biomasa aérea en el testigo sin defoliación, únicamente. Una explicación posible del efecto neutral de la competencia en los tratamientos con defoliación (AI y BI) es la identidad de las plantas vecinas. En el caso de estudio fueron especies anuales, que en general poseen menor habilidad competitiva en comparación con las especies perennes (Grime, 1977). Además, en los tratamientos con competencia la biomasa del resto de la vegetación no difirió entre los niveles de defoliación, sugiriendo que los recursos fueron suficientes para sostener el crecimiento de *N. neesiana* y de las plantas vecinas. Por otra parte, el efecto significativo de la competencia sobre la producción de biomasa aérea del tratamiento sin defoliación (T) estuvo determinado al menos en parte por el esfuerzo reproductivo, que fue mayor sin competencia (TNC) que con competencia (TC). La escasez de precipitaciones durante fines de invierno – comienzos de primavera contribuiría a explicar

el efecto negativo de la competencia en T, dado que la función reproductiva de las gramíneas perennes es particularmente sensible al déficit hídrico (O'Connor, 1991).

En los tratamientos con defoliación, la competencia no redujo la producción de biomasa aérea. Si bien la presencia de competidores redujo el número de macollos por plantas, estos resultaron ser de mayor peso (ver Figura 2). La reducción del macollaje en presencia de plantas vecinas intactas podría explicarse, al menos en parte, por variaciones en la calidad de la luz en la base de las plantas, particularmente una disminución en la relación rojo: rojo-lejano que deprime el macollaje (Deregibus et al., 1983). Por otra parte, el mayor peso de los macollos pudo haberse debido a la competencia por luz. La competencia por luz es asimétrica, por lo que una elongación foliar rápida que contribuya a mayor largo de hoja, aumenta la probabilidad de intercepción de la radiación fotosintéticamente activa (Gautier et al., 1999). Similar al macollaje, el alargamiento foliar en condiciones de canopeo denso también estaría determinado por la calidad de la luz (Quail et al., 1995). Cuando la luz incidente comienza a ser difusa, el fitocromo se desactiva y comienzan a elongarse los órganos de las plantas posicionando mejor las hojas para la intercepción de la radiación fotosintéticamente activa (Legris et al., 2016).

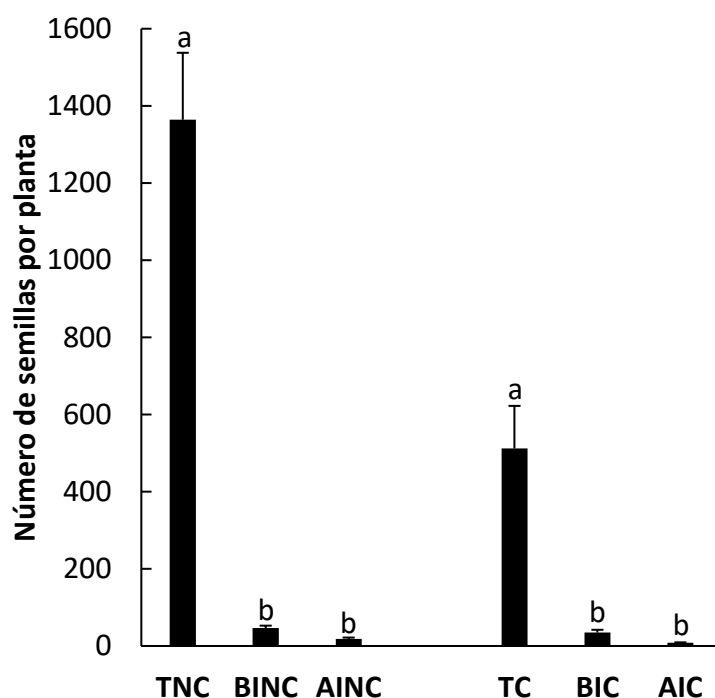


Figura 4. Producción de semillas por planta de *Nassella neesiana* bajo distintos tratamientos de defoliación y de competencia. El significado de las siglas es como en la Figura 1. Los valores representan el promedio de 15 plantas +1 error estándar. Dentro de cada tratamiento de competencia, letras distintas indican diferencias significativas entre las medias ($p \leq 0,05$).

Figure 4. Seed production of *Nassella neesiana* under different defoliation and competition treatments. The meaning of acronyms is as in Figure 1. Values are average of 15 plants +1 standard error. Within each competition treatment, different letters indicate a significant differences between means ($p \leq 0.05$).

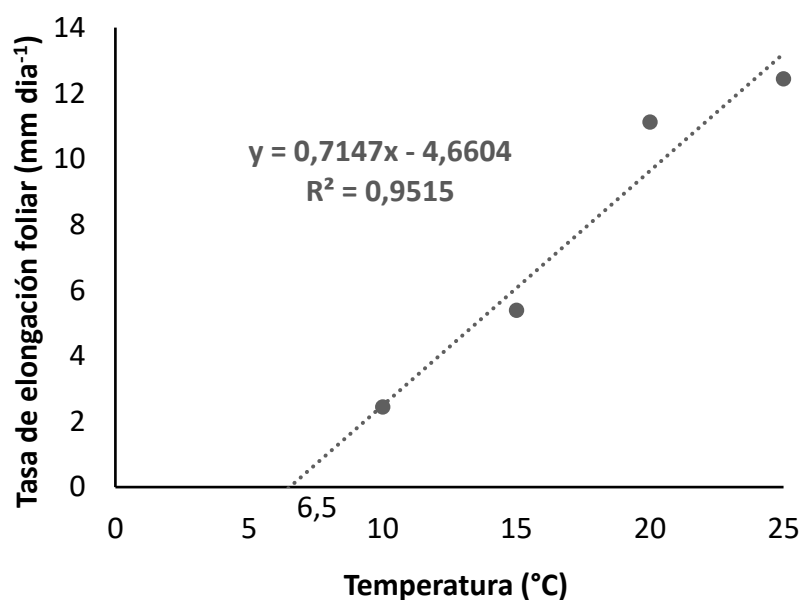


Figura 5. Elongación foliar promedio de la última hoja aparecida en el macollos de *Nassella neesiana*, en función de la temperatura diaria de exposición. Los valores representan el promedio de 20 macollos (5 macollos por planta y 4 plantas). El valor 6,5 representa la temperatura base (temperatura por debajo de la cual el crecimiento se detiene).

Figure 5. Leaf elongation rate measured on the last emerged leaf in tillers of *Nassella neesiana*, as function of the daily temperature of exposition. Values are average of 20 tillers (5 tillers per plant and 4 plants). The value 6.5 represents the base temperature (temperature below which there is not growth).

El sistema radical resulta vital para la producción y la supervivencia de las especies vegetales, particularmente en ambientes limitados en recursos para el crecimiento. Por otra parte, la recuperación rápida del área foliar luego del disturbio por defoliación representa una estrategia de tolerancia (Donaghy y Fulkerson, 1998). En este sentido, las especies más tolerantes a la defoliación priorizarían la recuperación del área foliar en detrimento de la producción de raíces (Ryle y Powell, 1975; Richards, 1984, 1993). De esta manera se comportó *N. neesiana*. No obstante, altas intensidades de defoliación magnifican la reducción del crecimiento radical (Donaghy y Fulkerson, 1998), tal como se observó en el presente estudio. Al limitar la capacidad de exploración del suelo por recursos, el sobrepastoreo atenta contra la productividad y persistencia de las especies forrajeras, aún de aquellas con cierto grado de tolerancia a la defoliación.

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

La temperatura base (temperatura por debajo de la cual el crecimiento se detiene) y el filocrono (intervalo entre la aparición de dos hojas sucesivas en un macollo, expresado en °C día) de *N. neesiana* determinan que se trata de una especie de crecimiento y recambio de hojas lentos cuando la temperatura promedio diaria del aire es baja, como comúnmente ocurre durante los meses de invierno en la región de estudio (alrededor de 8°C). Debido a esta característica de la especie, pasaron casi 4 meses desde el comienzo del ensayo hasta el primer corte de las plantas del tratamiento de defoliación más intenso. Los valores de temperatura base (6,5 °C) y filocrono (172,8 °C día) de *N. neesiana* determinados en el presente estudio estuvieron cercanos o en el rango de valores de temperatura base promedio de otras gramíneas C₃ (0- 5°C; Cooper, 1964; Bartholomew y Williams, 2005) y de filocrono de la misma especie pero de distinto ecotipo (185 °C día; Labreux, 1998).

Nassella neesiana es una de las especies más abundante en las comunidades del ecotono austral de la Región Pampeana y el Caldenal (Oyarzabal et al. 2018). Su comportamiento frente a intensidades crecientes de pastoreo es decreciente. Los resultados obtenidos en este estudio mostraron que la alta intensidad de defoliación puede reducir marcadamente la producción de biomasa

aérea y radical, y la producción de semillas, aún en años con precipitaciones normales. Dicha respuesta sugiere la necesidad de controlar apropiadamente la severidad y la frecuencia de defoliación en situaciones reales de pastoreo, con el fin de mantener la productividad y persistencia de la especie en la comunidad. Un nivel adecuado de severidad sería aquel compatible con una cantidad de biomasa residual al pastoreo que permita un rebrote rápido luego de la defoliación. Por otra parte, una frecuencia de defoliación apropiada sería aquella compatible con un periodo de descanso que permita la recuperación del área foliar y del sistema radical de las plantas pastoreadas. El manejo del pastoreo debería planificarse en forma tal que las gramíneas perennes, como *N. neesiana*, mantengan un estado de vigor que posibilite la expresión de su potencial productivo, capacidad reproductiva y habilidad competitiva. En este sentido resulta clave no sobrepasar un nivel mínimo de biomasa residual a la defoliación, y el otorgamiento de un periodo de descanso post-defoliación que permita su recuperación plena.

Agradecimientos

El presente trabajo fue financiado con fondos aportados por la Universidad Nacional del Sur (PGI 24/A232), el Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación Argentina (BIRF AR TF015041), la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 2014-0865), y la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (beca doctoral otorgada a GP). Agradecemos la ayuda del Lic. Andrés García en el trabajo de campo.

Bibliografía

- ALTESOR, A., PIÑEIRO, G., LEZAMA, F., JACKSON, R.B., SARASOLA, M. and PARUELO, J.M. 2006. Ecosystem changes associated with grazing removal in sub-humid grasslands of South America. *Journal of Vegetation Science* 17: 323-332.
- BARTHOLOMEW, P.W. and WILLIAMS, R.D. 2005. Cool-season grass development response to accumulated temperature under a range of temperature regimes. *Crop Science* 45(2): 529-534.
- BRISKE, D.D. 1991. Developmental morphology and physiology of grasses. Pp. 85-108. In: Heitschmidt, R.K. y Stuth, J.W. (Ed.). *Grazing Management: An Ecological Perspective*. Timber Press, Portland.
- CABRERA, A.L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14(1-2): 1-42.
- CALDWELL, M.M. 1984. Plant requirements for prudent grazing. Pp. 117-152. In: Committee on Developing Strategies for Rangeland Management, National Research Council of the National Academy of Sciences (Eds.). *Developing Strategies for Rangeland Management*. Westview Press, Boulder.

- COOPER, J.P. 1964. Climatic variations in forage grasses. I. Leaf development in climatic races of *Lolium* and *Dactylis*. *Journal of Applied Ecology* 1(1): 45-61.
- DAWSON, L.A., THORNTON, B., PRATT, S.M. and PATERSON, E. 2004. Morphological and topological responses of roots to defoliation and nitrogen supply in *Lolium perenne* and *Festuca ovina*. *New Phytologist* 161(3): 811-818.
- DEREGIBUS, V.A., SANCHEZ, R.A. and CASAL, J.J. 1983. Effects of light quality on tiller production in *Lolium* spp. *Plant Physiology* 72(3): 900-902.
- DISTEL, R.A., PELÁEZ, D.V. and FERNÁNDEZ, O.A. 1992. Germination of *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hackel and *Stipa tenuis* Phil. and seedling survival under field conditions. *The Rangeland Journal* 14(1): 49-55.
- DISTEL, R.A., MORETTO, A.S. and DIDONÉ, N.G. 2007. Regrowth capacity in relation to defence strategy in *Stipa clarazii* and *Stipa trichotoma*, native to semi-arid Argentina. *Austral Ecology* 32(6): 651-655.
- DONAGHY, D.J. and FULKERSON, W.J. 1998. Priority for allocation of water-soluble carbohydrate reserves during regrowth of *Lolium perenne*. *Grass and Forage Science* 53(3): 211-218.
- EVANS, P. S. 1971. Root growth of *Lolium perenne* L. 2. Effects of defoliation and shading. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 14: 552-562.
- FENNER, M. and THOMPSON, K. 2005. The ecology of seed. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- FERRARO, D.O. and OESTERHELD, M. 2002. Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos* 98: 125-133.
- FORMOSO, D. and COLUCCI, P. 2003. Vegetation changes in native plant communities in basaltic deep shallow soils after 10 years of grazing exclosure in Uruguay. Pp. 327-330. En: *Proceedings of the VII International Rangeland Congress*. Ed. ICCO, Durban.
- GAUTIER, H., VARLET-GRANCHER, C. and HAZARD, L. 1999. Tillering responses to the light environment and to defoliation in populations of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) selected for contrasting leaf length. *Annals of Botany* 83(4): 423-429.
- GIBSON, D. J. 2009. Grasses and grassland ecology. Oxford University Press. Wiltshire, UK.
- 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(982): 1169-1194.
- LABREVEUX, M.E. 1998. Caracterización de la producción de forraje y de la morfogénesis de ocho especies de gramíneas forrajeras de la Pampa húmeda argentina. Tesis Magister Scientiae, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, Balcarce, Argentina.
- LEGRIS, M., KLOSE, C., BURGIE, E.S., COSTIGLIOLO ROJAS, C., NEME, M., HILTBRUNNER, A., WIGGE, P.A., SCHÄFER, E., VIERSTRA, R.D. and CASAL, J.J. 2016. Phytochrome B integrates light and temperature signals in *Arabidopsis*. *Science* 354(6314): 897-900.
- LEZAMA, F. and PARUELO, J. M. 2016. Disentangling grazing effects: trampling, defoliation and urine deposition. *Applied Vegetation Science*, 19(4): 557-566.
- MCINENLY, L.E., MERRILL, E.H., CAHILL, J.F. and JUMA, N.G. 2010. *Festuca campestris* alters root morphology and growth in response to simulated grazing and nitrogen form. *Functional Ecology* 24(2): 283-292.
- MCNAUGHTON, S. J., WALLACE, L.L. and COUGHENOUR, M.B. 1983. Plant adaptation in an ecosystem context: effects of defoliation, nitrogen, and water on growth of an African C4 sedge. *Ecology* 64:307-318.
- MUEGGLER, W.F. 1972. Influence of competition on the response of bluebunch wheatgrass to clipping. *Journal of Range Management* 25(2): 88-92.
- NOËLL ESTAPÉ, S.E., SEMMARTIN, M. and PARUELO, J. M. 2013. Refuge effect of an unpalatable forb on community structure and grass morphology in a temperate grassland. *Plant Ecology*, 214: 363-372.
- O'CONNOR, T.G. 1991. Local Extinction in Perennial Grasslands: A Life-History Approach. *The American Naturalist* 137(6): 753-773.
- O'CONNOR, T.G. and PICKETT, G.A. 1992. The influence of grazing on seed production and seed banks of some African savanna grasslands. *Journal of Applied Ecology* 29(1): 247-260.
- OYARZABAL, M., CLAVIJO, J., OAKLEY, L., BIGANZOLI, F., TOGNETTI, P., BARBERIS, I., MATURO, H.M., ARAGÓN, R., CAMPANELLO, P. I., PRADO, D., OESTERHELD, M and LEÓN, R. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*, 28: 40-63.
- PARSONS, A.J. 1988. The effect of season and management on the growth of temperate grass swards. Pp. 129-177. In: Jones, M.B., Lazenby, A. (Eds.), *The Grass Crop—The Physiological Basis of Production*. Chapman and Hall, London.
- QUAIL, P.H., BOYLAN, M.T., PARKS, B.M., SHORT, T.W., XU, Y. and WAGNER, D. 1995. Phytochromes: photosensory perception and signal transduction. *Science* 268(5211): 675-680.
- RICHARDS, J. H. 1984. Root growth response to defoliation in two *Agropyron* bunchgrasses: field observations with an improved root periscope. *Oecologia* 64: 21-25.
- RICHARDS, J.H. 1993. Physiology of plants recovering from defoliation. Pp. 85-93. In: *Proceedings of the XVII International Grasslands Conference*. Palmerston North, NZ.
- RODRÍGUEZ, C., LEONI, E., LEZAMA, F. and ALTESOR, A. 2003. Temporal trends in species composition and plant traits in natural grasslands of Uruguay. *Journal of Vegetation Science* 14: 433-440.
- RUESS, R.W. 1988. The interaction of defoliation and nutrient uptake in *Sporobolus kentrophyllus*, a short-grass species from the Serengeti Plains. *Oecologia* 77: 550-556.
- RYLE, W.J.A. and POWELL, C.E. 1975. Defoliation and regrowth in the graminaceous plant: The role of current assimilate. *Annals of Botany* 39(2): 297-310.
- TAIZ, L. y ZEIGER, E. 2002. Plant physiology. 3ra edición. Sinauer Associates. Sunderland, USA.

- THOMPSON, K. and GRIME, J.P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67(3):893-921.
- VIDAL, R., GONZÁLEZ, A., GUTIÉRREZ, L., UMAÑA, R. and SPERANZA, P. 2011. Distribución de la diversidad genética y sistema reproductivo de *Stipa neesiana* Trin. et Rupr. *Agrociencia* (Uruguay) 15 (1):1-12.
- ZULOAGA, F.O., RÚGOLO, Z.E. y ANTÓN, A.M.R. 2012. Flora vascular de la República Argentina. Vol. 3 tomo 2. Gráficamente Ediciones. Córdoba, Argentina. 600 pp.