

La competencia y la defoliación como modeladores de la estructura y el funcionamiento de los pajonales del este del Chaco

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires, Área Ciencias Agropecuarias

Paolo Adrián Sussini

Ingeniero Agrónomo - Universidad Nacional del Nordeste - 2015

Lugar de trabajo: INTA EEA Colonia Benítez



FAUBA

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de Tesis

Rodolfo Angel Golluscio

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)
Magister en Recursos Naturales (Universidad de Buenos Aires)
Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Co-director de Tesis

Carlos Alberto Acuña

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional del Nordeste)
Magister en Ciencias (University of Florida)
Doctor en Ciencias (University of Florida)

Consejero de Estudios

Fernando Biganzoli

Biólogo (Universidad Nacional de La Plata)
Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

JURADO

Martín Durante,

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)
Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Alejandro Loydi y

Biólogo (Universidad Nacional del Sur)
Doctor en Biología (Universidad Nacional del Sur)

JURADO

Mariano Oyarzabal

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)
Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Fecha de defensa de la tesis: 1 de marzo de 2024

DEDICATORIA

Dedico este trabajo a mi amada familia, cuyo amor incondicional y constante respaldo de mi madre y mis hermanos han sido mi mayor inspiración a lo largo de esta travesía académica. A mi familia por elección, mi increíble pareja y amigos, les agradezco profundamente por ser mi ancla emocional y mi fuente inagotable de motivación. Sus palabras alentadoras y gestos de apoyo han iluminado mi camino, convirtiendo esta travesía en un logro compartido. A cada uno de ustedes, les dedico este logro con gratitud y amor.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi profundo agradecimiento a mi Director, Ing. Agr. Dr. Rodolfo Angel Golluscio, cariñosamente conocido como 'El Pájaro'. Su vocación excepcional, solidez intelectual, paciencia incansable y corazón generoso han sido guías fundamentales durante este viaje doctoral. A pesar de enfrentar desafíos personales significativos, 'El Pájaro' no solo me ha orientado a superar obstáculos y limitaciones, sino que lo ha hecho con amor y dedicación, despertando en mí la más profunda admiración y cariño sincero.

Quiero reconocer también a mi Co-director Ing. Agr. Dr. Carlos Alberto Acuña por brindarme su experiencia y colaboración con una gran predisposición, voluntad y amabilidad para evacuar dudas y desempeñar actividades claves en el desarrollo del doctorado. De la misma manera quiero agradecer a mi consejero estudiantil Lic. en Biol. Dr. Fernando Biganzoli, por guiarme en el complejo mundo de la estadística con una gran voluntad y predisposición. Sus aportes han sido invaluableles en cada etapa de este proceso.

Agradezco al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por la beca que me brindaron, sin la cual este doctorado habría sido inalcanzable. Su apoyo económico ha sido fundamental.

Expreso mi gratitud a los Med. Vet. Dres Rodolfo Stahringer y Osvaldo Balbuena por confiar en mí para abordar este desafío en un campo tan importante y lleno de cosas por descubrir brindándome su apoyo incondicional en cada paso.

Agradezco a mis amigos y colegas de trabajo Ing. Agr. Marcelo Pamies, Med. Vet. Dra. Natalia Aguilar y Leandro Gonzalez por sus sabios consejos y apoyo constante, que han sido fundamentales en la toma de decisiones acertadas, así como en la motivación para desarrollar algunas capacidades intelectuales.

Quiero reconocer a la Ing. Agr. Dra. Gabriela Lopez y a su equipo de trabajo, el Ing. Agr. Mgter. Rafael Lobato y al Ing. Agr. Mgter. Marcos Davalos, del Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE), por su desinteresada colaboración en el desarrollo de mis habilidades en el reconocimiento de especies vegetales del pastizal, lo cual fue crucial en la toma de datos a campo.

A todos aquellos que de alguna manera contribuyeron a este logro, mi más sincero agradecimiento. Este trabajo no habría sido posible sin el apoyo y la colaboración de cada uno de ustedes.

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 esta u otra institución.

Paolo Adrián Sussini

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE GENERAL	VII
ÍNDICE DE CUADROS	X
ÍNDICE DE FIGURAS	XI
ÍNDICE DE IMAGENES	XV
ABREVIATURAS	XVI
RESUMEN.....	XVII
ABSTRACT	XVIII
CAPITULO 1: La competencia y la defoliación como modeladores de la estructura de los pastizales tropicales	1
<i>1.1 Distribución de los pastizales en el mundo</i>	<i>1</i>
<i>1.2 Panorama global de la producción de carne sobre pastizales húmedos</i>	<i>4</i>
<i>1.3 Características de los pastizales tropicales húmedos y templados cálidos.....</i>	<i>7</i>
<i>1.4 La competencia como modelador de la estructura del pastizal.....</i>	<i>13</i>
<i>1.5 Los disturbios como modeladores de la estructura del pastizal.....</i>	<i>15</i>
<i>1.6 La morfogénesis y su relación con la PPNA de los pastizales.....</i>	<i>19</i>
<i>1.7 Objetivos e hipótesis del trabajo.....</i>	<i>21</i>
1.7.1 Objetivo general	21
1.7.2 Objetivos específicos	21
<i>1.8 Descripción del sitio de estudio.....</i>	<i>23</i>
<i>1.9 Estructura de la tesis.....</i>	<i>26</i>
CAPITULO 2: Competencia por interferencia entre los principales estratos de un pajonal dominado por <i>Sorghastrum setosum</i> (Griseb.) Hitchc.	27
2.1 Introducción	27
2.2 Objetivo.....	30
2.3 Materiales y Métodos	31
2.3.1 Sitio de estudio	31
2.3.2 Diseño Experimental.....	33
2.3.3 Muestreo de biomasa.....	35
2.3.4 Registro de la composición botánica	36
2.3.5 Análisis de los datos	37
2.4 Resultados.....	39

2.4.1 Productividad primaria neta aérea.....	39
2.4.2 Composición florística	42
2.5 <i>Discusión</i>	43
2.5.1 Competencia por interferencia y por explotación.....	45
2.5.2 Facilitación entre estratos	47
2.5.3 Recomendaciones	47
2.6 <i>Conclusiones</i>	48
CAPITULO 3: Efectos de la defoliación sobre los principales estratos del pajonal en momentos de letargo y de activo crecimiento.....	49
3.1 <i>Introducción</i>	49
3.2 <i>Objetivo</i>	54
3.3 <i>Materiales y Métodos</i>	55
3.3.1 Sitio de estudio	55
3.3.2 Diseño experimental.....	57
3.3.3 Muestreo de biomasa.....	59
3.3.4 Registro de composición botánica.....	60
3.3.5 Análisis de los datos	61
3.4 <i>Resultados</i>	63
3.4.1 Productividad Primaria Neta Aérea	63
3.4.2 Porcentaje de biomasa verde	67
3.4.3 Dinámica de la composición botánica	70
3.5 <i>Discusión</i>	75
3.5.1 Momento de defoliación: sus efectos sobre la PPNA, el porcentaje de biomasa verde y la composición botánica.....	75
3.5.2 Análisis comparativo de los hallazgos	81
3.5.3 Consecuencias para el manejo ganadero	83
3.6 <i>Conclusión</i>	85
CAPITULO 4: Variables morfogénicas de las especies clave de dos estratos de un pajonal subtropical – Su implicancia en las decisiones de manejo del pastizal.....	86
4.1 <i>Introducción</i>	86
4.2 <i>Objetivo</i>	91
4.3 <i>Materiales y Métodos</i>	92
4.3.1 Material vegetal.....	95
4.3.2 Variables de estudio	96
4.3.3 Análisis de los datos	96
4.4 <i>Resultados</i>	98
4.5 <i>Discusión</i>	100
4.6 <i>Conclusión</i>	106

CAPITULO 5: Discusión general	107
<i>5.1 Introducción</i>	<i>107</i>
5.1.1 Síntesis de resultados	107
5.1.2 Consecuencias aplicadas	113
5.1.3. Líneas de investigación futuras	116
<i>5.2 Conclusiones generales</i>	<i>117</i>
BIBLIOGRAFÍA	119
APÉNDICE.....	142

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1.1: Superficie estimada de los 9 tipos de formaciones vegetales (Dixon et al., 2014) y el número de regiones con ese tipo de formación vegetal. El asterisco (*) indica el tipo de formación vegetal predominante en la región donde desarrolle esta tesis.	2
Cuadro 2.1: funciones para calcular la PPNA en los casos en que las diferencias de las fracciones verdes (ΔV) y senescente (ΔS) son positivas (+) o negativas (-), dónde i representa el período de crecimiento y j las parcelas.....	35
Cuadro 2.2: Escala de abundancia-cobertura y sociabilidad de Braun-Blanquet.....	37
Cuadro 2.3: Ecuaciones para el cálculo de Riqueza (r), Equitatividad (Eq) y diversidad de Shannon – Weaver (H'). \ln = Logaritmo natural; i = cada especie; s = número total de especies; P_i = Abundancia relativa de cada especie en la comunidad.....	37
Cuadro 2.4: Eficiencia de uso de recurso de las matas y de la intermata propuesto por Sala et al., (1989).	40
Cuadro 3.1: PPNA total del sistema (matas + intermata), de las matas y de la intermata. Se presentan los valores de F de Snedecor correspondientes a los factores defoliación, año y su interacción (defoliación x año). Los asteriscos indican la significancia de las diferencias del ANVA ($ns = p > 0.05$; $* = p < 0,05$; $** = p < 0,01$; $*** = p < 0,001$).	64
Cuadro 3.2: Resumen del ANVA de la PPNA total del sistema, de las matas y de la intermata durante primavera-verano y otoño-invierno. Se presentan los valores de F de Snedecor correspondientes a los factores Defoliación, Año y su interacción del ANVA de la PPNA total, de las matas y de la intermata. Los asteriscos indican la significancia de las diferencias ($ns = p > 0.05$; $* = p < 0,05$; $** = p < 0,01$; $*** = p < 0,001$).	65
Cuadro 3.3: Resumen del ANVA del porcentaje de biomasa verde promedio anual de las matas y de la intermata. Se presentan los valores de F de Snedecor correspondientes a los factores Defoliación, Año y su interacción en las matas e intermata respectivamente. Los asteriscos indican la significancia de las diferencias ($ns = p > 0.05$; $* = p < 0,05$; $** = p < 0,01$; $*** = p < 0,001$).	67
Cuadro 3.4: Resumen del ANVA del porcentaje de biomasa verde promedio en verano e invierno de las matas y de la intermata. Se presentan los valores de F de Snedecor correspondientes a los factores Defoliación, Año y su interacción en las matas e intermata respectivamente. Los asteriscos indican la significancia de las diferencias ($ns = p > 0.05$; $* = p < 0,05$; $** = p < 0,01$; $*** = p < 0,001$).	68
Cuadro 3.5: 44 especies registradas en la intermata agrupadas en 4 clases fisonómicas (Ciperáceas, Pastos cortos, Pastos erectos y Herbáceas)	74
Cuadro 4.1. Valores de temperatura base y variables morfogenéticas hallados en este trabajo y en la bibliografía para las dos especies bajo estudio.....	101

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1: Mapa mundial de la distribución de 9 estructuras de los pastizales de Dixon et al. (2014) y la distribución de los grupos climáticos de Köppen (Kottek et al., 2006).	3
Figura 1.2: Superficies de sistemas ganaderos en pastizales húmedos a pasto, con irrigación y con suplementación en África, Asia y Sudamérica-Caribe. Se consideran regiones húmedas en donde la humedad del suelo disponible de seco es mayor que la mitad de la evapotranspiración potencial con temperaturas superiores a 5 °C durante un período de crecimiento superior a 270 días. Los sistemas ganaderos a pasto son aquellos en donde más del 90 % de la materia seca con la que se alimenta a los animales proviene de pastizales, pastos, forrajes anuales y alimentos comprados y menos del 10 % del valor total de la producción proviene de actividades no ganaderas. Los sistemas irrigados son aquellos en los que, complementariamente a la disponibilidad del agua de lluvia, los pastos son irrigados. Por último, los sistemas con suplementación son aquellos que se desarrollan en regiones donde complementariamente se alimenta a los animales con productos o subproductos de la agricultura. Modificado por Kruska et al. (2003).	6
Figura 1.3: Mapas de la distribución sobre los grupos climáticos de Köppen (Kottek et al., 2006) de <i>Paspalum notatum</i> (verde y azul) con 4202 registros reportados (GBIF.org, 2023b) y <i>Sorghastrum setosum</i> (amarillo y marrón) con 397 registros reportados (GBIF.org, 2023c). Paolo Sussini, elaboración propia.	12
Figura 1.4. Pantano tropical de agua dulce, praderas húmedas y matorrales. En negro la región del Pantanal y en gris la región del Chaco húmedo. Modificado de Dixon et al. (2014). Proyección Goode Homolosine. Paolo Sussini, elaboración propia.....	24
Figura 2.1: Resultados posibles de la interacción competitiva entre dos poblaciones (A y B). Exclusión de una o la otra, coexistencia y exclusión condicional de la que tiene menor densidad poblacional (situación cercana al punto 0,0 dentro del círculo punteado). Adaptado de Begon et al. (2009) y MacDougall et al. (2009). ..	28
Figura 2.2: Climograma de Colonia Benítez. La línea continua gris indica las precipitaciones promedio (+/- 1 desvío estándar) para cada mes entre los años 1968 y 2019. La línea discontinua indica la temperatura promedio diaria para cada mes.....	32
Figura 2.3: Precipitaciones acumuladas de los períodos de crecimiento durante el desarrollo del experimento. Las barras grises representan las precipitaciones acumuladas durante otoño-invierno y primavera-verano desde el 2018 al 2020. La línea sólida representa el porcentaje de precipitaciones acumulada respecto al promedio histórico. La línea discontinua indica el 100 % de las precipitaciones acumuladas respecto a la media histórica. El promedio histórico de las precipitaciones acumuladas fue calculado con datos de la estación meteorológica de la EEA INTA Colonia Benítez tomados desde 1968 al 2021.	33
Figura 2.4: Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) anual promedio de 2 años de los tratamientos Testigo (T), Sin intermata (SI) y Sin matas (SM) respectivamente. Las barras negras y blancas representan la PPNA de las matas de <i>Sorghastrum setosum</i> y de la intermata respectivamente. Las barras apiladas del tratamiento T representa la PPNA acumulada de las matas y de la intermata. Las barras de error indican el error estándar de la PPNA acumulada en T, de las matas en SI y de la intermata en SM. Las letras mayúsculas diferentes indican diferencias estadísticas en la PPNA total del sistema (matas + intermata) ($p < 0,05$). Las	

letras minúsculas negras diferentes, indican diferencias estadísticas en la PPNA en la intermata ($p < 0,05$). Letras minúsculas blancas diferentes, indican diferencias estadísticas en la PPNA en la intermata ($p < 0,05$). El signo negativo (+) indica una tendencia estadística de diferencias en la PPNA con $p < 0,15$. El cuadro inserto muestra los valores de F de Snedecor y la significancia del ANVA del efecto de la remoción sobre la PPNA total, de las matas y de la intermata. Los asteriscos indican la significancia de las diferencias (ns = $p > 0,05$; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$). 39

Figura 2.5: Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) total estacional promedio de los tratamientos Testigo (T), Sin intermata (SI) y Sin mata (SM) desde el año 2019 al 2020. En el eje de las abscisas se ubican los tratamientos para el período de primavera-verano y otoño-invierno respectivamente. Las barras rayadas, negras y blancas representan la PPNA total de los tratamientos Testigo (matas + intermata), Sin intermata (solo matas) y Sin matas (solo intermata) respectivamente. Las barras de error indican el error estándar. Las letras distintas indican diferencias estadísticas en la PPNA total de las interacciones entre los tratamientos de remoción y las épocas con $p < 0,05$. El cuadro inserto muestra los valores de F de Snedecor y la significancia del ANVA de los efectos de la remoción, la época y su interacción sobre la PPNA total. Los asteriscos indican la significancia de las diferencias (ns = $p > 0,05$; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$). 41

Figura 2.6: Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) promedio de las matas (A) y de la intermata (B) durante primavera - verano y otoño - invierno respectivamente desde el año 2019 al 2020. En el eje de las abscisas se ubican las épocas de crecimiento primavera-verano y otoño-invierno. Las barras negras de la figura "A" representan la PPNA promedio de las matas de los tratamientos Testigo y Sin intermata para ambas épocas de crecimiento. Las barras rayadas y blancas en la figura "B" representan la PPNA de la intermata del tratamiento Testigo y del tratamiento Sin matas respectivamente. Las barras de error indican el error estándar. Los positivo (+) y negativo (-) indican diferencias estadísticas en la PPNA de las matas entre épocas con $p < 0,0001$. Las letras distintas indican diferencias estadísticas en la PPNA de la intermata de la interacción entre los tratamientos (Testigo y Sin intermata) y las épocas con $p < 0,0001$. Los cuadros insertos muestran los valores de F de Snedecor y la significancia del ANVA de los efectos de remoción, época y su interacción sobre la PPNA de las matas en "A" y de la intermata en "B". Los asteriscos indican la significancia de las diferencias (ns = $p > 0,05$; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$). 42

Figura 2.7: Riqueza, Diversidad de Shannon-Wiener y Equitatividad de la intermata. Las barras negras representan la intermata del tratamiento Testigo (T) y las blancas al Sin matas (SM). Las barras de error indican el error estándar. Los cuadros insertos muestran los valores de F de Snedecor y la significancia del ANVA de los efectos de la remoción de las matas (desmatado), los años y su interacción sobre la riqueza, diversidad y equitatividad respectivamente. Los asteriscos indican la significancia de las diferencias (ns = $p > 0,05$; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$). 43

Figura 3.1: Gráfico de cajas del promedio histórico de precipitaciones acumuladas (Pp), del índice de vegetación normalizado (representado según sus siglas en inglés; NDVI) y el porcentaje de Proteína Bruta (PB) de un pastizal abierto dominado por *Sorghastrum setosum* ubicado en la Región del Chaco húmedo (27°30' S; 58°93' O) para cada estación del año desde 2010 hasta el 2019. La línea central en cada caja indica la mediana del conjunto de datos, y la caja en sí abarca el rango intercuartil, que representa el 50% central de las observaciones. Los extremos de los 'bigotes' indican la dispersión general de los datos. Los resultados de un ANVA mediante un modelo lineal se utilizaron para evaluar las diferencias estadísticas entre estaciones para cada parámetro. Las letras diferentes indican diferencias estadísticas entre estaciones de

cada parámetro con $p < 0,05$ (test de Tukey). Fuentes de datos: Pp (Javadian et al., 2020), NDVI (Yin et al., 2020) y PB (Irisarri et al., 2022).56

Figura 3.2: Precipitaciones acumuladas en milímetros en los 6 meses de cada período de crecimiento durante el desarrollo del experimento. Las barras representan las precipitaciones acumuladas durante otoño-invierno y primavera-verano desde el 2018 al 2021. La línea sólida representa el porcentaje de precipitaciones acumuladas respecto al promedio histórico. La línea discontinua indica el 100% de las precipitaciones acumuladas respecto a la media histórica. El promedio histórico de las precipitaciones acumuladas fue calculado con datos desde 1968 al 2021 de la estación meteorológica de la EEA INTA Colonia Benítez (MAGyP, 2022).58

Figura 3.3: Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) en (A) total del sistema (mata + intermata), (B) de las matas de *S. setosum* y (C) de la intermata para los tratamientos de corte en verano (CV), corte en invierno (CI) y testigo (T), respectivamente. Las barras de error indican el error estándar. Las líneas discontinuas conectan la PPNA de un mismo tratamiento entre años. Las letras minúsculas negritas distintas indican diferencias estadísticas en la PPNA entre tratamientos y las letras mayúsculas entre años. Aunque se encontraron interacciones significativas entre las defoliaciones y los años (Cuadro 3.1), la prueba de contrastes no tuvo potencia suficiente para encontrar las diferencias entre cada caso.64

Figura 3.4: Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) durante primavera-verano (izquierda) y otoño-invierno (derecha) de los tratamientos de corte en verano (CV), corte en invierno (CI) y testigo (T), respectivamente. Las barras de error indican el error estándar. En los paneles "A" y "B" se presenta los efectos de las defoliaciones y los años en la PPNA total en primavera-verano y en otoño-invierno respectivamente. En los paneles "C" y "D" se presenta los efectos de las defoliaciones y los años en la PPNA de las matas en primavera-verano y en otoño-invierno respectivamente. En los paneles "E" y "F" se presenta los efectos de las defoliaciones y los años en la PPNA de la intermata en primavera-verano y en otoño-invierno respectivamente. Las líneas discontinuas conectan la PPNA de un mismo tratamiento entre años. Las letras minúsculas distintas indican diferencias estadísticas en la PPNA de las interacciones entre las defoliaciones y los años. Las letras minúsculas en negrita a la izquierda de las líneas indican diferencias estadísticas entre tratamientos. Las letras mayúsculas diferentes en la parte superior de los paneles indican diferencias estadísticas entre años.66

Figura 3.5: Porcentaje de biomasa verdes promedio por anual de las matas (A) y la intermata (B) de los tratamientos de corte en verano (CV), corte en invierno (CI) y testigo (T) respectivamente. Las barras de error indican el error estándar. En el eje de las abscisas se indican los años y en el eje de las ordenadas el porcentaje de biomasa verde promedio anual de cada estrato. Las letras distintas indican diferencias estadísticas de las interacciones entre tratamientos y años para las matas con $p < 0,05$68

Figura 3.6: Porcentaje de biomasa verde invernal entre el 2019 y el 2021 de las matas de *Sosrghastrum setosum* (A) y de la intermata (B) de los tratamientos de corte en verano (CV), corte en invierno (CI) y testigo (T) respectivamente. Las barras de error indican el error estándar. En el eje de las abscisas se indican los años y en el eje de las ordenadas el porcentaje de biomasa verde de cada tratamiento. Las letras minúsculas distintas indican diferencias estadísticas en las pruebas de contraste de las interacciones entre tratamientos y años para las matas y la intermata respectivamente usando el método de Tukey con $p < 0,05$69

Figura 3.7: Porcentaje de biomasa verde en verano entre el 2019 y el 2021 de las matas de *Sosrghastrum setosum* (A) y de la intermata (B) de los tratamientos de corte en verano (CV), corte en invierno (CI) y testigo

(T) respectivamente. Las barras de error indican el error estándar. En el eje de las abscisas se indican los años y en el eje de las ordenadas el porcentaje de biomasa verde de cada tratamiento. Las letras minúsculas en negrita distintas indican diferencias estadísticas entre tratamientos y las letras mayúsculas entre años usando el método de Tukey con $p < 0,05$ 70

Figura 3.8: Biplot del Análisis de Componentes Principales de la cobertura de especies en verano e invierno de los tratamientos durante el 2020 y el 2021. Los círculos, cuadrados y triángulos representan el promedio de la cobertura de las especies en 5 parcelas de los tratamientos corte en verano (CV), corte en invierno (CI) y testigo (T) respectivamente durante el invierno (lleno) y el verano (vacío) de los años 2020 y 2021. El análisis se hizo usando la cobertura de 20 especies que estuvieron presentes en al menos el 10 % de las parcelas muestreadas en cada fecha de muestreo. La matriz resultante consta de 12 combinaciones de épocas de muestreo, años y tratamientos, y 60 registros de cobertura de especies (15 parcelas x 2 muestreos anuales x 2 años). Los números corresponden a las especies: 1. *Axonopus sp.*, 2. *Cynodon dactylon*, 3. *Cypella peruviana*, 4. *Cyperus affinis*, 5. *Cyperus entrerianus*, 6. *Cyperus virens*, 7. *Desmodium incanum*, 8. *Dolichopsis paraguariensis*, 9. *Eleocharis bonariensis*, 10. *Eleocharis montana*, 11. *Eryngium ebracteatum*, 12. *Leersia hexandra*, 13. *Marsilea sp.*, 14. *Paspalum notatum*, 15. *Paspalum plicatulum*, 16. *Paspalum urvillei*, 17. *Rhynchospora scutellata*, 18. *Setaria parviflora*, 19. *Steinchisma laxum* y 20. *Vicia epetolaris*. Se señalan con un asterisco aquellas especies con autovector $> 0,30$ 72

Figura 3.9: Análisis de componentes principales de la sumatoria de las coberturas de todas las especies registradas en las parcelas experimentales agrupadas en 4 clases fisonómicas (Ciperáceas, Pastos cortos, Pastos erectos y Herbáceas; ver detalles en Cuadro 3.5). Los círculos, cuadrados y triángulos representan el promedio de la cobertura de las clases fisonómicas de 5 parcelas de los tratamientos de corte en verano (CV), corte en invierno (CI) y testigo (T), respectivamente durante el invierno (lleno) y el verano (vacío) de los años 2020 y 2021. Se señalan con un asterisco aquellas especies con autovector $> 0,50$ 73

Figura 3.10: (A) Riqueza florística, (B) Diversidad de Shannon-Weaver, y (C) Equitatividad de los tratamientos de corte en verano (CV), corte en invierno (CI) y testigo (T) durante los años 2019 y 2021. .. 75

Figura 4.1: A) tasa de aparición foliar y B) tasa de elongación foliar de plantas de *Paspalum notatum* y *Sorghastrum setosum* creciendo en cámara de cultivo a 7, 10, 15, 20 y 24 °C de temperatura durante 29 días consecutivos para cada temperatura. En el eje de las abscisas se muestran las temperaturas de crecimiento. En el eje de las ordenadas en (a) se indica el número de hojas producidas por días y en (b) el crecimiento en milímetros por día de las hojas creciendo bajo cada temperatura. Los cuadrados llenos representan a *Paspalum notatum*, los cuadrados vacíos a *Sorghastrum setosum*. Las barras verticales representan +/- un error estándar respecto a la media de cada variable de cada especie en cada temperatura. Los cuadros insertados resumen las regresiones lineales obtenidas para cada especie. Los asteriscos indican la significancia en las pendientes ($p < 0,001$). α indica diferencias entre pendientes ($p < 0,001$). 99

Figura 4.2: Modelo de a) Filocrono, b) Tasa de aparición foliar y c) Vida media foliar de *Paspalum notatum* (línea continua) y *Sorghastrum setosum* (línea discontinua) usando el promedio de las temperaturas mensuales históricas de los últimos 52 años registrados en la estación meteorológica de la EEA INTA Colonia Benítez. 100

ÍNDICE DE IMAGENES

Imagen 2.1: A) Ubicación de las parcelas experimentales sobre un stand de pastizal dominado por <i>Sorghastrum setosum</i> en la Estación Experimental del INTA de Colonia Benítez (27°18' S; 58°56' O) y B) distribución de las parcelas experimentales: en blanco las del tratamiento sin matas (SM), en rojo sin intermata (SI) y en negro las del tratamiento testigo (T). Paolo Sussini a partir de Google Earth, imagen de septiembre del 2018.	34
Imagen 3.1: Fotografías de las parcelas de los tratamientos testigo (T), Corte en invierno (CI) y Corte en verano (CV) tomadas el día 23/07/2020, donde se observa que las únicas parcelas pastoreadas fueron las del tratamiento CV.....	60
Imagen 4.1: A) Fotografía de la cámara de cultivo controlado desarrollada para el experimento, expuesta en el Stand de la EEA INTA Colonia Benítez en la Expo Ganadera organizada por la Sociedad Rural de Resistencia entre los días 11/08/2022 y 14/08/2022. B) Pantalla de monitoreo y programación in situ de las variables controladas dentro de la cámara de cultivo. C) Data logger sin su caja protectora programado para el registro en la nube de la temperatura y humedad relativa. D) Captura de la pantalla de un celular en donde se observan en el gráfico superior (D) los registros de temperatura (rojo), humedad relativa (azul) e índice térmico (amarillo) dentro de la cámara de cultivo cada 1 hora. En el gráfico inferior (E) se muestra el promedio diario de los mismos parámetros, y a diferencia del gráfico superior, la temperatura se indica con barras de color verde.	94
Imagen 4.2: Recolección y propagación del material vegetal. A) recolección de plantas, B) macollo de <i>Paspalum notatum</i> , C) macollo de <i>Sorghastrum setosum</i> y D) Speedling con plantines de ambas especies en invernáculo.	95

ABREVIATURAS

ANVA: Análisis de la varianza (Analysis of variance)

kg C.ha⁻¹.año⁻¹: kg de carbono por hectárea por año

kg MS ha⁻¹.año⁻¹: kilogramo de materia seca por hectárea por año

kg: kilogramo

kg. ha⁻¹: kilogramo de materia seca por hectárea

m: metro

m²: metro cuadrado

mm: milímetro

MS: Materia Seca

NDVI: Índice de vegetación de diferencia normalizada (Normalized difference vegetation index)

°C: grados Celsius

PB: Proteína Bruta

Pp: Precipitaciones

PPNA: Producción primaria neta aérea

m. s. n. m.: metros sobre el nivel del mar

RESUMEN

El objetivo de la presente tesis es evaluar los efectos de la competencia y la defoliación sobre la productividad y la composición botánica de dos estratos estructurales (matas de paja y tapiz intermata) en un pastizal dominado por paja amarilla y analizar el papel de las variables morfogénicas de las especies dominantes de ambos estratos en las decisiones de manejo del pastizal. Estimamos en campo la productividad primaria neta aérea (PPNA), la composición botánica y el porcentaje de biomasa verde de ambos estratos en respuesta a la coexistencia y a la época de defoliación. Los resultados revelaron que existe competencia y facilitación en diferentes momentos del año y que las épocas de disturbios ocasionaron diferentes respuestas de los estratos. La remoción de las matas y las defoliaciones aumentaron la PPNA anual, el porcentaje de biomasa verde y la riqueza de la intermata. Sin embargo, los cortes en verano y la ausencia de disturbios aumentaron la PPNA invernal en ambos estratos más que los cortes en invierno y que las remociones. Asimismo, estimamos la temperatura base de crecimiento (8,11 °C y 7,45 °C), el filocrono (125 GD y 500 GD), la tasa de aparición foliar (0,008 y 0,002 hojas.GD⁻¹), la vida media foliar (650 GD y 1450 GD) y la tasa de elongación foliar (0,80 y 0,76) para *Paspalum notatum* (dominante en la intermata) y *Sorghastrum setosum* (mata dominante) respectivamente. En conclusión, las interacciones de competencia y facilitación, así como el momento en el que se realizan los cortes sobre el pastizal, provocan cambios en la dinámica de crecimiento de los estratos. Estos hallazgos nos permiten desarrollar estrategias de manejo que maximicen la PPNA de nuestros sistemas ganaderos cuidando el desarrollo del estrato más deseable del pastizal.

Palabras claves: Coexistencia, corte en invierno, corte en verano, fisonomía, Chaco húmedo.

ABSTRACT

The aim of this thesis is to assess the effects of competition and defoliation on the productivity and botanical composition of two structural strata (bunches and inter-bunch carpet) in a grassland dominated by paja Amarilla and to analyze the role of morphogenetic variables of the dominant species of both strata in grassland management decisions. We conducted field estimations of aboveground net primary productivity (ANPP), botanical composition, and the percentage of green biomass for both strata in response to coexistence and defoliation timing. The results revealed the presence of both competition and facilitation at different times of the year, with disturbances causing varied responses in the strata. Removal of bunches and defoliation increased annual ANPP, the percentage of green biomass, and inter-bunch richness. However, summer cuts and the absence of disturbances enhanced winter ANPP in both strata more than winter cuts and removals. Furthermore, we estimated the base growth temperature (8.11°C and 7.45°C), phyllochron (125 GD and 500 GD), leaf appearance rate (0.008 and 0.002 leaves.GD⁻¹), leaf lifespan (650 GD and 1450 GD), and leaf elongation rate (0.80 and 0.76) for *Paspalum notatum* (dominant in inter-bunch) and *Sorghastrum setosum* (dominant bunches) respectively. In conclusion, the interactions of competition and facilitation, along with the timing of cuts in the grassland, induce changes in the growth dynamics of strata. These findings allow us to develop management strategies that maximize ANPP in our livestock systems while preserving the development of the most desirable stratum in the grassland.

Keywords: Coexistence, winter cutting, summer cutting, physiognomy, Humid Chaco.

CAPITULO 1: La competencia y la defoliación como modeladores de la estructura de los pastizales tropicales

1.1 Distribución de los pastizales en el mundo

Los pastizales cubren gran parte de la superficie terrestre y están adaptados a diferentes climas y regiones (Lieth & Whittaker, 1975). A lo largo de los años, este bioma fue definido de diferentes maneras (Coupland, 1979; Suttie et al., 2005; Boval & Dixon, 2012). Una definición aceptada es que son biomas que tienen al menos un 10% de cobertura vegetal, están dominados o co-dominados por Poáceas y otras plantas herbáceas y su superficie está libre de agua al menos en algún momento del año. Pueden incluir un dosel de una sola capa de árboles o arbustos con menos del 10 % de cobertura y 5 m de altura (en climas templados) o menos del 40 % de cobertura y 8 m de altura (en climas tropicales) (Dixon et al., 2014). Los pastizales cubren alrededor del 37 % del área terrestre (Loveland et al., 2000; Conant, 2010; O'Mara, 2012). Se encuentran pastizales en todos los continentes y latitudes, por lo que se observa una gran variabilidad climática entre regiones. Esto determina similitudes y diferencias tanto en los factores que moldean la estructura de la vegetación como en su Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) (Lieth & Whittaker, 1975; Lauenroth, 1979; Olson et al., 2001; Yang et al., 2008). Así, se diferenciaron 9 tipos de formaciones vegetales distintas incluidas en el bioma pastizal (Dixon et al., 2014), basados en la clasificación internacional de la vegetación (Faber-Langendoen et al., 2014) y las ecorregiones del mundo (Olson et al., 2001; ver Apéndice 1) (Cuadro 1.1).

Cuadro 1.1: Superficie estimada de los 9 tipos de formaciones vegetales (Dixon et al., 2014) y el número de regiones con ese tipo de formación vegetal. El asterisco (*) indica el tipo de formación vegetal predominante en la región donde desarrolle esta tesis.

Tipo de formación vegetal	Superficie (km ²)	N° de Regiones	Clima Koppen
Matorrales, pastizales y sabanas de tierras bajas tropicales	13.227.843	27	Tropical
Pastizales templados, prados y matorrales	8.109.284	37	Templado
Matorrales y praderas semidesérticas frescas	5.662.546	23	Seco
Matorrales semidesérticos cálidos y pastizales	3.047.749	6	Seco
Matorrales alpinos, herbazales y pastizales	3.010.764	17	Continental
Matorrales mediterráneos, pastizales y praderas herbáceas	1.598.913	13	Seco
Matorrales montanos tropicales, pastizales y sabanas	595.048	17	Seco
Pantano tropical de agua dulce, praderas húmedas y matorrales *	467.162	3	Tropical
Pastizales, praderas y matorrales boreales	245.263	2	Polar
Total	35.964.571	145	






La región del planeta con mayor superficie ocupada por pastizales es el continente africano en donde crece el 31 % de los pastizales del mundo, seguido por Eurasia con 29 %, Sudamérica con 15 %, Norteamérica con 12 % y Oceanía con 11 %.

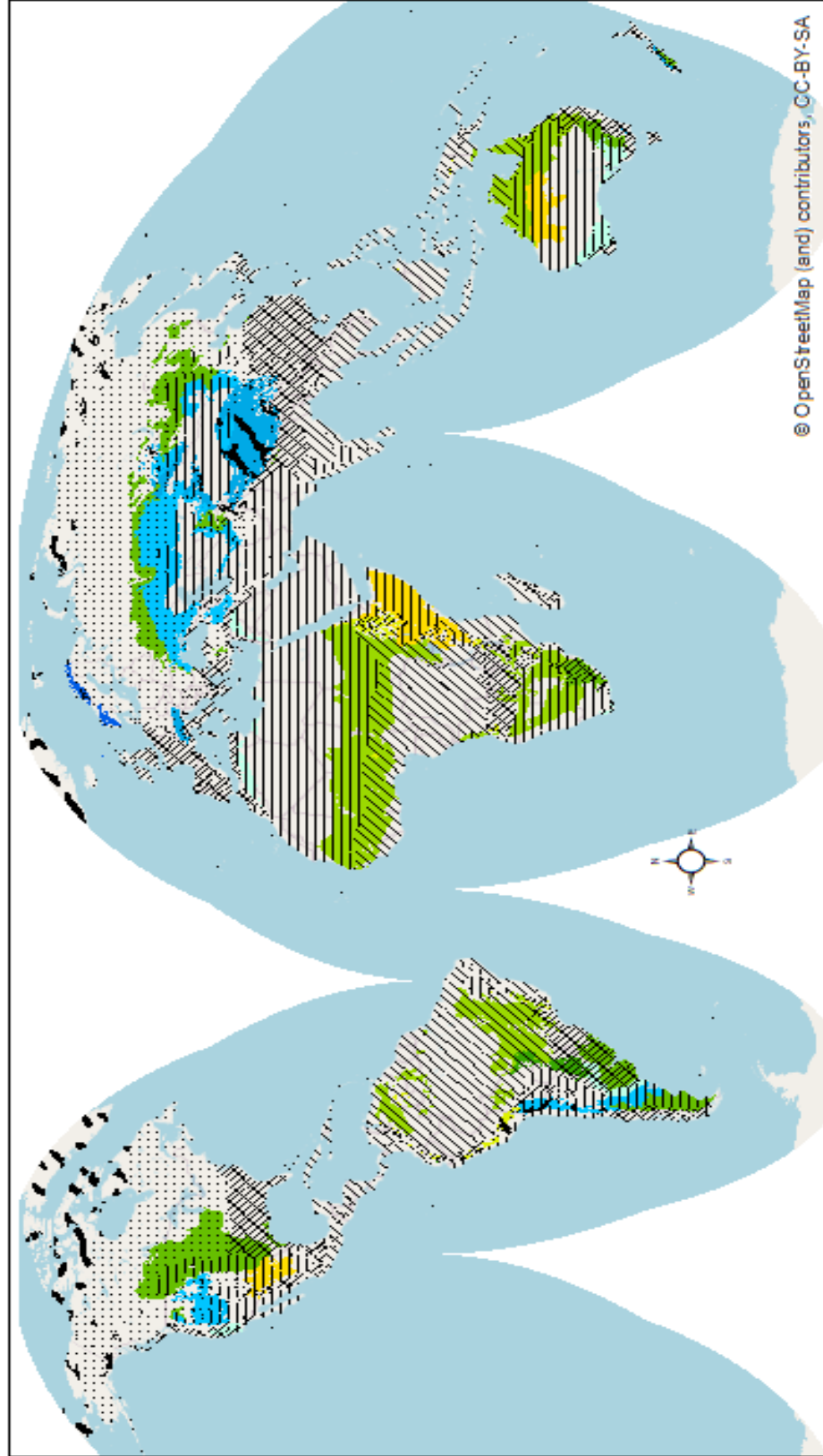
Superponiendo el mapa de Dixon et al., (2014) con el de los grupos climáticos de Köppen (Kottek et al., 2006), se observa que la mayor proporción de pastizales se desarrolla en climas áridos (44 %). Éstos, sumados a los pastizales de climas continental y polar, constituyen el 76 % de los pastizales del mundo y son en general poco productivos (Lieth & Whittaker, 1975). Por otro lado, el restante 24 % se desarrolla en climas tropicales y templados con altas precipitaciones anuales y mejores condiciones de temperatura para las plantas. Sudamérica es el único subcontinente que presenta mayor proporción de pastizales tropicales y templados (74 %) que áridos, continentales o polares. Por el contrario, en los demás continentes y subcontinentes las regiones áridas, continentales y polares son las que albergan a la mayoría de los pastizales. Por esa razón, como la PPNA de los pastizales depende en gran medida de la disponibilidad de agua para las plantas (Sala et al., 1988; McNaughton et al., 1991; Yang et al., 2008) y de las temperaturas (Still et al., 2003; Javadian et al., 2020), los pastizales sudamericanos se encuentran entre los más productivos del mundo (Figura 1.1).

Tipos de estructuras

	Pantano tropical de agua dulce, praderas húmedas y matorrales		Matorrales montañosos tropicales, pastizales y sabanas		Matorrales y praderas semidesérticas frescas
	Pastizales templados, prados y matorrales		Matorrales y pastizales semidesérticos cálidos		Matorrales alpinos, herbazales y pastizales
	Matorrales, pastizales y sabanas tropicales de tierras bajas		Matorrales mediterráneos, pastizales y praderas herbáceas		Pastizales, praderas y matorrales boreales

Grupos climáticos de Köppen

	Tropical		Continental
	Árido		Polar
	Templado		



Autor: Sussini, Paolo. A.
 Elaborado a partir de Dixon et al., 2014
 Proyección: Goode Homolosine
 Fecha de confección: 10/2/2024

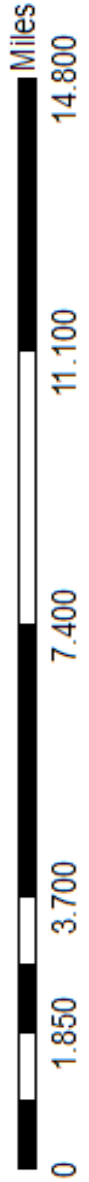


Figura 1.1: Mapa mundial de la distribución de 9 estructuras de los pastizales de Dixon et al. (2014) y la distribución de los grupos climáticos de Köppen (Kottek et al., 2006).

1.2 Panorama global de la producción de carne sobre pastizales húmedos

Cada vez más superficies de pastizales son reemplazadas por cultivos para cubrir la creciente demanda de alimentos (Ramankutty et al., 2008). Un informe de las Naciones Unidas de 2022 (UN, 2022) predice que para el año 2050 la población mundial será de 9,7 mil millones de habitantes. A su vez, debido al crecimiento demográfico y al aumento de la riqueza y de la esperanza de vida, se estima que para esa época la demanda mundial de alimentos aumentará en un 60 % (Alexandratos & Bruinsma, 2012). Al ritmo de tal aumento de la demanda general de alimentos crece también la demanda de carne, y con ella su producción (Ritchie & Roser, 2019). Para sostener esta creciente producción de carne se emplea el 77 % de la producción agrícola como alimento para animales de granja (Ritchie & Roser, 2013). Por lo tanto, para aumentar la producción agrícola se avanza sobre selvas y pastizales de zonas fértiles, ya que son aptas para los cultivos (Oldeman, 1991; Ritchie & Roser, 2019). El problema se agudiza si consideramos que los suelos en todo el mundo están bajo amenaza debido a diferentes factores antrópicos y ambientales (Montanarella et al., 2015). Actualmente los países más vulnerables frente a la degradación de las tierras cultivables son también los mayores productores de alimentos (Právālie et al., 2021). Esta situación potencia la búsqueda de nuevas tierras cultivables, volviéndose una amenaza de destrucción y desplazamiento de los hábitats naturales.

El principal problema del aumento de la producción ganadera global es la degradación de los pastizales a causa del sobrepastoreo (Oldeman, 1991; Asner et al., 2004). Esto ocurre cuando la capacidad de carga, entendida como la cantidad de animales que el ambiente es capaz de soportar, se ve excedida por la carga animal (Suttie et al., 2005). Entre el 2001 y el 2015 disminuyó el 27 % de las áreas con pastizales principalmente en Europa y

el sureste de Brasil debido a la conversión a tierras agrícolas o urbanas. Por otro lado, en Sudán-Sahel y algunas partes de Sudamérica aumentó el 15 % de las áreas con pastizales debido al cambio climático, aunque presentan una gran variabilidad interanual en su productividad (Piipponen et al., 2022). Por otro lado, la capacidad de resiliencia de un pastizal está estrechamente relacionada a la disponibilidad de agua y a los regímenes de disturbios (Buisson et al., 2019). En este punto, los pastizales tropicales y templados húmedos de Sudamérica se ven favorecidos al disponer de una alta resiliencia, permitiendo sostener altas cargas durante determinados períodos de tiempo (Fischer et al., 2019; Buisson et al., 2021; Piipponen et al., 2022).

Si bien los propósitos de explotación de los pastizales alrededor del mundo son diversos, principalmente son utilizados como fuente de alimento para animales domésticos (Kruska et al., 2003; Kitzes et al., 2007; Boval & Dixon, 2012; O'Mara, 2012). La producción animal sobre pastizales depende en gran medida de factores como la PPNA (McNaughton et al., 1991; Oesterheld, 1992), la calidad del forraje verde (Irisarri et al., 2014, 2022), la acumulación de biomasa seca en pie (Cingolani et al., 2005), la estacionalidad de la producción (Golluscio et al., 2015) y el tipo de sistema productivo (Ash et al., 1997; Kruska et al., 2003). A su vez, todos estos factores están estrechamente relacionado a las precipitaciones y su distribución a lo largo del año debido a que influyen en gran medida en la PPNA y su estacionalidad (Sala et al., 1988; Yang et al., 2008; Golluscio et al., 2015). La variabilidad interanual de la PPNA supone un importante factor ambiental que limita la producción ganadera a campo (Irisarri & Oesterheld, 2020; Irisarri et al., 2022).

Para reducir los efectos negativos tanto de la variabilidad intraanual como de la interanual de la PPNA, se emplean estrategias de manejo y de insumos que ayudan a sostener

una producción animal estable en el tiempo (Boval & Dixon, 2012). En climas húmedos, una estrategia muy extendida para amortiguar la variabilidad intra y/o interanual de la PPNA es la suplementación con alimentos derivados de la agroindustria (Ash et al., 1997). Esta forma de producción se denomina "mixta", ya que más del 10 % de la materia seca con la que se alimenta a los animales proviene de subproductos agroindustriales de cultivos, por lo cual más del 10 % del valor total de la producción proviene de actividades no ganaderas. En estos sistemas los animales se alimentan de los pastizales y de alimentos agroindustriales a lo largo de su vida, alternando la importancia relativa de cada uno en determinados momentos (Kruska et al., 2003). En algunos casos también se utiliza el riego como forma de estabilizar la producción de forraje y cultivos (Derib et al., 2011). Sin embargo, particularmente en África y Sudamérica alrededor del 50% de la superficie ganaderas dependen principalmente de los pastizales de secano como fuente de alimentos (Kruska et al., 2003) (Figura 1.2).

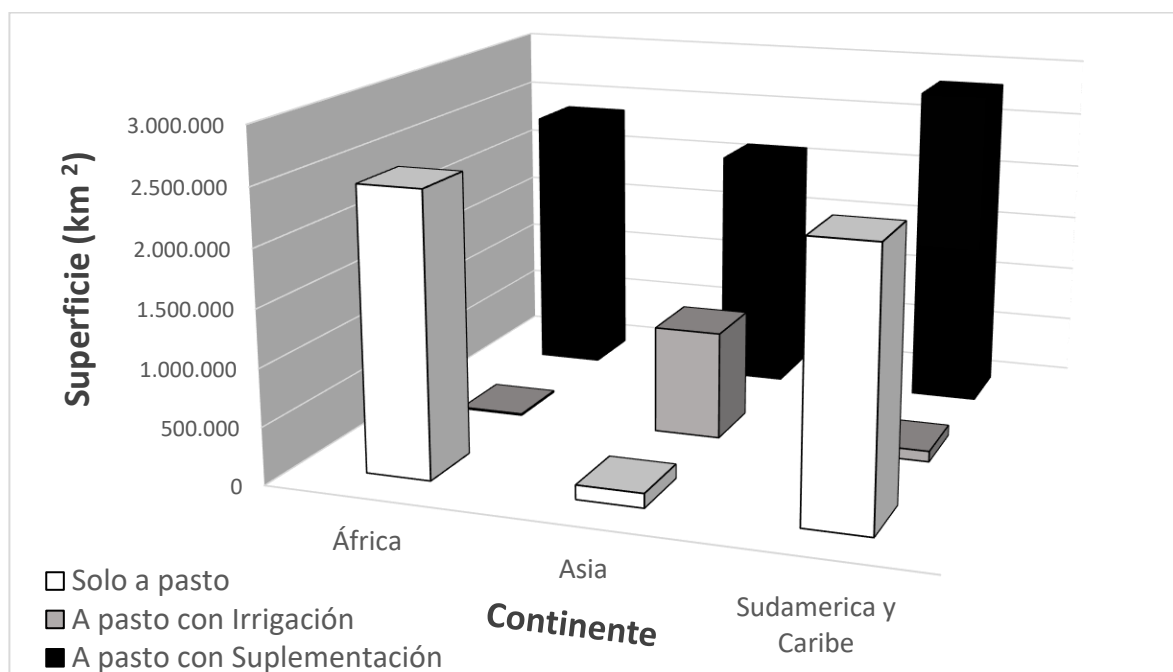


Figura 1.2: Superficies de sistemas ganaderos en pastizales húmedos a pasto, con irrigación y con suplementación en África, Asia y Sudamérica-Caribe. Se consideran regiones húmedas en donde la humedad del suelo disponible de secano es mayor que la mitad de la evapotranspiración potencial con temperaturas superiores a 5 °C durante un período de crecimiento superior a 270 días. Los

sistemas ganaderos a pasto son aquellos en donde más del 90 % de la materia seca con la que se alimenta a los animales proviene de pastizales, pastos, forrajes anuales y alimentos comprados y menos del 10 % del valor total de la producción proviene de actividades no ganaderas. Los sistemas irrigados son aquellos en los que, complementariamente a la disponibilidad del agua de lluvia, los pastos son irrigados. Por último, los sistemas con suplementación son aquellos que se desarrollan en regiones donde complementariamente se alimenta a los animales con productos o subproductos de la agricultura. Modificado por Kruska et al. (2003).

El conocimiento de los consumidores sobre el impacto de la agricultura en el ambiente inclina la balanza hacia una demanda de carnes producidas en pastizales, con poco uso de suplementos y agroquímicos (Sánchez-Sabaté et al., 2019; Biscarra-Bellio et al., 2023). Esto potencia la búsqueda de alternativas de manejo que permitan aumentar la productividad ganadera en cada ambiente, disminuyendo la dependencia de insumos externos. La energía extraída de los cultivos mejora la eficiencia trófica del ganado, aumentando el consumo de los pastos (Kucseva & Balbuena, 2003). Por otro lado, esta eficiencia trófica depende en gran medida de si se trata de pastizales de regiones húmedas o áridas, ya que, a igualdad de temperatura, los pastos de regiones húmedas suelen tener mayor calidad que los de las regiones áridas y a igualdad de humedad los pastos de regiones cálidas tienen menor calidad que los de regiones más frescas (Irisarri et al., 2014). Por estos motivos, la PPNA, la calidad y la estacionalidad de los pastos en los sistemas naturales tienen un gran impacto sobre la producción ganadera. Bajo estas circunstancias, la producción ganadera sostenible y amigable con el ambiente es clave para la conservación de los pastizales y la seguridad alimentaria.

1.3 Características de los pastizales tropicales húmedos y templados cálidos

El principal problema en los pastizales tropicales y templados para aumentar la carga animal no es necesariamente la PPNA de los pastizales, de por sí alta, sino la disponibilidad

de proteínas y la calidad forrajera de la comunidad (Irisarri et al., 2014, 2022). Históricamente los pastizales fueron desplazados por plantas leñosas, con mayor o menor intensidad, según su ubicación en un gradiente de luminosidad y de disponibilidad de agua (Lieth & Whittaker, 1975; Archer et al., 1995; Junk & da Cunha, 2012). Sin embargo, los regímenes naturales o antrópicos de disturbios como el fuego interrumpen parcialmente la invasión de las leñosas (Barbosa et al., 1999; Grime, 1998; Kunst, 2011; Preliasco, 2013) y conservan las áreas de pastizales tropicales abiertos (Ash et al., 1997; Ginzburg & Adámoli, 2005; Kunst, 2011; Buisson et al., 2019, 2021). Como contrapartida, los incendios no sólo frenan la invasión de plantas leñosas y remueven la biomasa muerta, sino que también liberan toneladas de CO₂ a la atmósfera, causando además grandes daños en la fauna (Barbosa et al., 1999; Kunst, 2011). La frecuencia con la que se dan los incendios está estrechamente relacionada con el exceso de biomasa seca que no fue consumida por los herbívoros (Barbosa et al., 1999). Esto ocurre cuando la carga animal es menor a la capacidad de carga del sitio y la biomasa muerta se acumula en los sitios menos apetecidos por los herbívoros (Amaral et al., 2012; Ash et al., 1995, Ash & Corfield, 1998; Bernardis, 1998; Carvalho de Faccio et al., 2001, 2008, 2010; Kucseva & Balbuena, 2003; Cingolani et al., 2005; Gonçalves et al., 2009; Neves et al., 2009; Kurtz, 2016; Sánchez-Sabaté et al., 2019). Por este motivo, es necesario desarrollar estrategias que aprovechen toda la biomasa producida en los pastizales, para aumentar la producción ganadera y reducir la frecuencia de incendios.

Los pastizales tropicales y templados cálidos se caracterizan por estar dominados por especies perennes de la familia de las Poáceas (Ash et al., 1995; Still et al., 2003; Dixon et al., 2014). Si bien la mayoría de las Poáceas tiene la ruta fotosintética C₃, en esa familia se encuentran la mayoría de las especies existentes con sistemas fotosintéticos C₄ (Aliscioni et

al., 2012). Las Poáceas C₄ son dominantes en los pastizales tropicales y subtropicales por tener mayor eficiencia en el uso del agua a altas temperaturas que las C₃ (Ehleringer, 1978; Still et al., 2003; Watcharamongkol et al., 2018). Estos pastizales tienen una alta PPNA (Ash et al., 1997, 2004; Luisoni, 2010; Fischer et al., 2019). Por otro lado, existen grandes diferencias en los valores nutricionales de las especies que componen a las diferentes comunidades de los pastizales tropicales (Winter et al., 1989; Kephart & Buxton, 1993; Scheirs et al., 2001; Balbuena et al., 2003; McIvor, 2007; Slanac et al., 2011). Sin embargo, en términos generales la calidad forrajera de la comunidad depende principalmente de la calidad de la especie dominante (Bernardis, 1998; Grime, 1998; Balbuena et al., 2003; Bernardis et al., 2005; Andueza et al., 2016) y las especies C₄ dominantes tienen menor relación proteína/fibra que las especies C₃ (Ash et al., 1995).

La estructura de la vegetación tiene una gran influencia sobre la calidad del forraje producido, así como en el consumo del forraje y en la ganancia de peso de los animales que pastorean los pastizales (Carvalho de Faccio et al., 2001, 2008, 2010; Gonçalves et al., 2009; Amaral et al., 2012). Es común encontrar en los pastizales diferentes estratos vegetales que cubren el suelo en diferentes proporciones (Coupland, 1979; Ash et al., 1997; Machado et al., 2013; Kurtz, 2016; Kurtz et al., 2018; Fischer et al., 2019; Tessi, 2021). Así, por ejemplo, podemos encontrar pastizales con pastos cortos, matas de paja y arbustos con patrones de distribución variable sobre la matriz del suelo. Esta heterogeneidad en la distribución espacial de los estratos se debe tanto a factores intrínsecos de la comunidad vegetal (i.e. competencia por recursos: MacDougall et al., 2009), como a factores extrínsecos a la comunidad, como los factores ambientales (disponibilidad de agua, luz y nutrientes) (Lieth & Whittaker, 1975;

Epstein et al., 1996) así como el pastoreo, entre otros (Sala et al., 1986; Sternberg et al., 2000; Fischer et al., 2019).

Entre las especies de pastos C₄ podemos encontrar diferentes arquitecturas morfológicas, como los pastos altos y los pastos cortos, asociadas a características nutricionales diferentes (Balbuena et al., 2003; Bernardis et al., 2005, 2017; Slanac et al., 2011; Mulisa et al., 2021). Las especies de pastos altos se caracterizan por tener macollos de crecimiento erecto con vainas y láminas largas, que se agrupan en matas, las cuales requieren desarrollar abundante tejido de sostén y altas concentraciones de lignina para soportar el peso de sus hojas largas. Por otra parte, las especies de pastos cortos desarrollan menos estructura de sostén y en general tienen mayores valores nutricionales que los pastos altos (Griffin & Jung, 1983; Forwood & Magai, 1992; Balbuena et al., 2003; Bernardis et al., 2017).

Los pajonales son un claro ejemplo de pastizales tropicales y templados húmedos, con dos estratos de vegetación muy diferenciados. El estrato superior, dominante, está constituido generalmente por una sola especie distribuida en parches y el estrato inferior, subordinado, está conformado por varias especies con diferentes patrones de crecimiento (Begon et al., 1986; Fuhlendorf & Engle, 2004). El estrato superior dominante está conformado por matas, cuyos macollos están estrechamente agrupados y crecen de forma vertical. Por lo general las matas de paja tienen bajos valores nutricionales, una altura superior a 1,5 m y hojas largas y finas (Griffin & Jung, 1983; Bernardis et al., 2005). En cambio, en el estrato inferior, se encuentra un grupo heterogéneo de especies de crecimiento rastrero o postrado, rizomatosas o estoloníferas, que componen el tapiz intermata (Contreras et al., 2015; Andueza et al., 2016). El nombre de tapiz intermata hace referencia a que la zona de mayor crecimiento de este estrato se encuentra entre las matas y crece subordinada a ellas

(Preliasco, 2013). Dentro de este diverso grupo, encontramos especies de mayor calidad nutricional y receptividad forrajera para el ganado que el que presentan las matas (Ash et al., 1995). Por este motivo, la receptividad de los pajonales es baja debido a la mala calidad de las matas dominantes (D`Agostini, 1997). Una alternativa para modificar esta condición es alterar el entorno mediante disturbios para mejorar las condiciones de crecimiento en beneficio de las especies más deseables (MacDougall & Turkington, 2007).

A los pajonales podemos encontrarlos tanto en las grandes planicies norteamericanas (Epstein et al., 1996; Wilmer et al., 2018), como en los pastizales tropicales africanos (Archibald & Bond, 2004), australianos (Ash et al., 1997; Ash & Corfield, 1998), asiáticos (Pemadasa, 1990; Chen et al., 2020) y sudamericanos (Massa et al., 2014; Oyarzábal et al., 2018; Fischer et al., 2019). Una comunidad bastante extendida en el continente americano en regiones húmedas tropicales y subtropicales son los pajonales de "Paja amarilla" (*Sorghastrum setosum* (Griseb.) Hitchc.). La especie *S. setosum* es perenne de crecimiento primaveral-estivo-otoñal y porte erecto que mide entre 80 y 180 cm de altura (Dávila, 1988). La comunidad de especies herbáceas que crece entre las matas de la paja dominante ("tapiz intermata") contiene otras especies de crecimiento primavero-estivo-otoñal, pero de porte postrado (Maturó et al., 2005; Neves et al., 2009; Preliasco, 2013; Kurtz et al., 2018), que presentan en general calidades superiores a las de las matas (Balbuena et al., 2003; Bernardis et al., 2005, 2017). Por su abundancia y dominancia en la intermata se destaca *Paspalum notatum* Flüggé, una especie nativa de Sudamérica que fue introducida en América del Norte y luego en el resto del mundo al inicio del siglo 20 por su valor forrajero (Gates et al., 2004). Esta estructura de la comunidad genera la oportunidad de usar los disturbios de manera que disminuyan la dominancia de las matas de *S. setosum*, mejorando las condiciones para el

desarrollo de especies más deseables como *P. notatum*. Ambas especies superponen sus áreas de distribución principalmente en la región subtropical de América del Sur (Figura 1.3).

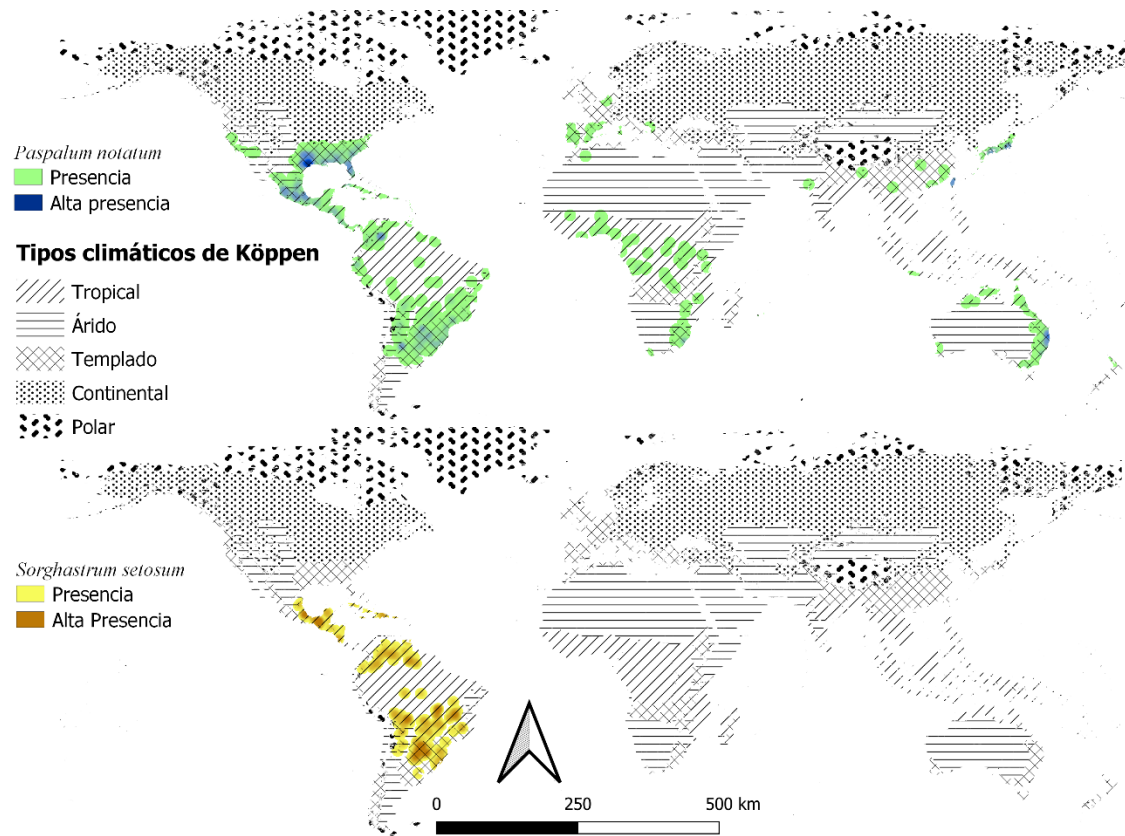


Figura 1.3: Mapas de la distribución sobre los grupos climáticos de Köppen (Kottek et al., 2006) de *Paspalum notatum* (verde y azul) con 4202 registros reportados (GBIF.org, 2023b) y *Sorghastrum setosum* (amarillo y marrón) con 397 registros reportados (GBIF.org, 2023c). Paolo Sussini, elaboración propia.

Los pulsos de disturbios (Forwood & Magai, 1992; Cuomo et al., 1998; Lemaire et al., 2009), así como la competencia por los recursos (Graham et al., 1988; Keddy & Shipley, 1989; Tilman, 1990), generan las condiciones ambientales que moldean la estructura de la vegetación hacia una fisonomía u otra (Benson & Hartnett, 2006; Neves et al., 2009; Preliasco, 2013; Kurtz et al., 2018; Wilmer et al., 2018; Fischer et al., 2019). Por esa razón esta tesis se centrará en el estudio de los efectos de la competencia y los disturbios sobre la

estructura y funcionamiento de los pajonales de la región del Chaco Húmedo (Dixon et al., 2014; Figura 1.4).

1.4 La competencia como modelador de la estructura del pastizal

La abundancia de las matas y las especies que componen la intermata puede variar entre pajonales densos, dominados por las matas de paja, y praderas de pastos cortos, dominadas por las especies rastreras de la intermata (D`Agostini, 1997; Brockway et al., 2002; Fidelis & Blanco, 2014; Oyarzábal et al., 2018). La predominancia de un estrato sobre el otro es producto de la interacción entre las especies, de las condiciones ambientales y de factores externos como los disturbios (Begon et al., 1986; MacDougall & Turkington, 2007). Así, por ejemplo, sobre un gradiente de humedad, las matas son dominantes principalmente en climas húmedos y los pastos cortos en climas más áridos (Epstein et al., 1996). Sin embargo, la dominancia de las matas en climas húmedos puede cambiar hacia praderas de pastos cortos debido al tipo y la intensidad de los disturbios (Forwood & Magai, 1992; Fuhlendorf & Engle, 2004; MacDougall et al., 2009; Fischer et al., 2019; Novak et al., 2021). Esto, sumado al programa morfogénico que les confiere a las especies capacidades competitivas diferenciales frente a determinadas condiciones ambientales (Gatti et al., 2012), influye en la plasticidad estructural de los pajonales.

Dentro de una comunidad, las especies interactúan entre sí, así como con su entorno, moldeando la estructura de la vegetación (Tilman, 1990, 2007; Tilman & Wedin, 1991). Las interacciones pueden tener consecuencias positivas, neutras, o negativas sobre el desempeño de los individuos (Begon et al., 1986; MacDougall et al., 2009). La competencia es una interacción biológica negativa que se produce entre dos o más individuos cuando un recurso necesario se encuentra en cantidades limitadas respecto a su demanda (Bazzaz, 1996). Es un

proceso activo que tiene sus efectos más importantes en la capacidad de los individuos competidores de sobrevivir, reproducirse y generar biomasa (Tilman & Wedin, 1991). Por otro lado, la mayoría de las veces la competencia entre plantas es asimétrica, es decir que uno de los estratos se ve más afectado por la presencia del otro (Begon et al., 1986; Keddy & Shipley, 1989). Los tipos de influencias pueden variar entre una interferencia directa al acceso a un recurso no limitante (competencia de interferencia) y la reducción de la disponibilidad de un recurso (competencia de explotación) (Begon et al., 1986). Un ejemplo de competencia de interferencia se da en los pajonales húmedos, en donde la luz es uno de los principales recursos que se tornan limitantes por la competencia de interferencia (Lieth & Whittaker, 1975). En estas comunidades, las matas, al ser el estrato superior, interceptan la luz antes que la intermata, disminuyendo la cantidad y la relación rojo: rojo lejano de la luz que llega a los estratos inferiores, provocando así una reducción en la PPNA y la tasa de macollaje de las plantas subordinadas (Graham et al., 1988).

La competencia interespecífica es la que ocurre entre diferentes especies dentro de la comunidad, en donde dos especies competidoras pueden coexistir en proporciones variables o una excluir a la otra bajo determinadas condiciones (Begon et al., 1986). Una de las determinantes de la coexistencia o la exclusión es la superposición de los nichos (Begon et al., 2009; MacDougall et al., 2009). Cuanto más similares sean los nichos, más probable es que la especie con mayor habilidad competitiva excluya a la otra. Una manera de evaluar dicha superposición es analizar si cada especie es capaz de utilizar todos los recursos que se liberan al eliminar a su competidora o solo una parte (Sala et al., 1989). El resultado de la competencia interespecífica puede variar a lo largo del tiempo debido al ajuste de cada población a la presencia de la otra (Tilman & Wedin, 1991). Esta interacción afecta más

severamente el crecimiento (Lemaire et al., 2009) cuanto menor sea la plasticidad morfogénica de las especies (Gatti et al., 2012, 2013).

Los procesos morfogénicos muestran plasticidad en respuesta a señales ambientales como la luz y el suministro de nutrientes (Graham et al., 1988; Wilson & Tilman, 1993). Estas respuestas a menudo están influenciadas por los vecinos y varían entre las cohortes de macollos (Gatti et al., 2012). A menudo, los macollos de mayor jerarquía restringen la respuesta de los macollos subordinados debido a la asignación preferencial de carbono y nitrógeno a los meristemas de los brotes principales, y esto va en detrimento del crecimiento de los macollos subordinados (Lemaire & Millard, 1999). Como consecuencia, el macollaje disminuye o se inhibe en condiciones de poca luz (Wilson & Tilman, 1993). Esta plasticidad juega un papel importante en la capacidad competitiva del individuo dentro del dosel (Lemaire & Millard, 1999). Estos mecanismos son determinantes de la ocupación espacial y condicionan así la futura composición florística de la comunidad vegetal (Bélanger, 1995; Gatti et al., 2013). Por estas razones, conocer las relaciones competitivas entre especies dominantes y subordinadas, y sus respectivas variables morfogénicas, resulta en información valiosa para predecir la dinámica estructural de los pastizales frente a determinadas condiciones ambientales y disturbios (fuego, pastoreo, cortes, etc.).

1.5 Los disturbios como modeladores de la estructura del pastizal

De acuerdo con el tipo, el momento y la frecuencia de los disturbios, el tapiz vegetal de los pajonales tenderá a estar dominado por matas o por pastos cortos de la intermata. Los disturbios modifican las capacidades competitivas de las plantas, disminuyendo la abundancia de algunas especies y aumentando la de otras (Wilson & Tilman, 1993;

MacDougall et al., 2009) dado que cambian las condiciones ambientales en las que normalmente crecen (Gardiner & Hassall, 2008) generando así nuevas condiciones para la competencia (Hassell, 1984; Keddy & Shipley, 1989). Estos cambios reducen la cobertura de ciertas plantas, liberando recursos que serán aprovechados por los individuos adyacentes a los más damnificados por los disturbios (Begon et al., 2009; MacDougall et al., 2009). Por otro lado, las condiciones ambientales propicias para el desarrollo de las matas y de los pastos cortos son diferentes (Epstein et al., 1996; Cuomo et al., 1998). Por estos motivos, los disturbios pueden modificar la estructura de la comunidad aumentando o disminuyendo la PPNA de los estratos (Sampson & Knopf, 1994; Briske & Richards, 1995; Brockway et al., 2002; Archibald & Bond, 2004; Ash et al., 2004; Pavlovic et al., 2011; Novak et al., 2021).

Un buen ejemplo de disturbio, que ocurre de forma tanto natural como antrópica a lo largo de la historia, es el de los incendios, que en la actualidad son ampliamente utilizados por los ganaderos como herramientas para manejar la estructura del tapiz vegetal (Fuhlendorf & Engle, 2004; Kunst, 2011; Preliasco, 2013). Los incendios cambian las condiciones ambientales del pastizal removiendo la biomasa aérea, promoviendo principalmente el rebrote de las especies ya establecidas y en menor medida la germinación del banco de semillas del suelo (Benson & Hartnett, 2006). Bajo estas condiciones, el tapiz vegetal responde ajustando la dinámica sucesional hacia comunidades compuestas por especies más competitivas en esas condiciones (Begon et al., 2009; MacDougall et al., 2009). Por lo tanto, las especies tolerantes a los incendios se verán beneficiadas con las quemadas, mientras que las que no lo son se verán perjudicadas (Barbosa et al., 1999; Kunst, 2011).

El pastoreo es otra forma de disturbio que tiene un alto impacto sobre la estructura de la vegetación por diferentes razones. Por un lado, la distribución del pastoreo sobre el tapiz

vegetal es irregular, ya que está influenciada por factores como la estructura de la vegetación, distancia a dormideros, sombra y agua, calidad del forraje y factores sociales de la manada (Sala et al., 1986; Tallowin et al., 1995; Sowell et al., 2000; Fuhlendorf & Engle, 2004; Cingolani et al., 2005; Fischer et al., 2019). Otros factores del pastoreo que repercuten en la dinámica de la estructura de la vegetación son la selectividad en el consumo de ciertas especies forrajeras, la distribución de las excreciones y el pisoteo (Carvalho de Faccio et al., 2001; Gonçalves et al., 2009). En estas condiciones, las especies evasoras o tolerantes al pastoreo se ven beneficiadas por la remoción de los vecinos que reciben una mayor presión de pastoreo (Tallowin et al., 1995; Sowell et al., 2000; Sternberg et al., 2000; Fischer et al., 2019).

Un tipo adicional de disturbio son los disturbios mecánicos, que involucran el uso de maquinarias agrícolas como herramientas para modificar la estructura del tapiz vegetal. El corte por medio de desmalezadoras es quizás el disturbio mecánico que aporte más beneficios debido a que mejoran la riqueza de la comunidad y a la vez no liberan grandes cantidades de CO₂ a la atmósfera (Forwood & Magai, 1992; Briske & Richards, 1995; Luisoni, 2010). Sin embargo, el impacto que tiene en la PPNA y en la fenología de la comunidad varía en relación con el momento de su aplicación (Smith, 1960). De forma similar a lo que ocurre con el pastoreo, donde ciertas especies se ven mayormente defoliadas por la preferencia animal, la altura y la frecuencia de los cortes tienen un efecto selectivo sobre la estructura de la vegetación (Bricca et al., 2020). Esto es así porque a una misma altura de corte el porcentaje de biomasa removida es mayor en los pastos altos como las matas que en los pastos cortos de la intermata (Mueggler, 1967; Forwood & Magai, 1992; Fidelis & Blanco, 2014). Aunque es difícil de implementar a gran escala por sus costos y por la heterogeneidad topográfica del

terreno, los cortes mecánicos son una buena alternativa para manejar la biomasa forrajera del tapiz vegetal en muchas circunstancias. Alternativamente, en menor medida, se han ensayado disturbios que involucran el manejo del agua superficial (Aiello & Marino, 2015) o insumos químicos como herbicidas (Tommasone, 2006) que buscan aumentar la cobertura de las especies rastreras en detrimento de las matas.

Sea cual fuere el tipo de disturbio del que se trate, la época del año en que ocurra reviste una importancia fundamental. En efecto, existe una relación entre la dinámica de la estructura de la comunidad y el estado fenológico en el que se encontraban las plantas al momento en el que ocurrieron los disturbios (Howe, 1994; Pavlovic et al., 2011). Muchas especies de estas comunidades son mayormente afectadas si los disturbios suceden poco antes o durante su pico de floración (Howe, 1994; Benson & Hartnett, 2006; Preliasco, 2013). Teniendo en cuenta que las especies dominantes en los pajonales son Poáceas C₄ que florecen a medida que los días se van alargando (Nelson & Moser, 1994; Craine et al., 2012), los disturbios que sucedan durante esta época disminuirán la dominancia de estas especies sobre las subordinadas (Mueggler, 1967; Preliasco, 2013; Novak et al., 2021). Por ejemplo, de forma intencional se realizan quemas, generalmente en parches, sobre los pajonales a la salida del invierno o en menor medida durante el verano (Howe, 1994; Cuomo et al., 1998; Archibald & Bond, 2004). En el primer caso, la quema se realiza con el propósito de reducir la biomasa muerta en pie para mejorar la entrada de luz al canopeo, induciendo así el rebrote primaveral de los pastos desde el comienzo de la estación húmeda (Benson & Hartnett, 2006; Buisson et al., 2019; Fidelis & Blanco, 2014). En el segundo caso, las quemas se realizan en verano, ya que existen indicios que sugieren que las quemas ese momento afectarían en mayor medida a las especies dominantes dando lugar al crecimiento a las especies

subordinadas (Archibald & Bond, 2004; Benson & Hartnett, 2006; Fidelis & Blanco, 2014; Novak et al., 2021). Algunos autores recomiendan las quemas estivales como alternativa para modificar la estructura de la comunidad desde un pajonal denso hacia un tapiz de pastos cortos de mayor calidad y diversidad florística (Balbuena et al., 2003; Preliasco, 2013; Fidelis & Blanco, 2014; Novak et al., 2021). Sin embargo, realizar quemas durante el verano en los años de sequía entraña grandes riesgos potenciales debido a la gran cantidad de biomasa combustible disponible y a las altas temperaturas (Cuomo et al., 1998; Barbosa et al., 1999; Fidelis & Blanco, 2014).

1.6 La morfogénesis y su relación con la PPNA de los pastizales

La morfogénesis es el desarrollo de las partes de una planta en el espacio, en donde la forma que finalmente tome resultará del crecimiento de las distintas partes a partir de los meristemas y su actividad coordinada (Lemaire & Millard, 1999). La velocidad con la que se desarrolla el programa morfogenético de cada planta determina su tasa de crecimiento y por ende el éxito o fracaso en su establecimiento sobre su nicho (Gatti et al., 2013). Los rasgos morfogenéticos como la tasa de aparición foliar, el filocrono, la tasa de elongación foliar, la vida media foliar (Lemaire & Agnusdei, 2000) y la tasa de aparición de macollos (Hirata & Pakiding, 2002) tienen consecuencias en las interacciones competitivas entre especies coexistentes (Tallowin et al., 1995). Estas variables determinan la velocidad del desarrollo del área foliar y posteriormente la intercepción de la luz fotosintéticamente activa (Bélanger, 1995), la cual en los climas tropicales y templados cálidos es un recurso por el que existe mucha competencia (Lieth & Whittaker, 1975; Lauenroth, 1979; Epstein et al., 1996).

Conocer las variables morfogénicas y cómo éstas son afectadas por las condiciones ambientales, resulta fundamental para determinar los manejos más adecuados para cada especie. Por ejemplo, en especies Poáceas C_3 el período entre pastoreos debe ser menor que la vida media foliar, resultante del cociente entre el número de hojas vivas por macollo y la tasa de aparición foliar, y la duración del período de pastoreo debe ser menor al filocrono (Gatti et al., 2013). Por esa razón, el conocimiento de esas variables morfogénicas es clave para diseñar el método de pastoreo (rotativo o continuo) más adecuado para cada especie. En especies C_4 como las que nos ocupan, las relaciones no son matemáticas porque entra en consideración la acelerada pérdida de calidad asociada al desarrollo de tejido estructural de las hojas (Slanac et al., 2011) y a la expandida etapa reproductiva que tiene sus inicios a mediados de primavera a medida que los días se van alargando y finaliza a fines de otoño (Craine et al., 2012). Sin embargo, sin duda el efecto diferencial de un determinado régimen de disturbios sobre distintas componentes de la comunidad dependerá en gran medida de sus respectivas tasas de aparición y elongación foliar y de la vida media foliar de las hojas. Todo lo anterior permitirá optimizar la producción y calidad de las especies deseadas en función de las condiciones ambientales. Por ende, la capacidad de competir que tengan las plantas bajo estas condiciones dependerá de la dinámica entre el crecimiento aéreo de las plantas y su interacción con los disturbios (Graham et al., 1988; Keddy & Shipley, 1989; MacDougall & Turkington, 2007; Begon et al., 2009; Lemaire et al., 2009; Gatti et al., 2012). Tal información resulta muy valiosa para lograr un mejor aprovechamiento y persistencia de las especies deseables por su dominancia o por su calidad forrajera.

1.7 Objetivos e hipótesis del trabajo

1.7.1 Objetivo general

El objetivo de la presente tesis es evaluar los efectos de la competencia y la defoliación sobre la PPNA y la composición botánica de dos componentes estructurales (matas de paja y tapiz intermata) de un pastizal dominado por paja amarilla considerando la variabilidad interanual y analizar el papel de las variables morfogenéticas de las especies dominantes de ambos estratos en las decisiones de manejo del pastizal.

1.7.2 Objetivos específicos

Objetivo 1

Determinar los efectos de la competencia entre estratos sobre la productividad primaria neta aérea (PPNA) y la composición botánica de la comunidad.

Hipótesis 1: Existiría competencia entre los dos estratos de la vegetación en pastizales biestratificados que disminuirían la PPNA del estrato subordinado y excluirían especies de la comunidad.

Predicción 1.1: Se espera que, al eliminar el estrato superior (las matas), la PPNA del estrato herbáceo inferior en los espacios de la intermata aumenten, generando a la vez un incremento en la diversidad florística. Sin embargo, se prevé que estos valores no superarán a la PPNA total del sistema sin disturbios.

Predicción 1.2: Por otro lado, al eliminar el estrato herbáceo inferior en los espacios de la intermata, aumentará la PPNA de las matas en comparación con el sistema sin disturbios, pero estos valores no superarán a la PPNA total del sistema sin disturbios.

Objetivo 2:

Evaluar los efectos de la defoliación de *Sorghastrum setosum* en verano e invierno sobre la PPNA, el porcentaje de biomasa verde y senescente de la biomasa y la composición botánica de la comunidad considerando la variabilidad interanual.

Hipótesis 1: Los cortes realizados en verano en los pastizales biestratificados tropicales húmedos, aumentaran en mayor medida que aquéllos realizados en invierno la PPNA, el porcentaje de biomasa verde y la diversidad florística anual del estrato inferior.

Predicción 1: Los cortes realizados en verano aumentan la entrada de luz y la disponibilidad de recursos edáficos en la intermata en un momento de activo crecimiento, lo cual le permite a la intermata aumentar la PPNA anual, el porcentaje de biomasa verde y la diversidad florística en mayor medida que los cortes realizados en invierno.

Hipótesis 2: Los cortes realizados en verano en los pastizales biestratificados tropicales húmedos, aumentaran la PPNA y el porcentaje de biomasa verde del estrato inferior durante otoño-invierno en mayor medida que aquéllos realizados en invierno.

Predicción 2: Los cortes realizados en verano mejoran la entrada de luz en los estratos inferiores justo antes de entrar en letargo, lo que mejora las condiciones para el rebrote de las plantas de los estratos inferiores hacia el otoño, aumentando la PPNA y el porcentaje de biomasa verde invernal de la intermata en mayor medida que los cortes realizados en invierno.

Hipótesis 3: Los cortes realizados en verano en los pastizales biestratificados, aumentarán la PPNA y el porcentaje de biomasa verde durante otoño-invierno en el estrato superior más que con los cortes realizados en invierno.

Predicción 3: Los cortes realizados en verano favorecen más a la PPNA y al porcentaje de biomasa verde invernal de las matas que aquéllos realizados en invierno debido a que reducen la proporción de macollos florales y la biomasa muerta acumulada en las matas durante el período de activo crecimiento.

Objetivo 3:

Cuantificar las variables morfogenéticas de *Sorghastrum setosum* y *Paspalum notatum* y analizar las implicancias que tienen sobre las decisiones de manejo del pastoreo.

Hipótesis: Las especies del estrato inferior en pastizales biestratificados (o las especies estoloníferas o de similar morfología), tendrán variables morfogenéticas más compatibles con una alta tasa de crecimiento que las especies del estrato superior (o las especies cespitosas).

Predicción: Los macollos de *Paspalum notatum*, al ser una especie estolonífera, producen una mayor cantidad de hojas por unidad de tiempo que los macollos de *S. setosum*, por lo que tendrán un filocrono más corto, una mayor tasa de aparición foliar y una menor vida media foliar.

1.8 Descripción del sitio de estudio

El sitio de estudio está ubicado en la porción de la provincia fitogeográfica Chaqueña correspondiente al Chaco Húmedo dentro de la Provincia fitogeográfica Chaqueña, perteneciente a la unidad fisonómica – florística “Mosaico de Bosque de xerófitas, de mesófitas, Sabana y Selva de albardón” (Oyarzábal et al., 2018). Junto al Pantanal, son las dos formaciones que constituyen los pantanos tropicales de agua dulce de Sudamérica, los cuales se extienden sobre un área de 467162 km² (Figura 1.4) (Olson et al., 2001; Dixon et

al., 2014; Oyarzábal et al., 2018) (Cuadro 1.1). Los pantanos tropicales sudamericanos se caracterizan por la presencia de pajonales, compuestos principalmente por matas que están rodeadas por especies de menor tamaño que generalmente tienen mejores valores nutricionales para el ganado. Los pastizales del Chaco húmedo están compuestos principalmente por especies del orden Poales (D`Agostini, 1997; Bernardis, 1998; Maturó et al., 2005; Machado et al., 2013; Contreras et al., 2015). Entre ellas se destacan las 468 especies de Poáceas registradas en los pantanos tropicales de agua dulce de todo el mundo (GBIF.org, 2023a). Factores climáticos, topográficos y edáficos generaron diferentes tipos de comunidades de pastizales que muchas veces están dominadas por Poáceas C₄ que forman matas llamadas vulgarmente como “pajas” (D`Agostini, 1997).

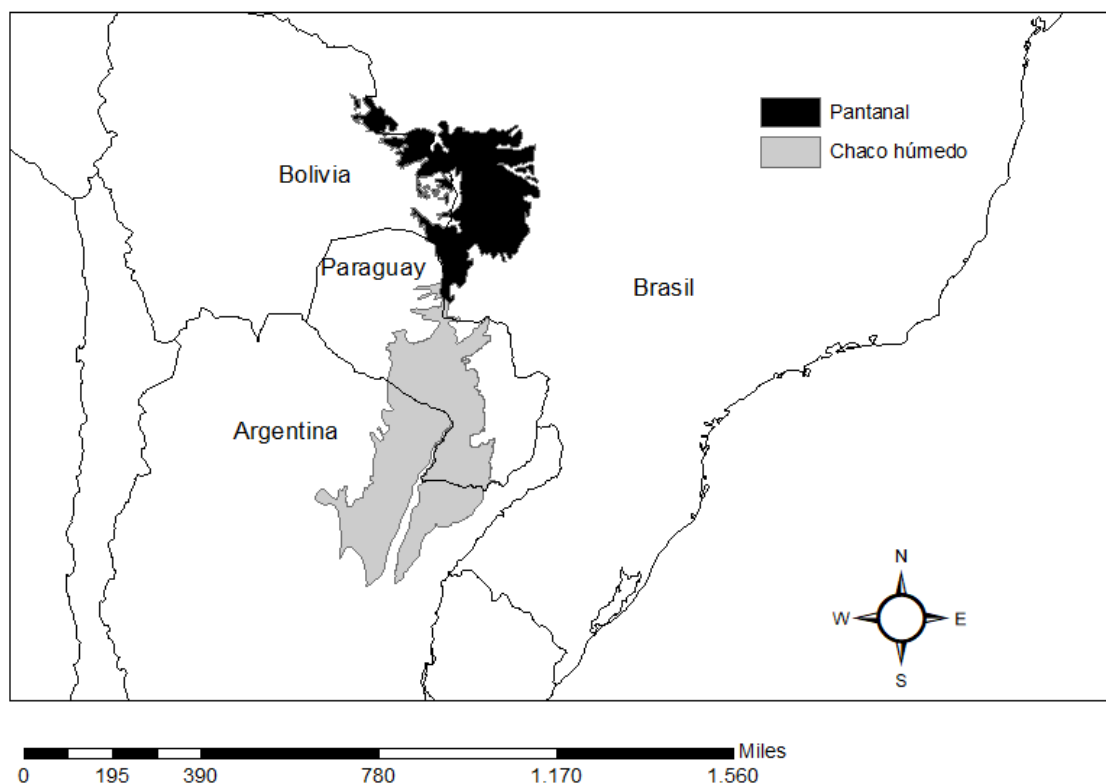


Figura 1.4. Pantano tropical de agua dulce, praderas húmedas y matorrales. En negro la región del Pantanal y en gris la región del Chaco húmedo. Modificado de Dixon et al. (2014). Proyección Goode Homolosine. Paolo Sussini, elaboración propia.

La producción media de los pastizales tropicales húmedos se encuentra entre los 5900 y los 7300 kg MS.ha⁻¹.año⁻¹, siendo mayor que la de los pastizales templados, cuya PPNA ronda los 3500-6500 kg MS.ha⁻¹.año⁻¹ (Sala et al., 1988; D`Agostini, 1997; Oyarzábal, 2022). En términos de la cantidad de carbono (C) que es acumulado por la vegetación, se estima que en los pastizales tropicales húmedos se capturan entre 800 a 1500 kg C.ha⁻¹.año⁻¹ y en los templados entre 600 a 900 kg C.ha⁻¹.año⁻¹ (Javadian et al., 2020). Sin embargo, la receptividad animal de los pastizales subtropicales está por debajo de la de los pastizales templados (Vecchio et al, 2008; Kurtz et al, 2018; Pizzio et al, 2021). Factores como la calidad del forraje verde (Irisarri et al. 2014), la acumulación de biomasa seca en pie (Cingolani et al., 2005) o la estacionalidad de la producción (Golluscio et al., 2015) pueden llegar a tener más importancia que la PPNA como controles de la densidad animal (Golluscio et al., 2015). El valor nutricional de los pajonales del Chaco húmedo es máximo en primavera y luego disminuye a medida que las plantas maduran, aumentando el contenido de lignina y disminuyendo el de proteínas (Sampedro et al., 2004). El problema alcanza su mayor magnitud durante el invierno, cuando el contenido de proteína bruta desciende al 4-6 % (Slanac et al., 2011) y la digestibilidad in vitro al 25,3 % (Bernardis, 2005). Dicha caída del valor forrajero invernal es más pronunciada debido a la mala calidad de las matas de la especie dominante y la casi despreciable presencia de especies de crecimiento invernal (Rossengurtt, 1979). La escasa calidad y la alta estacionalidad de la producción forrajera, provoca el deterioro de la productividad del rodeo al disminuir la fertilidad de las vacas, que llegan al servicio con baja condición corporal (Boetto & Melo, 2004). Por otro lado, algunas de las especies de la intermata, como *Paspalum notatum*, que crecen como co-dominantes en estos ambientes, presentan mejores valores nutricionales y alta PPNA forrajera (Balbuena et al., 2003; Bissio, 2014).

En las últimas décadas en Argentina, el desplazamiento de la ganadería hacia el noreste del país aumentó la presión de pastoreo sobre los pastizales naturales (Milano, 2011). En esta zona, las existencias ganaderas se concentran principalmente sobre la región húmeda (SAGyP, 2022). Actualmente, el 15 % del stock nacional se encuentra en las provincias que comparten parte de esta región, principalmente en sistemas de cría (SAGyP, 2022). Se estima que en la región la superficie ganadera es del 66 %, cubierta en un 93,5 % por pastizales naturales y un 6,5 % con pasturas implantadas (Oyarzábal, 2022). Los pastizales son la principal fuente de alimento para el ganado bovino en la región (Bernardis, 1998; Islam & Hirata, 2005; Luisoni, 2010; Santos et al., 2013). Teniendo en cuenta que el mayor factor de degradación de los pastizales es el sobrepastoreo (Oldeman, 1991) y que a su vez están experimentando una disminución de su PPNA (Irisarri & Oesterheld, 2020), probablemente el aumento de la presión de pastoreo sea responsable de las consecuencias negativas sobre la productividad y la sostenibilidad de los sistemas ganaderos.

1.9 Estructura de la tesis

Capítulo 1: La competencia y la defoliación como modeladores de la estructura de los pastizales tropicales. Objetivos e hipótesis.

Capítulo 2: Competencia por interferencia entre los principales estratos de un pajonal dominado por *Sorghastrum setosum* (Griseb.) Hitchc.

Capítulo 3: Efectos de la defoliación sobre los principales estratos del pastizal en momentos de letargo y de activo crecimiento.

Capítulo 4: Variables morfogénicas de las especies clave de dos estratos de un pajonal subtropical – Su implicancia en las decisiones de manejo del pastizal.

Capítulo 5: Discusión general.

CAPITULO 2: Competencia por interferencia entre los principales estratos de un pajonal dominado por *Sorghastrum setosum* (Griseb.) Hitchc.

2.1 Introducción

Las especies que crecen dentro de una comunidad interactúan entre sí, lo cual resulta clave tanto para la estructura como para la organización de estas comunidades vegetales (Hassell, 1984). Estas interacciones pueden tener consecuencias positivas, neutras o negativas sobre el desempeño de los individuos (Bazzaz, 1996). Tal vez una de las interacciones más importantes sea la de competencia, definida como la interacción biológica negativa que se produce entre dos o más individuos cuando un recurso necesario se encuentra en cantidades limitadas respecto a las demandas de los organismos (Hassell, 1984; Keddy & Shipley, 1989). La competencia es un proceso activo que tiene sus efectos más importantes sobre la capacidad de los individuos competidores de sobrevivir, reproducirse y generar biomasa (Begon et al., 1986). Los tipos de efectos de un individuo sobre otro pueden variar entre una interferencia directa al acceso a un recurso (competencia de interferencia) y la reducción de la disponibilidad de un recurso (competencia de explotación) (Begon et al., 1986). La competencia es intraespecífica cuando ocurre entre miembros de la misma especie e interespecífica cuando ocurre entre miembros de diferentes especies. A escala de población, la competencia interespecífica influye sobre la dinámica de ambas poblaciones y puede afectar desde la distribución espacial hasta la evolución de las especies, según la escala de tiempo considerada (Begon et al., 2009; MacDougall et al., 2009).

Dos poblaciones de especies competidoras pueden coexistir en proporciones variables o una de ellas excluir a la otra bajo determinadas condiciones ambientales de acuerdo con el grado de diferenciación de sus nichos y las diferencias entre sus habilidades

competitivas. La exclusión competitiva es una de las principales amenazas a la persistencia de las especies y será más probable cuanto más superpuestos estén los nichos y cuanto más difieran en sus habilidades competitivas (Begon et al., 2009; MacDougall et al., 2009). En cambio, cuanto más diferentes sean los nichos y más parecidas las habilidades competitivas, más complementarias serán y mayor será la probabilidad de coexistencia. Finalmente, cuando interactúan dos poblaciones con nichos ecológicos y habilidades competitivas similares (situación cercana al punto 0,0 de la Figura 2.1), el desalojo de una u otra dependerá de la densidad de individuos con la que inicien la interacción ambas (Figura 2.1).

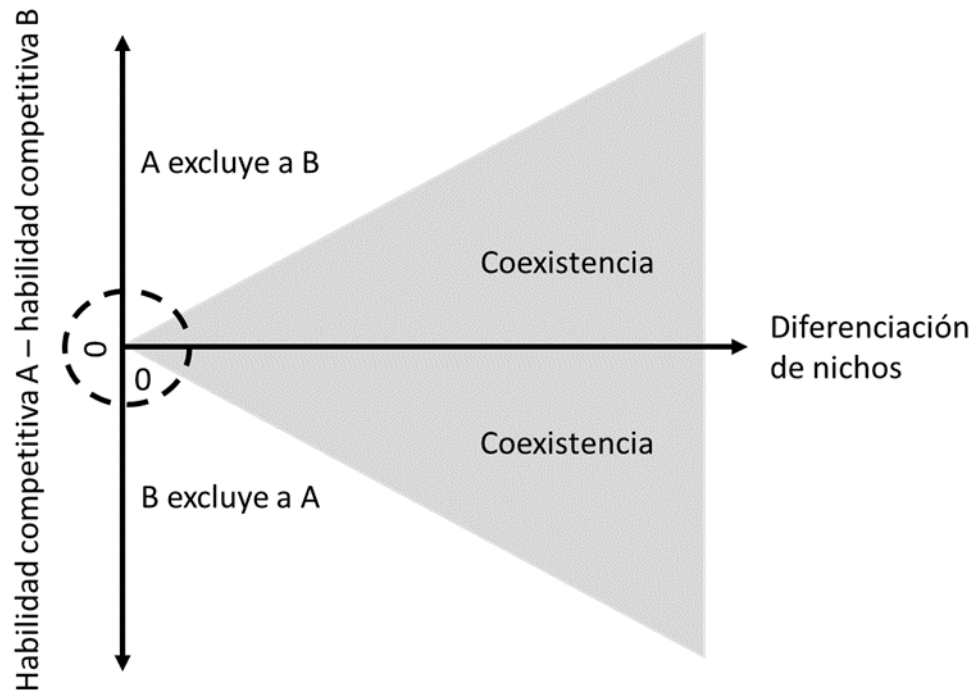


Figura 2.1: Resultados posibles de la interacción competitiva entre dos poblaciones (A y B). Exclusión de una o la otra, coexistencia y exclusión condicional de la que tiene menor densidad poblacional (situación cercana al punto 0,0 dentro del círculo punteado). Adaptado de Begon et al. (2009) y MacDougall et al. (2009).

El resultado de esta interacción puede variar a lo largo del tiempo debido al ajuste de cada población a la presencia de la otra. Un rasgo muy frecuente de la competencia

interespecífica es la asimetría, que se da cuando las consecuencias no son iguales para ambas poblaciones (Begon et al., 1986). Por otra parte, las relaciones competitivas entre poblaciones pueden verse modificadas por los disturbios, ya sea morigerando la superioridad de la especie más competitiva en esas condiciones o exacerbándola, según la especie más competitiva sea la más o la menos afectada por el disturbio, respectivamente (Wilson & Tilman, 1993).

En los pastizales coexisten diferentes estratos como árboles, arbustos, hierbas, pastos altos erectos y pastos cortos de crecimiento rastrero. En una resolución poco detallada, el patrón de distribución de los diferentes estratos está marcado por las precipitaciones y las temperaturas (Lieth & Whittaker, 1975). Por ejemplo, los pastizales dominados por pastos altos se encuentran principalmente en regiones húmedas donde coexisten con pastos cortos subordinados que son menos eficientes en la competencia por la luz (Epstein et al., 1996). Asimismo, la abundancia de Poáceas C_3 o C_4 depende principalmente de la temperatura, ya que las plantas C_3 predominan en regiones frías y las C_4 en regiones cálidas (Still et al., 2003; Watcharamongkol et al., 2018). En los pastizales tropicales húmedos coexisten especies C_4 de pastos altos dominantes y pastos cortos subordinados (Carvalho de Faccio et al., 2001; Neves et al., 2009; Herrera et al., 2014; Contreras et al., 2015; Fynn et al., 2015; Arthan et al., 2022). La dominancia de uno u otro estrato depende del régimen y tipo de disturbios, así como de las capacidades competitivas de las especies (MacDougall et al., 2009; MacDougall & Turkington, 2007; Fischer et al., 2019).

En general las matas de pastos altos tienen menores valores nutricionales para el ganado que los pastos cortos debido a su mayor proporción de tallos y tejidos de sostén con altas concentraciones de lignina (Bernardis, 1998, 2005, 2017; Hempson et al., 2015; Kurtz, 2016; Dato & Mullik, 2020; Thapa et al., 2021). La dominancia de las matas sobre las

especies de la intermata tiene consecuencias negativas sobre la productividad ganadera debido a que los bajos valores nutricionales que aportan están por debajo de los requerimientos de los animales (Griffin & Jung, 1983; Mathis et al., 2000; Fynn et al., 2015; Andueza et al., 2016; Thapa et al., 2021).

La dominancia de las matas de pastos altos disminuye la diversidad florística de la intermata por efecto de la supresión del crecimiento de las especies de la intermata, lo cual tiene consecuencias negativas sobre la fauna silvestre (Thapa et al., 2021; Pérez & Aldabe, 2022). El régimen habitual de disturbios, como las quemas a la salida del invierno y el pastoreo continuo, hace que los pastos altos vuelvan a ser dominantes en pocos años (Fuhlendorf & Engle, 2004; Fidelis & Blanco, 2014; Hempson et al., 2015; Novak et al., 2021). Pese a la importancia global y local del problema, no se ha dilucidado aún si existe o no competencia entre ambos estratos, así como tampoco la simetría o asimetría de esa competencia. No está claro si la competencia es por interferencia o por explotación y si se mantiene a lo largo de todo el año. Por último, tampoco existe evidencia que indique si ambos estratos comparten la totalidad de los recursos o sólo una parte. Este capítulo intentará echar luz sobre algunas de esas cuestiones.

2.2 Objetivo

Determinar los efectos de la competencia entre estratos sobre la Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) y la composición botánica de la comunidad.

Hipótesis 1: Existiría competencia por luz y nutrientes entre los dos estratos de la vegetación en pastizales biestratificados que disminuirían la PPNA del estrato subordinado y excluirían especies de la comunidad.

Predicción 1.1: Se espera que, al eliminar el estrato superior (las matas), la PPNA del estrato herbáceo inferior en los espacios de la intermata aumenten, generando a la vez un incremento en la diversidad florística. Sin embargo, se prevé que estos valores no superarán a la PPNA total del sistema sin disturbios.

Predicción 1.2: Por otro lado, al eliminar el estrato herbáceo inferior en los espacios de la intermata, aumentará la PPNA de las matas en comparación con el sistema sin disturbios, pero estos valores no superarán a la PPNA total del sistema sin disturbios.

2.3 Materiales y Métodos

2.3.1 Sitio de estudio

El experimento fue realizado en ausencia de pastoreo sobre un stand de pastizal dominado por *Sorghastrum setosum* de la EEA INTA Colonia Benítez (Chaco - Argentina) (27°18' S; 58°56' O). Las precipitaciones medias fueron de 1262 mm anuales, concentradas alrededor del 70 % en los meses de octubre a marzo. La temperatura media anual fue de 21,5 °C, con una máxima media de 27,1 °C en el mes de enero y una mínima media de 15,8 °C en julio (Datos climáticos de la estación meteorológica de la EEA INTA Colonia Benítez para el período 1968-2019) (Figura 2.2).

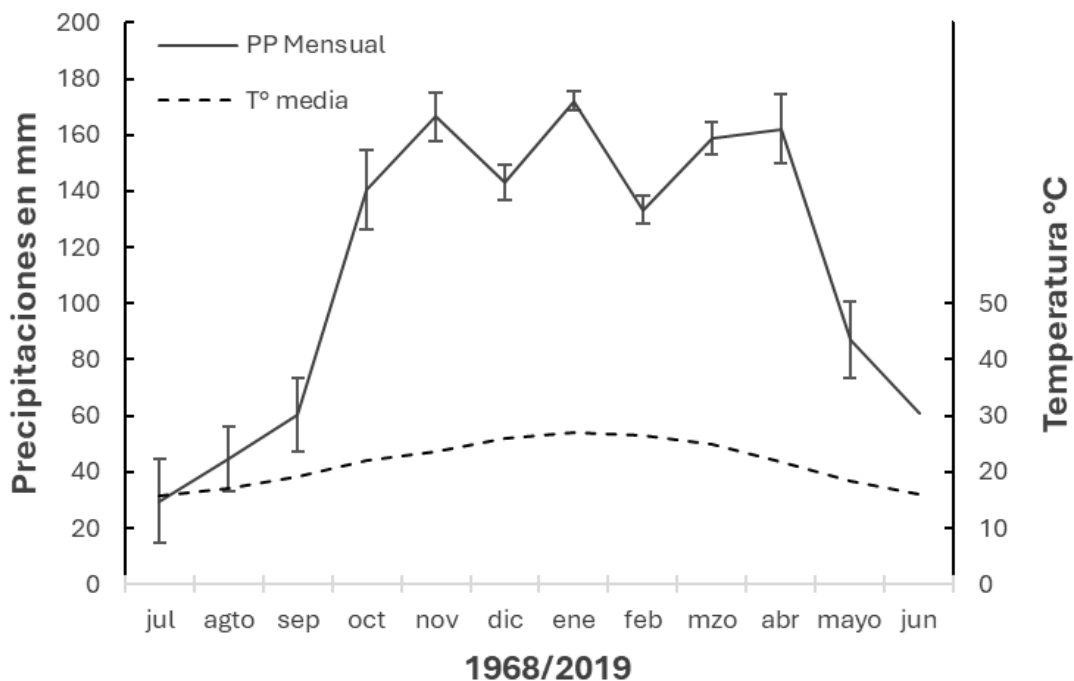


Figura 2.2: Climograma de Colonia Benítez. La línea continua gris indica las precipitaciones promedio (± 1 desvío estándar) para cada mes entre los años 1968 y 2019. La línea discontinua indica la temperatura promedio diaria para cada mes.

El suelo del sitio experimental corresponde a la serie Tragadero, el cual es de origen aluvial de permeabilidad moderada a lenta, drenaje imperfecto, anegable y con mediano contenido de materia orgánica (Ledesma & Zurita, 1995). Durante el desarrollo del experimento, las precipitaciones fueron superiores al promedio histórico en ambos semestres de 2019 e inferiores en el último semestre, entre otoño e invierno de 2020 (Figura 2.3).

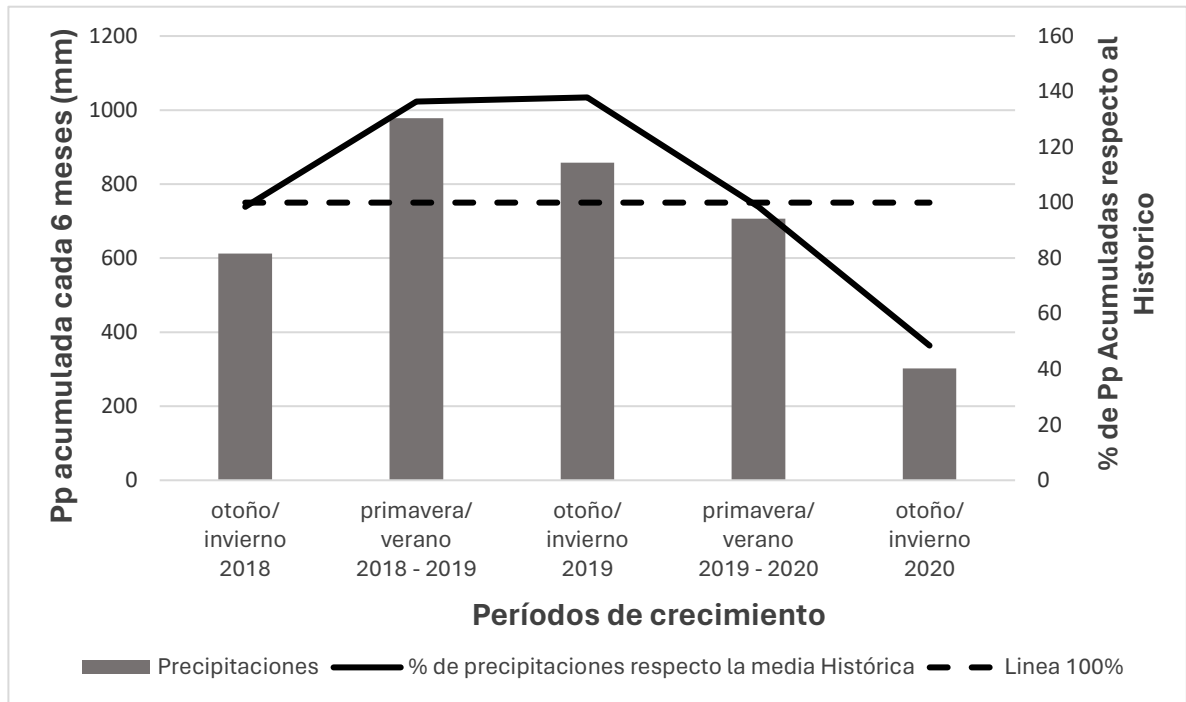


Figura 2.3: Precipitaciones acumuladas de los períodos de crecimiento durante el desarrollo del experimento. Las barras grises representan las precipitaciones acumuladas durante otoño-invierno y primavera-verano desde el 2018 al 2020. La línea sólida representa el porcentaje de precipitaciones acumulada respecto al promedio histórico. La línea discontinua indica el 100 % de las precipitaciones acumuladas respecto a la media histórica. El promedio histórico de las precipitaciones acumuladas fue calculado con datos de la estación meteorológica de la EEA INTA Colonia Benítez tomados desde 1968 al 2021.

2.3.2 Diseño Experimental

Se realizó un experimento tendiente a evaluar el cambio en la PPNA de la comunidad y de sus dos estratos en respuesta a la eliminación de cada uno de ellos y el cambio en la diversidad florística del estrato intermata ante la eliminación de las matas (el estrato de matas tuvo la misma composición florística con y sin intermata: *Sorghastrum setosum*). Se utilizó un diseño completamente aleatorizado en campo con 3 tratamientos: Sin Mata (SM), Sin intermata (SI) y Testigo (T), con $n = 5$. Se utilizaron parcelas de 100 m^2 de pastizal en ausencia del pastoreo de herbívoros domésticos. Con el fin de disminuir la heterogeneidad ambiental de la comunidad debido al relieve y el microclima, se instalaron las parcelas en los

lugares donde convivían *Sorghastrum setosum* y *Paspalum notatum* Flügge, los cuales cubrían alrededor del 50 % y el 26 % de la superficie respectivamente de las parcelas al inicio del experimento (Imagen 2.1). Durante el mes de julio del 2018 se eliminaron todas las matas de *S. setosum* de las parcelas del tratamiento “SM” por medio de cortes con motoguadaña equipada con sierra circular. Posteriormente se aplicó glifosato con una concentración del 0,03 % sobre el rebrote de las matas cuando alcanzaron tamaños de entre 30 y 40 cm de altura sobre el suelo. La aplicación se hizo con una mochila pulverizadora manual equipada con una campana antideriva. Durante el mismo período en el tratamiento “SI”, se eliminó la intermata mediante la aplicación de glifosato con la misma concentración que en el caso anterior. Para ello también se utilizó una mochila pulverizadora manual con una campana antideriva.

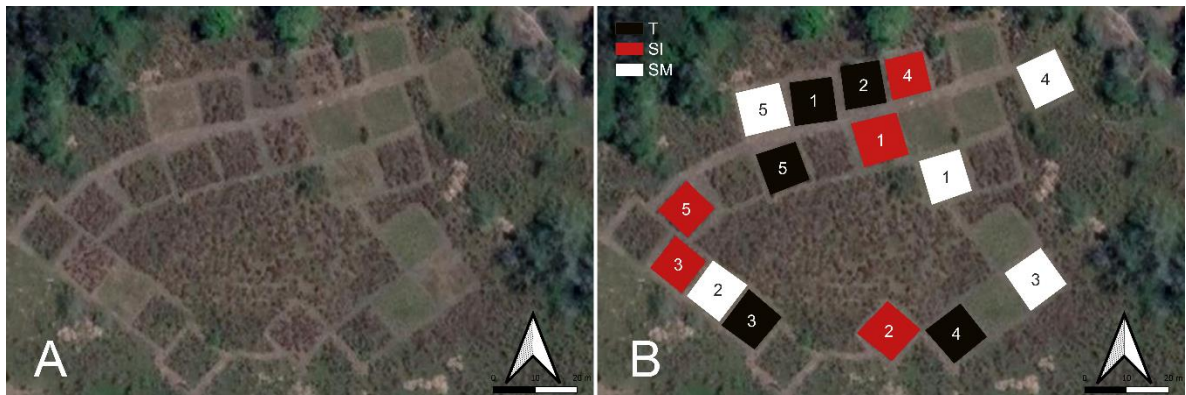


Imagen 2.1: A) Ubicación de las parcelas experimentales sobre un stand de pastizal dominado por *Sorghastrum setosum* en la Estación Experimental del INTA de Colonia Benítez (27°18' S; 58°56' O) y B) distribución de las parcelas experimentales: en blanco las del tratamiento sin matas (SM), en rojo sin intermata (SI) y en negro las del tratamiento testigo (T). Paolo Sussini a partir de Google Earth, imagen de septiembre del 2018.

Las variables de respuesta fueron la PPNA de las matas y de la intermata, la composición botánica de la intermata (salvo en las parcelas sin intermata).

2.3.3 Muestreo de biomasa

Los muestreos se realizaron en invierno (julio-agosto) y verano (febrero-marzo) entre los años 2018 y 2020. Para estimar la PPNA se recolectó de forma separada la biomasa aérea de dos estratos: por un lado, una mata entera de *Sorghastrum setosum* y por el otro los pastos circundantes, denominados matas e intermata respectivamente dentro de un cuadro de 1 m² centrado en la mata. Los sitios muestreados fueron señalizados para evitar muestrearlos nuevamente. Las muestras de cada estrato fueron separadas en biomasa verde y senescente en pie. Luego fueron secadas en estufa de circulación forzada a 70 °C hasta peso constante. Finalmente se calculó la PPNA de cada estrato a partir de los valores de materia seca (MS) de la fracción Verde (V) y Senescente (S) de la biomasa aérea por el método de cosechas sucesivas de Sala y Austin (2000).

La diferencia entre la MS de una fecha y la anterior, representa la variación de la MS de las fracciones V y S (ΔV y ΔS respectivamente). Cuando los valores de ΔV y ΔS eran positivos, la suma entre ambos fue considerada como la PPNA durante un período i de la parcela j ($PPNA_{ij}$). En el caso en que solamente ΔV fue positivo, la $PPNA_{ij}$ estuvo dada por ΔV . Por último, cuando ΔV era negativa y ΔS positiva, se consideró como $PPNA_{ij}$ a la suma algebraica entre ΔV y ΔS , pero solo cuando la misma fue positiva (Sala & Austin, 2000) (Cuadro 2.1).

Cuadro 2.1: funciones para calcular la PPNA en los casos en que las diferencias de las fracciones verdes (ΔV) y senescente (ΔS) son positivas (+) o negativas (-), dónde i representa el período de crecimiento y j las parcelas.

Cálculo de PPNA	
Si ΔV^+ y ΔS^+	$\Rightarrow PPNA_{ij} = \Delta V^+ + \Delta S^+$
Si ΔV^+ y ΔS^-	$\Rightarrow PPNA_{ij} = \Delta V^+$
Si ΔV^- y ΔS^+	$\Rightarrow PPNA_{ij} = (\Delta V^- + \Delta S^+)^+$

En las parcelas testigo, la PPNA total del sistema fue calculada como la suma de la PPNA de la mata y de la intermata. La PPNA anual se calculó como la sumatoria de las $PPNA_{ij}$ durante un año.

La eficiencia de cada estrato en el uso de los recursos liberados al remover al otro se calculó como la proporción del aumento en la producción de la forma de vida que no fue removida respecto a la misma creciendo en coexistencia, sobre la producción de la otra forma de vida que crece en coexistencia en las parcelas control donde ninguna de las dos formas de vida fue removida (Sala et al., 1989).

$$E = (\alpha - \beta) / \delta$$

E: Eficiencia de uso de los recursos liberados.

α : Productividad del estrato creciendo sin competencia.

β : Productividad del mismo estrato creciendo bajo competencia.

δ : Productividad del otro estrato creciendo bajo competencia.

2.3.4 Registro de la composición botánica

Con el propósito de evaluar los efectos de los tratamientos sobre la composición botánica de la intermata, se realizaron censos en las parcelas durante verano e invierno. Aquellas especies que no pudieron ser identificadas a campo fueron herborizadas y fotografiadas para su identificación en el Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE). La composición botánica de las parcelas y su cobertura fueron registradas sobre una superficie de 1 m² por el método de Braun-Blanquet (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974). Este método consiste en asignar a cada especie un valor que describe su cobertura – abundancia y sociabilidad (Cuadro 2.2).

Cuadro 2.2: Escala de abundancia-cobertura y sociabilidad de Braun-Blanquet

Escala Braun-Blanquet	Significado
r	Un solo individuo, cobertura despreciable
+	Más de un individuo, cobertura muy baja
1	Cobertura menor del 5%
2	Cobertura del 5 al 25%
3	Cobertura del 25 al 50%
4	Cobertura del 50 al 75%
5	Cobertura igual o superior al 75%

Las variables fueron transformadas a una escala numérica (modificada por Batista et al., 2014): $r \rightarrow 0,1$; $+ \rightarrow 0,5$; $1 \rightarrow 2,5$; $2 \rightarrow 15$; $3 \rightarrow 35$; $4 \rightarrow 65$ y $5 \rightarrow 85$. Luego, se estimaron los valores de riqueza, equitatividad y diversidad de Shannon – Weaver usando las ecuaciones que se detallan en la Cuadro 2.3.

Cuadro 2.3: Ecuaciones para el cálculo de Riqueza (r), Equitatividad (Eq) y diversidad de Shannon – Weaver (H'). Ln = Logaritmo natural; i = cada especie; s = número total de especies; P_i = Abundancia relativa de cada especie en la comunidad.

Riqueza (r)	Equitatividad (Eq)	Diversidad de Shannon (H')
$r = N^\circ \text{ especies}$	$Eq = H' / \ln(r)$	$H' = -\sum_{i=1}^s p_i \times \ln p_i$

2.3.5 Análisis de los datos

El modelo lineal utilizado para realizar las comparaciones de PPNA anual fue $Y_{ik} = \mu + \tau_i + \varepsilon_{ik}$, con donde Y_{ik} es la PPNA promedio anual del tratamiento i en la parcela k, μ es la PPNA promedio anual del sistema, τ_i es el efecto i-ésimo del tratamiento i y ε_{ik} es el error aleatorio asociado a cada observación Y_{ik} . Se utilizó el mismo modelo estadístico tanto en las comparaciones de la PPNA total de los tres tratamientos, como en las comparaciones de la PPNA de las matas entre el tratamiento sin intermata y el testigo, y de la intermata del tratamiento sin matas y el testigo.

El modelo estadístico utilizado para comparar la PPNA total del sistema y de los estratos entre los tratamientos durante primavera-verano y otoño-invierno fue $Y_{ijk} = \mu + \tau_i + \beta_j + \tau_i \times \beta_j + \varepsilon_{ijk}$ donde Y_{ij} corresponde al valor observado de la PPNA del tratamiento i en la época j en la parcela k , μ es la media general, τ_i es el efecto del i -ésimo tratamiento, β_j es el efecto de la j -ésima época, $\tau_i \times \beta_j$ es la interacción entre el tratamiento i y la época j y ε_{ijk} es el error aleatorio asociado a la observación Y_{ijk} . Se utilizó el mismo modelo estadístico tanto en las comparaciones de la PPNA total de los tres tratamientos, como en las comparaciones de la PPNA de las matas entre el tratamiento sin intermata y el testigo, y de la intermata del tratamiento sin matas y el testigo. Todos los ANVA se realizaron mediante un modelo lineal, las pruebas de hipótesis se hicieron con $\alpha = 0,05$ y las comparaciones múltiples a posteriori se realizaron mediante el test de Tukey.

La riqueza florística, la diversidad de Shannon y la equitatividad entre el tratamiento testigo y el sin matas se compararon por medio de un ANVA utilizando un modelo lineal $Y_{ijk} = \mu + \tau_i + \beta_j + \varepsilon_{ijk}$, donde Y_{ijk} son las observaciones de riqueza, diversidad y equitatividad respectivamente del tratamiento i del año j en la parcela k , μ es la media general de cada variable, τ_i es el efecto i -ésimo del tratamiento i , β_j es el efecto del j -ésimo año y ε_{ijk} el término de error aleatorio asociado a cada una de las observaciones Y_{ijk} . Las pruebas de hipótesis se realizaron con $\alpha = 0,05$ y las comparaciones múltiples a posteriori se realizaron mediante el test de Tukey. Todos los análisis fueron realizados con el software R (R Core Team, 2022), con la función "lm" del paquete stats (R Core Team, 2022).

2.4 Resultados

2.4.1 Productividad primaria neta aérea

La remoción de las matas aumentó la PPNA de la intermata pero la misma fue inferior a la PPNA que tenían las matas del tratamiento testigo. Debido a eso, la remoción de las matas causó una reducción de la PPNA total. Por su parte, la remoción de la intermata tendió a aumentar la PPNA de las matas, pero dicho incremento no fue significativo ($p = 0,14$). Como consecuencia, la remoción de la intermata no aumentó la PPNA total (Figura 2.4).

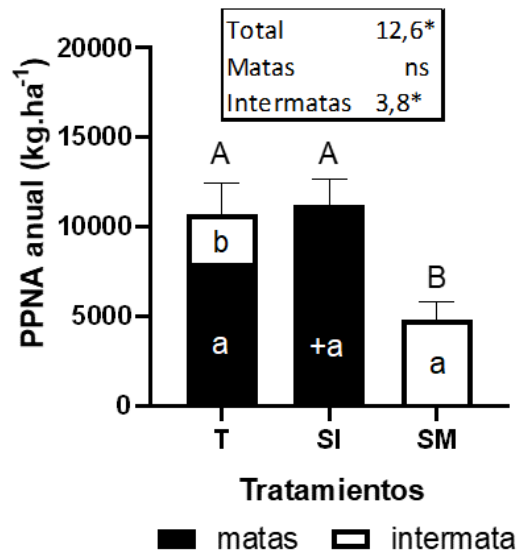


Figura 2.4: Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) anual promedio de 2 años de los tratamientos Testigo (T), Sin intermata (SI) y Sin matas (SM) respectivamente. Las barras negras y blancas representan la PPNA de las matas de *Sorghastrum setosum* y de la intermata respectivamente. Las barras apiladas del tratamiento T representa la PPNA acumulada de las matas y de la intermata. Las barras de error indican el error estándar de la PPNA acumulada en T, de las matas en SI y de la intermata en SM. Las letras mayúsculas diferentes indican diferencias estadísticas en la PPNA total del sistema (matas + intermata) ($p < 0,05$). Las letras minúsculas negras diferentes, indican diferencias estadísticas en la PPNA en la intermata ($p < 0,05$). Letras minúsculas blancas diferentes, indican diferencias estadísticas en la PPNA en la intermata ($p < 0,05$). El signo negativo (+) indica una tendencia estadística de diferencias en la PPNA con $p < 0,15$. El cuadro inserto muestra los valores de F de Snedecor y la significancia del ANVA del efecto de la remoción sobre la PPNA total, de las matas y de la intermata. Los asteriscos indican la significancia de las diferencias (ns = $p > 0,05$; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$).

Pese a que la remoción de la intermata no tuvo efectos significativos sobre la PPNA de las matas, las mismas fueron capaces de usar el 120 % de los recursos liberados por la intermata. Lo contrario ocurrió con la eliminación de las matas debido a que la intermata aumentó significativamente su PPNA, pero solo fue capaz de utilizar el 27 % de los recursos liberados por las matas (Cuadro 2.4).

Cuadro 2.4: Eficiencia de uso de recurso de las matas y de la intermata propuesto por Sala et al., (1989).

Eficiencia en el uso de los recursos liberados	
Matas	120%
Intermata	27%

Analizando lo ocurrido durante los períodos de crecimiento de primavera-verano y otoño-invierno, se encontró un efecto significativo de la interacción entre la remoción y la época ($p = 0,01$). En general, la PPNA total en los tres sistemas fue mayor durante primavera-verano que en otoño-invierno, pero los patrones de PPNA fueron diferentes en ambas estaciones. En primavera-verano se observó un patrón de crecimiento similar al que tuvo la PPNA anual, aunque en este caso, el tratamiento de remoción de la intermata tuvo una mayor PPNA total que el tratamiento testigo ($F = 9,3$; $p = 0,009$). Por otro lado, tal como ocurriera con la PPNA anual, en primavera-verano la PPNA de la intermata fue mayor en el tratamiento de remoción de las matas que en el tratamiento testigo ($F = 7,2$; $p = 0,007$), pero la PPNA de las matas de los tratamientos sin intermata y testigo no mostró diferencias estadísticas. En cambio, durante otoño-invierno, testigo tuvo una mayor PPNA total que los tratamientos sin intermata y sin mata respectivamente ($F = 30,3$, $p = 2,6e-07$) y a su vez tuvo mayor PPNA de las matas ($F = 27,7$; $p = 1,4e-07$) y la intermata ($F = 6,5$; $p = 0,01$) (Figura 2.5).

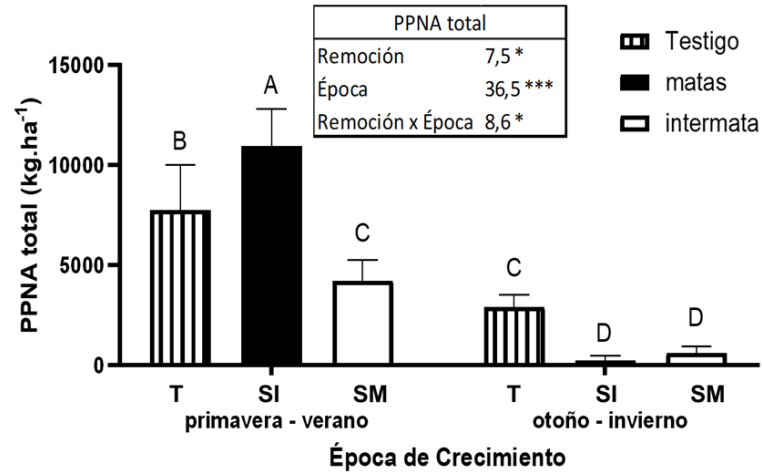


Figura 2.5: Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) total estacional promedio de los tratamientos Testigo (T), Sin intermata (SI) y Sin mata (SM) desde el año 2019 al 2020. En el eje de las abscisas se ubican los tratamientos para el período de primavera-verano y otoño-invierno respectivamente. Las barras rayadas, negras y blancas representan la PPNA total de los tratamientos Testigo (matas + intermata), Sin intermata (solo matas) y Sin matas (solo intermata) respectivamente. Las barras de error indican el error estándar. Las letras distintas indican diferencias estadísticas en la PPNA total de las interacciones entre los tratamientos de remoción y las épocas con $p < 0,05$. El cuadro inserto muestra los valores de F de Snedecor y la significancia del ANVA de los efectos de la remoción, la época y su interacción sobre la PPNA total. Los asteriscos indican la significancia de las diferencias (ns = $p > 0,05$; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$).

La PPNA de las matas mostraron una alta estacionalidad tanto en coexistencia con la intermata (T) como cuando crecieron en ausencia del otro estrato (SI), sin embargo, no se encontró diferencias entre los tratamientos ni en su interacción con la época (Figura 2.6 A). Por otro lado, la intermata tuvo la mayor PPNA en ausencia de las matas (SM) durante primavera – verano, pero durante invierno la PPNA fue mayor en coexistencia con las matas (T) (Figura 2.6 B).

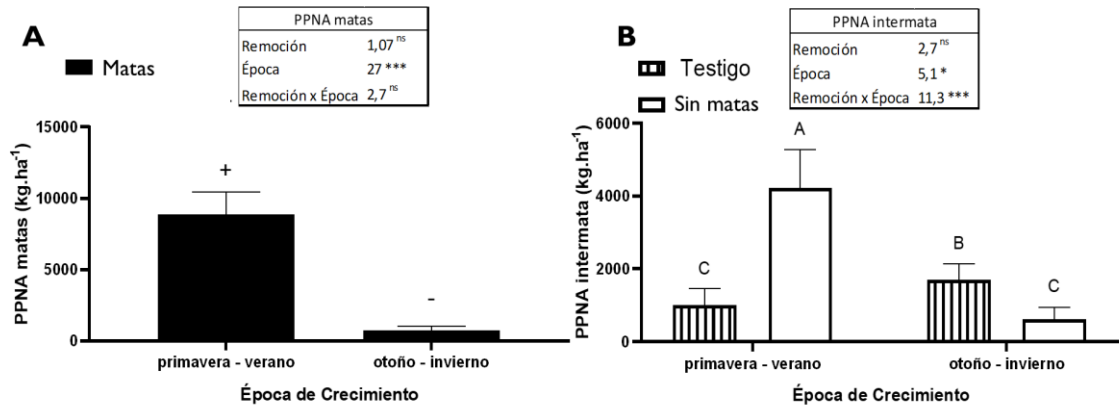


Figura 2.6: Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) promedio de las matas (A) y de la intermata (B) durante primavera - verano y otoño - invierno respectivamente desde el año 2019 al 2020. En el eje de las abscisas se ubican las épocas de crecimiento primavera-verano y otoño-invierno. Las barras negras de la figura “A” representan la PPNA promedio de las matas de los tratamientos Testigo y Sin intermata para ambas épocas de crecimiento. Las barras rayadas y blancas en la figura “B” representan la PPNA de la intermata del tratamiento Testigo y del tratamiento Sin matas respectivamente. Las barras de error indican el error estándar. Los positivo (+) y negativo (-) indican diferencias estadísticas en la PPNA de las matas entre épocas con $p < 0,0001$. Las letras distintas indican diferencias estadísticas en la PPNA de la intermata de la interacción entre los tratamientos (Testigo y Sin intermata) y las épocas con $p < 0,0001$. Los cuadros insertos muestran los valores de F de Snedecor y la significancia del ANVA de los efectos de remoción, época y su interacción sobre la PPNA de las matas en “A” y de la intermata en “B”. Los asteriscos indican la significancia de las diferencias (ns = $p > 0,05$; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$).

2.4.2 Composición florística

La riqueza y la diversidad fueron menores en 2020 respecto a 2019, tanto en las parcelas con matas como en aquellas sin matas. En cambio, la eliminación de las matas provocó un aumento de la riqueza florística ($\Delta 4$ Spp) pero no en la diversidad. Por su parte, la equitatividad no sufrió cambios entre tratamientos ni entre años por efecto de la eliminación de las matas (Figura 2.7).

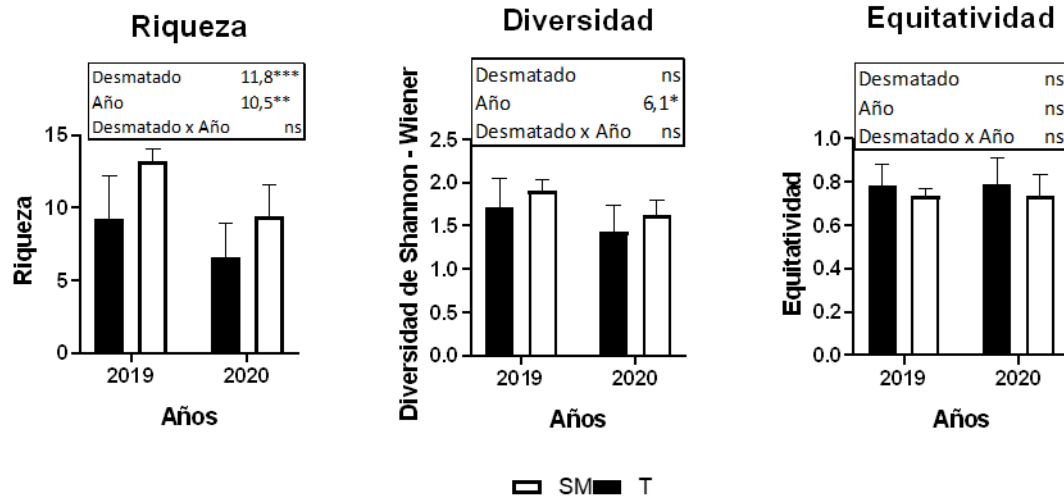


Figura 2.7: Riqueza, Diversidad de Shannon-Wiener y Equitatividad de la intermata. Las barras negras representan la intermata del tratamiento Testigo (T) y las blancas al Sin matas (SM). Las barras de error indican el error estándar. Los cuadros insertos muestran los valores de F de Snedecor y la significancia del ANVA de los efectos de la remoción de las matas (desmatado), los años y su interacción sobre la riqueza, diversidad y equitatividad respectivamente. Los asteriscos indican la significancia de las diferencias (ns = $p > 0,05$; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$).

2.5 Discusión

La remoción de las matas de *Sorghastrum setosum* produjo un aumento del 78 % en la PPNA ($T = 2708$ y $SM = 4828$ kg $MS \cdot ha^{-1} \cdot año^{-1}$) y del 43 % en la riqueza de especies ($T = 7,9$ y $SM = 11,3$ especies) de la intermata. En cambio, la eliminación de la intermata hizo que la PPNA de las matas tendieran a aumentar, pero ese aumento no fue significativo (Figura 2.4). El aumento registrado en la PPNA de la intermata al eliminar las matas, sin embargo, sólo permitió alcanzar una PPNA total menor a la mitad de la que producen los demás sistemas ($T = 10674$, $SI = 11209$ y 4828 kg $MS \cdot ha^{-1} \cdot año^{-1}$). Eso se debió a que la intermata fue poco eficiente en el uso de los recursos liberados por las matas de *S. setosum* (Figura 2.4 y Cuadro 2.4). La eliminación de las matas aumentó la PPNA de la intermata, pero a la vez redujo la producción global, mientras que la eliminación de la intermata provocó un aumento

muy marginal en la PPNA de las matas, suficiente sin embargo para mantener la PPNA total del sistema.

Los resultados apoyaron la hipótesis de que las matas y el tapiz intermata compiten. Esta competencia es asimétrica porque comparten solo una porción de los recursos que utilizan: la intermata aumento su PPNA en ausencia de las matas, pero las matas no aumentaron su PPNA en ausencia de la intermata. Sin embargo, la eficiencia de uso de los recursos liberados al remover al otro estrato fue superior para las matas, pero no aumentaron su PPNA. Las matas fueron capaces de utilizar casi la totalidad de los recursos liberados por la intermata, mientras que la intermata solo pudo usar alrededor de la cuarta parte de los recursos liberados al remover a las matas.

La PPNA anual obedeció principalmente a lo ocurrido durante la estación de crecimiento, dado que durante otoño-invierno la PPNA fue muy baja. Durante el invierno, la presencia de ambos estratos parecería tener un papel “protector” o facilitador sobre el otro. En efecto, en otoño-invierno la PPNA de las parcelas con solo uno de los estratos fue mucho menor que la de las parcelas intactas (Figura 2.2).

Los valores promedio de PPNA de las matas de *S. setosum* hallados en el tratamiento testigo (Figura 2.1), fueron similares a los $\sim 7500 \text{ kg MS.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$ reportados por D'Agostini, (1997) luego de realizar un solo corte anual. Los valores promedio de PPNA de la intermata (Figura 2.4) fueron similares a los $\sim 4500 \text{ kg MS ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$ acumulados bajo cortes trimestrales y superiores a los de la intermata ($\sim 250 \text{ kg MS.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$) bajo un solo corte anual en un pajonal dominado por *Panicum prionitis* Nees (Massa et al., 2014). La riqueza del tratamiento sin matas (Figura 2.6) fue similar a la reportada por Massa et al.

(2014) y tuvo una disminución similar a la registrada por dichos autores luego de un año en ausencia de disturbio (10 especies al inicio y 7 al siguiente año).

2.5.1 Competencia por interferencia y por explotación

En los pastizales de regiones tropicales y templadas húmedas y cálidas, donde el agua no siempre es la principal limitante, las plantas tienden a competir por la luz (Lieth & Whittaker, 1975; Epstein et al., 1996). Las asimetrías en la competencia se deben a que los estratos recurren a diferentes estrategias. Por un lado, las matas al ser el estrato superior restringen la entrada de luz a los estratos inferiores (i.e. competencia por interferencia), disminuyendo la PPNA de la intermata que crece bajo su influencia (Graham et al., 1988; Scholes & Archer, 1997). Por otro lado, la presencia de la intermata probablemente reduce el agua y/o los nutrientes disponibles para el crecimiento de las matas, limitando su PPNA (i.e. competencia por explotación) (Zhang & Schilling, 2006).

La eficiencia del uso de los recursos liberados por la ausencia del otro estrato (Sala et al., 1989) fue muy asimétrica entre estratos. Las matas produjeron el 120 % de la biomasa que la intermata produciría con esos recursos, mientras que la intermata solamente fue capaz de producir un 27 % de la biomasa que producirían las matas en las mismas condiciones. Esta mayor eficiencia de las matas podría estar explicada por una mayor densidad y profundidad de raíces (Craine et al., 2003), que les conferiría una rápida tasa de absorción de agua en los momentos de disponibilidad (Ehlers et al., 1991). En cambio, la PPNA de la intermata podría estar limitada por una falta de defoliación ya que existen evidencias que señalan que las plantas de crecimiento rastrero responden positivamente a altas frecuencia de defoliación (Briske & Richards, 1995; Fischer et al., 2019). Sucede lo contrario con la PPNA

de los pastos altos, como las matas, que, al aumentar la frecuencia de las defoliaciones, disminuyen su PPNA (D`Agostini, 1997; Cuomo et al., 1998; Fischer et al., 2019; Koncz et al., 2020).

Nuestros resultados fueron en el mismo sentido que los observados en las sabanas africanas, donde el estrato superior se ve beneficiado con la ausencia de disturbios y el estrato inferior por la remoción del estrato superior. El estrato superior se ve favorecido con la ausencia de disturbios debido a que intercepta la luz antes que el estrato inferior (competencia por interferencia). En tanto el estrato inferior recibe más energía solar y cuenta con más recursos edáficos cuando el estrato superior es removido (competencia por explotación) (Scholes & Archer, 1997). Sin embargo, en un estudio similar realizado sobre un pastizal árido de la Patagonia, se demostró que la remoción de los pastos causaba un aumento en la PPNA de los arbustos ya que aumentaba la disponibilidad de agua a mayores profundidades, pero que la remoción de los arbustos no causaba aumentos en la PPNA de los pastos (Sala et al., 1989). Estos resultados contrastan con los nuestros debido a que uno de los principales factores limitantes para el crecimiento de las plantas en los climas áridos es el contenido de humedad del suelo y no la luz (Lieth & Whittaker, 1975; Sala et al., 1988; Yang et al., 2008). En conclusión, la competencia entre estratos revela respuestas asimétricas en la eficiencia del uso de recursos. Nuestros resultados concuerdan con patrones observados en climas tropicales húmedos, pero contrastan con estudios de climas áridos donde las limitantes para el crecimiento son principalmente hídricas.

2.5.2 Facilitación entre estratos

Un hecho inesperado fue la mayor PPNA invernal de la intermata del tratamiento testigo respecto al tratamiento donde se removió a las matas. Esto pudo deberse en primer lugar a que las matas protegieron a la intermata de las heladas al cubrirlas con sus hojas largas. Esto posibilita el desarrollo de un microclima bajo el dosel con mayor humedad y temperaturas más cercanas a las del suelo (Smith, 1960; Ewing & Engle, 1988; Wan et al., 2002). El aumento de temperatura habría extendido los ciclos, anticipando las temperaturas propicias para el crecimiento al final del invierno y postergando las temperaturas desfavorables al final del otoño. Otra posibilidad es que el período de activo crecimiento se haya prolongado debido a que la competencia muchas veces retrasa el desarrollo de las plantas, desplazando el crecimiento hacia otoño (Nelson & Moser, 1994).

2.5.3 Recomendaciones

1. Se desaconseja la eliminación de las matas del sistema debido a la significativa disminución de la PPNA del sistema y la baja PPNA invernal de la intermata, lo cual supera los beneficios asociados.
2. Considerar la reducción de la dominancia de las matas como estrategia para aumentar la PPNA de la intermata.
3. Implementar disturbios controlados que modifiquen las relaciones de competencia entre las matas y la intermata, buscando conservar o aumentar la riqueza de especies.
4. Buscar un equilibrio entre mejorar la calidad forrajera del pastizal y no disminuir excesivamente su PPNA total.

Factores tales como la época en la que se realizan los disturbios y su influencia sobre los estratos se desarrollarán en mayor profundidad más adelante en esta tesis en el Capítulo 3.

2.6 Conclusiones

5. Las matas de *Sorghastrum setosum* fueron más competitivas que la intermata en ausencia del pastoreo y de disturbios.
6. La remoción de la intermata tendió a promover la PPNA de las matas y mantuvo la PPNA global anual del sistema.
7. La remoción de las matas promovió la PPNA anual de la intermata pero redujo la PPNA total del sistema.
8. El patrón anual de crecimiento obedeció a lo ocurrido con la PPNA de primavera-verano; en cambio ambas remociones redujeron la PPNA durante otoño-invierno.
9. La remoción de las matas promovió un aumento en la riqueza florística de la intermata pero no produjo cambios en la diversidad y la equitatividad.
10. Las matas son capaces de utilizar todos los recursos liberados por la eliminación de la intermata, mientras que la intermata sólo parece capaz de utilizar la cuarta parte de los recursos liberados por la eliminación de las matas en ausencia de disturbios.
11. Se hipotetiza una competencia asimétrica, donde las matas interfieren la llegada de luz a la intermata mientras que la intermata explota los mismos recursos edáficos que las matas
12. Se hipotetiza un efecto facilitador de las matas a la intermata durante la temporada otoño-invernal.

CAPITULO 3: Efectos de la defoliación sobre los principales estratos del pajonal en momentos de letargo y de activo crecimiento

3.1 Introducción

Los disturbios naturales y antropogénicos moldean la estructura y composición de las comunidades vegetales de los pastizales naturales. Los pastizales no alterados por actividades humanas, como agricultura o sobrepastoreo, se distinguen por su composición de especies perennes de vida prolongada y una elevada diversidad botánica (Veldman et al., 2015). Se ubican en lugares donde factores edáficos limitan el crecimiento de árboles y su composición botánica está moldeada por el régimen de disturbios naturales que soportan (Lieth & Whittaker, 1975; Lauenroth, 1979). En los sistemas ganaderos, el hombre utiliza diferentes tipos de disturbios para mejorar el tapiz vegetal como cortes, manejo del agua y quemas prescriptas.

Según Weaver & Grime (1980), los disturbios son aquellos factores que limitan la biomasa vegetal mediante su destrucción parcial o total, lo cual puede afectar negativa o positivamente la biodiversidad y heterogeneidad del ecosistema (Brambilla et al., 2010). Esos disturbios moldean la estructura de las comunidades vegetales, y con ello sus atributos (Heringer & Ávala Jaques, 2001; Behnke, 2021; Buisson et al., 2019). Entre esos atributos se destacan la productividad primaria neta aérea (PPNA), el porcentaje de biomasa verde y senescente de la biomasa aérea y la composición botánica. Todos estos atributos son afectados por los disturbios, ya que las plantas compiten dinámicamente por establecerse en áreas con recursos disponibles después de tales perturbaciones.

Diferentes tipos de disturbios generan distintas respuestas en el crecimiento de las comunidades (MacDougall & Turkington, 2007). Esto resulta en parte por la manera en la

que los disturbios modifican las interacciones entre las especies debido al cambio que provocan en las condiciones ambientales (Wilson & Tilman, 1993). Estos cambios impulsan a las plantas a competir por los recursos que previo al disturbio fueron limitantes, pero que luego se encuentran disponibles (Begon et al., 1986). En esta situación, las plantas que se establezcan primero obtendrán mejores condiciones para su desarrollo (Keddy & Shipley, 1989; Tilman, 1990; Gatti et al., 2013).

El origen de los disturbios puede ser antropogénico, como es el caso de las quemas prescriptas o el pastoreo de animales domésticos (Sternberg et al., 2000; Archibald & Bond, 2004), o natural, como los incendios espontáneos (Barbosa et al., 1999; Kunst, 2011). En los sistemas ganaderos se practican diferentes disturbios como alternativa para el mejoramiento del tapiz vegetal, ya sea por métodos químicos (Tommasone, 2006), cortes mecánicos (Smith, 1960; Mueggler, 1967; Forwood & Magai, 1992; Altesor et al., 2005; Luisoni, 2010), manejo del agua (Aiello & Marino, 2015) o quemas (Barbosa et al., 1999; Archibald & Bond, 2004; Kunst, 2011). A continuación, debido a su importancia como herramientas para el manejo del tapiz vegetal en sistemas ganaderos sobre pastizales naturales, se describen las principales características de los disturbios de quema, corte mecánico y pastoreo.

La quema es el disturbio más utilizado por los ganaderos para eliminar la biomasa aérea seca en climas templados cálidos y tropicales, por tratarse de un método económico (Ash et al., 1997; Buisson et al., 2019, 2021). La época y la frecuencia de las quemas prescriptas varían de acuerdo con las condiciones socio culturales de cada región (Buisson et al., 2019). Generalmente las quemas prescriptas se realizan a la salida del invierno con la intención de remover la biomasa seca en pie para dar lugar a los rebrotes tiernos en las estaciones lluviosas de primavera y verano (Smith, 1960; Brockway et al., 2002; Kunst, 2011;

Preliasco, 2013). Sin embargo, muchas veces las frecuencias y épocas de quema difieren mucho de los regímenes naturales de incendio, generando transiciones vegetales distintas a las que comúnmente ocurren en esos lugares (Buisson et al., 2019).

Las quemas influyen sobre todos los estratos de la comunidad vegetal (pastos altos, pastos cortos, especies herbáceas y arbustos), beneficiando más a las especies que dependen de los incendios para persistir que a las que son susceptibles al fuego (Fuhlendorf & Engle, 2004; Buisson et al., 2019). Luego de las quemas, las plantas colonizan el suelo en más de un 99 % de la biomasa por medio del rebrote y en menos del 1 % a través del banco de semillas del suelo (Benson & Hartnett, 2006; Fidelis et al., 2016). En este sentido, es de esperarse que las especies dominantes de estos ambientes probablemente sean las mismas que terminen colonizando las zonas quemadas después de un tiempo (Le Stradic et al., 2018). Esa situación se replica en los pastizales dominados por *Sorghastrum setosum* (Griseb.) Hitchc. con *Paspalum notatum* Flüggé como especie subordinada (Fernández et al., 2011).

Los cortes afectan a las comunidades de manera diferente a las quemas en aspectos sucesionales, nutricionales, fenológicos y en la PPNA, pero de forma similar en la tasa fotosintética post disturbio. Los cortes se realizan mediante maquinaria o equipos para controlar el crecimiento vegetal, afectando principalmente a las especies de crecimiento erecto debido a que remueven la biomasa aérea sin llegar a tocar el suelo (Cuomo et al., 1998; Huhta, 1998). Los valores nutricionales del pastizal son mayores luego de los cortes que luego de las quemas (Heringer et al., 2002). Además, los cortes, a diferencia de las quemas, tienden a disminuir el número de especies que florecen luego del disturbio (Fidelis & Blanco, 2014). Sin embargo, los cortes y las quemas, al menos al corto plazo, no representan diferencias en sus tasas fotosintéticas post disturbios (Feldman et al., 2004).

La remoción de los estratos superiores mejora la disponibilidad de recursos para las especies cuya mayor proporción de biomasa se encuentra cerca del nivel del suelo y, por lo tanto, se ven menos afectadas por los cortes (Mueggler, 1967; Briske & Richards, 1995; Luisoni, 2010). La frecuencia de los cortes necesarios para provocar cambios significativos en la cobertura de los estratos no es uniforme en todas las comunidades (Forwood & Magai, 1992; D`Agostini, 1997; Cuomo et al., 1998; Koncz et al., 2020). Por ejemplo, en un pastizal de clima mediterráneo invadido y dominado por *Brachypodium rupestre*, una especie de pasto alto que forma matas, lograron reducir su dominancia con tan solo dos cortes anuales (Bricca et al., 2020). Un ejemplo opuesto son las comunidades dominadas por *Paspalum intermedium*, en donde la biomasa acumulada anual fue la misma tanto para un solo corte anual como para 13 cortes anuales (D`Agostini, 1997). La defoliación que realizan los herbívoros es otro tipo de disturbio, menos severo y más selectivo, que las quemadas y los cortes mecánicos. En efecto, el pastoreo afecta principalmente a las especies de plantas más preferidas y sólo en casos de cargas animales muy altas compromete a las especies menos preferidas (Cingolani et al., 2005; Fischer et al., 2019).

En nuestro sitio de estudio coexiste un estrato de pastos altos dominantes y poco preferidos, vulgarmente conocido como “pajas” o “matas”, compuesto por *S. setosum* (“Paja amarilla”), con un estrato más bajo o “intermata”, de pastos cortos como ciperáceas y dicotiledóneas mucho más preferidas (Ver Descripción del sitio de estudio del Capítulo 1). Como se mostró en el capítulo 2 de esta tesis, existen relaciones de competencia entre las matas de *S. setosum* y el tapiz intermata. Sin embargo, dicha competencia es asimétrica, ya que las matas fueron capaces de utilizar casi todos los recursos liberados por la intermata, pero la intermata solo pudo utilizar el 27 % de los mismos. Asimismo, se encontró que las

matas ejercieron cierta facilitación sobre la intermata durante la época invernal, que es la época en la que el forraje producido en estos pastizales escasea. En efecto, la PPNA de ambos estratos tendió a hacerse nula en invierno cuando se eliminó el otro estrato. A la luz de esas evidencias, con el propósito de mejorar la calidad del pastizal se debería debilitar a las matas, pero no eliminarlas, ya que disminuiría mucho la PPNA del sistema completo e incluso la del tapiz intermata en la época de mínima oferta forrajera.

En la región, como en gran parte de los pajonales de nuestro país, tradicionalmente se realizan quemas –a veces cortes– a la salida del invierno, lo cual permite aumentar el porcentaje de materia verde tanto de las matas como de la intermata durante la primavera. Este manejo es clave para mejorar la calidad de la dieta de las vacas de cría entre fin de la gestación y comienzos de la lactancia (Fernández et al., 2011; Kunst, 2011). Sin embargo, existen evidencias que indican que los disturbios realizados en momentos de activo crecimiento podrían resultar en una disminución en el crecimiento de las matas (Howe, 1994; Altesor et al., 2005; Whittington et al., 2015) y de esa manera dar lugar a un mayor crecimiento de la intermata, que es el estrato de mayor calidad forrajera (Balbuena et al., 2003; Bernardis et al., 2005; Preliasco, 2013; Tessi, 2021). Además, los cortes pueden inducir a un crecimiento compensatorio o sobre-compensatorio en algunas especies al aumentar su PPNA y su calidad forrajera, dada por su porcentaje de materia verde (Richards & Caldwell, 1985; Briske & Richards, 1995; Altesor et al., 2005). De hecho, en *S. setosum* los cortes aumentan notablemente el porcentaje de proteína bruta (D`Agostini, 1997) y mantienen la digestibilidad de los rebrotes por más de 45 días (Slanac et al., 2011). Asimismo, los cortes también pueden aumentar la diversidad florística de la comunidad al promover la abundancia

de especies de alta calidad sobre todo en la intermata (Smith, 1960; Mueggler, 1967; Fidelis & Blanco, 2014).

3.2 Objetivo

Evaluar los efectos de la defoliación de *Sorghastrum setosum* en verano e invierno sobre la PPNA, el porcentaje de biomasa verde y senescente de la biomasa y la composición botánica de la comunidad considerando la variabilidad interanual.

Hipótesis 1: Los cortes realizados en verano en los pastizales biestratificados tropicales húmedos, aumentaran en mayor medida que aquéllos realizados en invierno la PPNA, el porcentaje de biomasa verde y la diversidad florística anual del estrato inferior.

Predicción 1: Los cortes realizados en verano aumentan la entrada de luz y la disponibilidad de recursos edáficos en la intermata en un momento de activo crecimiento, lo cual le permite a la intermata aumentar la PPNA anual, el porcentaje de biomasa verde y la diversidad florística en mayor medida que los cortes realizados en invierno.

Hipótesis 2: Los cortes realizados en verano en los pastizales biestratificados tropicales húmedos, aumentaran la PPNA y el porcentaje de biomasa verde del estrato inferior durante otoño-invierno en mayor medida que aquéllos realizados en invierno.

Predicción 2: Los cortes realizados en verano mejoran la entrada de luz en los estratos inferiores justo antes de entrar en letargo, lo que mejora las condiciones para el rebrote de las plantas de los estratos inferiores hacia el otoño, aumentando la PPNA y el porcentaje de biomasa verde invernal de la intermata en mayor medida que los cortes realizados en invierno.

Hipótesis 3: Los cortes realizados en verano en los pastizales biestratificados, aumentarán la PPNA y el porcentaje de biomasa verde durante otoño-invierno en el estrato superior más que con los cortes realizados en invierno.

Predicción 3: Los cortes realizados en verano favorecen más a la PPNA y al porcentaje de biomasa verde invernal de las matas que aquéllos realizados en invierno debido a que reducen la proporción de macollos florales y la biomasa muerta acumulada en las matas durante el período de activo crecimiento.

3.3 Materiales y Métodos

3.3.1 Sitio de estudio

El experimento se desarrolló en la Estación Experimental Agropecuaria del INTA de Colonia Benítez sobre el mismo stand del pastizal de *Sorghastrum setosum* utilizado en el capítulo 2 (27°18' S; 58°56' O). Las precipitaciones medias en la zona de estudio son de 1262 mm anuales, concentradas casi en un 70 % en los meses de octubre a marzo. La temperatura media anual es de 21,6 °C, variando entre un máximo de 27,17 °C en el mes de enero y un mínimo de 15,7 °C en julio. Prácticamente no hay déficit hídrico en ningún mes del año, pero sí hay marcados excesos durante la estación de lluvias (Figura 2.1). La PPNA de estos pastizales alcanza sus valores más altos en las estaciones más lluviosas y es mínima cuando las precipitaciones son mínimas durante el invierno (Lieth & Whittaker, 1975; Sala & Austin, 2000; Yang et al., 2008; Golluscio et al., 2015; Irisarri & Oesterheld, 2020). Este patrón de distribución de las precipitaciones a lo largo de las estaciones no sólo influye sobre la PPNA de los pastizales, sino que también se ve reflejado en índices espectrales como el NDVI

(normalized difference vegetation index), el cual está estrechamente vinculado con la PPNA (Monteith, 1972) o incluso en modelos de estimaciones del porcentaje de proteína bruta (Irisarri et al., 2022). En efecto, en una comunidad de pajonal dominada por *S. setosum* ubicada en un campo adyacente a la EEA INTA Colonia Benítez (27°30' S; 58°93' O) se encontró que el invierno fue la estación más seca en una serie de 10 años (Javadian et al., 2020) y eso se reflejó tanto en el NDVI (Yin et al., 2020) como en el porcentaje de proteína bruta (PB) (Irisarri et al., 2022) (Figura 3.1).

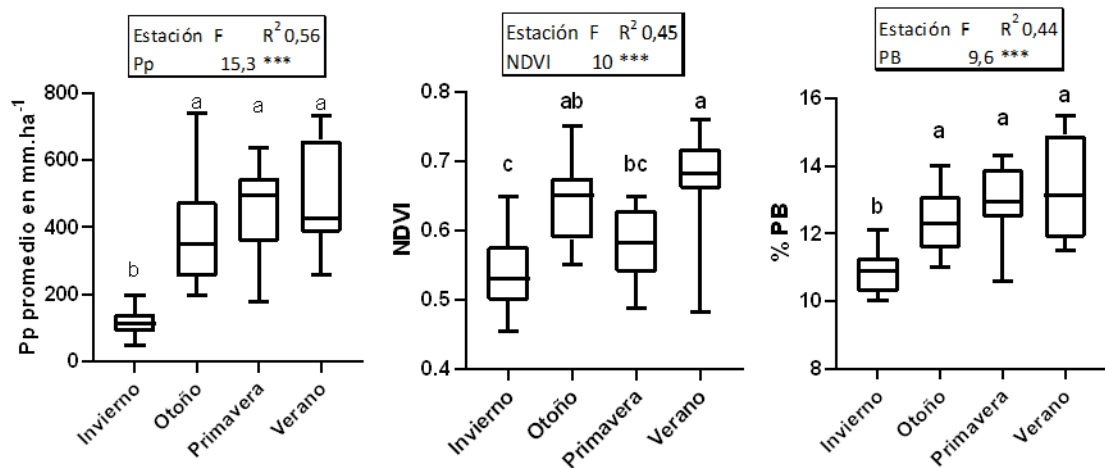


Figura 3.1: Gráfico de cajas del promedio histórico de precipitaciones acumuladas (Pp), del índice de vegetación normalizado (representado según sus siglas en inglés; NDVI) y el porcentaje de Proteína Bruta (PB) de un pastizal abierto dominado por *Sorghastrum setosum* ubicado en la Región del Chaco húmedo (27°30' S; 58°93' O) para cada estación del año desde 2010 hasta el 2019. La línea central en cada caja indica la mediana del conjunto de datos, y la caja en sí abarca el rango intercuartil, que representa el 50% central de las observaciones. Los extremos de los 'bigotes' indican la dispersión general de los datos. Los resultados de un ANOVA mediante un modelo lineal se utilizaron para evaluar las diferencias estadísticas entre estaciones para cada parámetro. Las letras diferentes indican diferencias estadísticas entre estaciones de cada parámetro con $p < 0,05$ (test de Tukey). Fuentes de datos: Pp (Javadian et al., 2020), NDVI (Yin et al., 2020) y PB (Irisarri et al., 2022).

3.3.2 Diseño experimental

El experimento se hizo usando 15 parcelas experimentales, de las cuales se instalaron 10 parcelas de 10 x 10 metros, con un diseño DCA, correspondiente a los siguientes tratamientos de defoliación mecánica de *Sorghastrum setosum* y de la intermata: corte a la salida del invierno (CI) y corte a la salida del verano (CV) con $n = 5$. Para contrastar los resultados fueron utilizadas las 5 parcelas del tratamiento testigo (T) descritas en el capítulo 2.

Durante el desarrollo del experimento la variabilidad en las precipitaciones fue alta debido a que en los primeros 18 meses superaron en hasta un 40 % la media histórica, mientras que en los meses subsiguientes estuvieron por debajo del 60 % del promedio histórico (Figura 3.2). Estas condiciones contrastantes nos dieron la oportunidad de evaluar los efectos de los disturbios en la dinámica del desarrollo de ambos estratos abarcando un mayor rango de variabilidad ambiental.

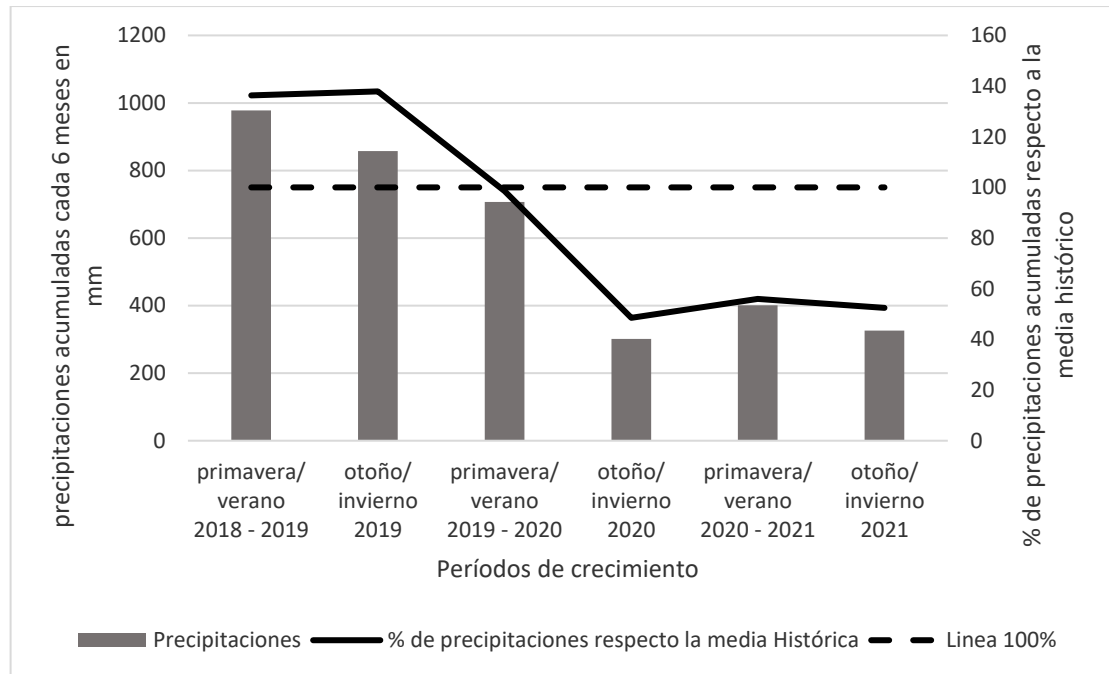


Figura 3.2: Precipitaciones acumuladas en milímetros en los 6 meses de cada período de crecimiento durante el desarrollo del experimento. Las barras representan las precipitaciones acumuladas durante otoño-invierno y primavera-verano desde el 2018 al 2021. La línea sólida representa el porcentaje de precipitaciones acumuladas respecto al promedio histórico. La línea discontinua indica el 100% de las precipitaciones acumuladas respecto a la media histórica. El promedio histórico de las precipitaciones acumuladas fue calculado con datos desde 1968 al 2021 de la estación meteorológica de la EEA INTA Colonia Benítez (MAGyP, 2022).

Los tratamientos consistieron en cortes hechos con motoguadaña equipada con cuchilla metálica, a una altura de 10 cm sobre el suelo y retirando todo el material cortado de las parcelas. Se realizó un único corte anual durante el invierno para CI y el verano para CV. Se dio inicio al experimento el 15/8/2018 realizando cortes en CI a la salida del invierno, coincidiendo con la época tradicional de quemas que se realiza en la región (Preliasco, 2013; Fidelis & Blanco, 2014; Buisson et al., 2019; Kunst, 2011). Los cortes en verano fueron realizados durante la segunda quincena de febrero, coincidiendo con el pico de floración de *S. setosum* (D`Agostini, 1997; Bernardis et al., 2005). Las parcelas del tratamiento testigo no fueron modificadas y las tratadas lo fueron durante 3 años. Los tratamientos de cortes en invierno y verano tuvieron dos efectos: (1) la eliminación del follaje vivo y senescido,

principalmente de las especies de crecimiento erecto; y (2) la exposición de la superficie del suelo a la radiación solar durante la temporada de lluvias estivales y sequías invernales.

3.3.3 Muestreo de biomasa

Para estimar la PPNA se realizaron, durante 3 años, muestreos de la biomasa aérea durante invierno (julio) y verano (febrero), coincidentes con los momentos de mínima y máxima PPNA de los pastizales. Antes de aplicar los tratamientos de cortes en las parcelas, se tomaron las muestras de biomasa de las matas de *S. setosum* y de la intermata por separado. Luego, la biomasa de ambos estratos fue separada en sus fracciones verde y senescente y secada en estufa a 70 °C hasta peso constante para estimar la materia seca. Debido a la remoción de la biomasa aérea producida por los cortes en los tratamientos CI y CV, se calculó la PPNA en dos períodos para cada año. Durante los primeros 6 meses de crecimiento luego de realizar los cortes, se consideró como PPNA a toda la biomasa aérea producida debido a la eliminación de la biomasa aérea de las parcelas. Durante el segundo período de crecimiento, el cálculo de la PPNA se realizó por el método de cosechas sucesivas de Sala & Austin (2000) detallado en el Capítulo 2, utilizando las fracciones verde y senescente de la biomasa que creció en los 6 primeros meses.

Durante marzo de 2020, debido a dificultades de acceso al sitio experimental producto de la cuarentena por el Covid-19, no se pudieron realizar los muestreos en 5 parcelas experimentales que debieron ser estimadas. Por otra parte, también hubo que estimar la biomasa de las parcelas del tratamiento CV durante el invierno del 2020, ya que todas las parcelas de este tratamiento fueron pastoreadas por vacas que irrumpieron de forma inesperada en el sitio experimental (Imagen 3.1). No se encontraron evidencias (heces,

pisoteo, plantas caídas, etc.) de que las parcelas de los demás tratamientos hayan sido pastoreadas. La selectividad de los animales por las parcelas del tratamiento CV pudo deberse principalmente a que eran las que poseían mayor proporción de biomasa verde durante ese período (ver resultados). Las estimaciones de la biomasa durante ese período se realizaron con base en los datos tomados en las mismas parcelas durante el invierno de años anteriores y posteriores.



Imagen 3.1: Fotografías de las parcelas de los tratamientos testigo (T), Corte en invierno (CI) y Corte en verano (CV) tomadas el día 23/07/2020, donde se observa que las únicas parcelas pastoreadas fueron las del tratamiento CV.

3.3.4 Registro de composición botánica

La composición botánica de las parcelas fue registrada durante el verano y el invierno sobre una superficie de 1 m² en cada parcela. Aquellas especies que no pudieron ser identificadas en campo fueron herborizadas y fotografiadas para su identificación en el Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE). La cobertura de las distintas especies registradas

fue cuantificada por el método de Braun-Blanquet (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974). Este método consiste en identificar a las especies asignándoles un valor que describe su cobertura-abundancia y sociabilidad (ver Cuadro 2.2 en el capítulo anterior). Durante el verano del 2020 no se registró la composición florística en algunas parcelas debido a dificultades de acceso al sitio experimental a causa de la pandemia del Covid-19. Por lo tanto, la cobertura de las especies de esas parcelas fue estimada promediando las coberturas de veranos de años anteriores y posteriores.

Para estimar los valores de riqueza, equitatividad y diversidad de Shannon-Weaver se modificó la abundancia-cobertura asignada en campo según la escala numérica modificada por Batista et al. (2014): $r \rightarrow 0,1$; $+ \rightarrow 0,5$; $1 \rightarrow 2,5$; $2 \rightarrow 15$; $3 \rightarrow 35$; $4 \rightarrow 65$ y $5 \rightarrow 85$ usando las ecuaciones que se detallan en el Cuadro 2.3 del Capítulo 2.

3.3.5 Análisis de los datos

Para comparar el efecto de los cortes en momentos de letargo y de activo crecimiento de *S. setosum* sobre la PPNA anual y estacional total del sistema (matas + intermata), así como de cada estrato por separado entre tratamientos, se realizó un análisis de la varianza (ANVA) mediante un modelo lineal con $\alpha = 0,05$. Para el análisis de la PPNA anual se utilizó el modelo: $Y_{ijk} = \mu + \tau_i + \beta_j + \tau_i \times \beta_j + \varepsilon_{ijk}$ donde Y_{ijk} corresponde al valor observado de la variable en las observaciones del tratamiento i en el año j en la parcela k , μ es la media general, τ_i es el efecto del i -ésimo tratamiento, β_j es el efecto del j -ésimo año, $\tau_i \times \beta_j$ es la interacción entre el tratamiento i y el año j y ε_{ijk} es el error aleatorio asociado a la observación Y_{ijk} . Para el análisis de la PPNA estacional se utilizó el mismo modelo planteado

anteriormente, pero sustituyendo el factor año por el de época de crecimiento (primavera-verano y otoño-invierno).

El efecto de los cortes sobre el porcentaje de biomasa verde anual, en verano y en invierno, de los estratos entre tratamientos se comparó mediante un ANVA de un modelo lineal con test de Tukey con $\alpha = 0,05$. Para el análisis del porcentaje de biomasa verde anual se utilizó el modelo: $Y_{ijk} = \mu + \tau_i + \beta_j + \tau_i \times \beta_j + \varepsilon_{ijk}$ donde Y_{ijk} corresponde a las observaciones del tratamiento i en el año j en la parcela k , μ es la media general, τ_i es el efecto del i -ésimo tratamiento, β_j es el efecto del j -ésimo año, $\tau_i \times \beta_j$ es la interacción entre el tratamiento i y el año j y ε_{ijk} es el error aleatorio asociado a la observación Y_{ijk} . Para las comparaciones entre tratamientos en cada época (verano e invierno) se utilizó el mismo modelo planteado anteriormente, pero sustituyendo el factor año por el de la época (verano e invierno).

Para analizar el efecto de los cortes sobre la dinámica de la composición florística se realizó un ordenamiento de los tratamientos de acuerdo a la cobertura de las distintas especies, transformada según Batista et al. (2014), mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP), incluyendo los registros de ambas estaciones de muestreo (invierno y verano) entre los años 2020 al 2021. Este procedimiento dio como resultado una matriz de 60 “filas” (15 parcelas por 2 estaciones por 2 años) por 20 especies presentes en al menos 10% de las parcelas en al menos un censo florístico (Perelman et al., 2005). La misma aproximación anterior se utilizó para el análisis de la cobertura en las parcelas de las clases fisonómicas donde todas las especies registradas se agruparon en 4 clases fisonómicas (Pastos altos, Pastos cortos, Ciperáceas y Herbáceas) y la cobertura de cada clase fisonómica, resultó de la suma de las coberturas de las especies que la componen. Se realizó un ACP de las parcelas de los tratamientos durante el año 2020 y el 2021 sobre la cobertura de las clases

fisonómicas con el propósito de detectar desplazamientos en el tiempo en los tipos de coberturas.

Para estudiar el efecto de los tratamientos sobre la riqueza, la diversidad Shannon-Weaver y la equitatividad, se realizaron comparaciones entre tratamientos, años y su interacción mediante un ANVA usando el siguiente modelo lineal generalizado (R Core Team, 2022): $Y_{ijk} = \mu + \tau_i + \beta_j + \tau_i \times \beta_j + \varepsilon_{ijk}$, donde Y_{ijk} corresponde a las observaciones del tratamiento i en el año j en la parcela k , μ es la media general, τ_i es el efecto del i -ésimo tratamiento, β_j es el efecto del j -ésimo año, $\tau_i \times \beta_j$ es la interacción entre las observaciones del tratamiento i en la parcela j con el efecto del j -ésimo año y ε_{ijk} es el error aleatorio asociado a la observación Y_{ijk} .

Los análisis estadísticos de modelos lineales y multivariados fueron realizados utilizando el software Infostat (Di Rienzo et al., 2008). Los análisis de modelos lineales generalizados para comparar los índices biológicos (riqueza, diversidad de Shannon-Weaver y equitatividad) se realizaron usando el software estadístico R (R Core Team, 2022).

3.4 Resultados

3.4.1 Productividad Primaria Neta Aérea

Aunque se registró interacción entre los tratamientos de defoliación y los años en la PPNA total de los sistemas, la prueba de contraste de Tukey no tuvo la suficiente potencia para encontrar diferencias entre cada caso. Los cortes originaron un aumento significativo respecto al testigo en la PPNA de la intermata, levemente mayor cuando el corte se realizó en verano que cuando tuvo lugar en invierno. Por último, se encontraron diferencias

significativas en la PPNA entre años para la intermata pero no para las matas ni para la PPNA total (Cuadro 3.1 y Figura 3.3).

Cuadro 3.1: PPNA total del sistema (matas + intermata), de las matas y de la intermata. Se presentan los valores de F de Snedecor correspondientes a los factores defoliación, año y su interacción (defoliación x año). Los asteriscos indican la significancia de las diferencias del ANVA (ns = $p > 0.05$; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$).

n = 45 PPNA Anual	Defoliación		Año		Def. x Año	
	F	p	F	p	F	p
Total	0,1	0,8 ^{ns}	2,8	0,07 ^{ns}	3	0,02*
Matas	0,9	0,4 ^{ns}	3,1	0,05 ^{ns}	2,2	0,08 ^{ns}
Intermata	4,5	0,01*	26	0,0001***	1,3	0,27 ^{ns}

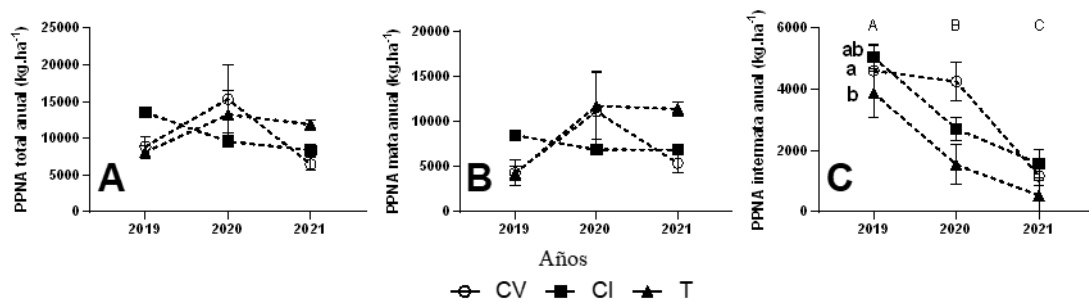


Figura 3.3: Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) en (A) total del sistema (mata + intermata), (B) de las matas de *S. setosum* y (C) de la intermata para los tratamientos de corte en verano (CV), corte en invierno (CI) y testigo (T), respectivamente. Las barras de error indican el error estándar. Las líneas discontinuas conectan la PPNA de un mismo tratamiento entre años. Las letras minúsculas negritas distintas indican diferencias estadísticas en la PPNA entre tratamientos y las letras mayúsculas entre años. Aunque se encontraron interacciones significativas entre las defoliaciones y los años (Cuadro 3.1), la prueba de contrastes no tuvo potencia suficiente para encontrar las diferencias entre cada caso.

Se encontró una interacción significativa en la PPNA entre los tratamientos de defoliación y los años en la intermata durante el crecimiento de primavera-verano y en las matas durante el de otoño e invierno (Cuadro 3.2). Durante primavera-verano, las parcelas

sometidas a los tratamientos de corte en invierno mostraron la máxima PPNA en la intermata en el 2019, manteniendo valores similares al de corte en verano hasta el 2020. En primavera-verano la intermata del tratamiento testigo mostró los valores más bajos de PPNA a partir del 2020 al 2021, aunque en el 2021 la PPNA de todos los tratamientos fueron bajos (Figura 3.4 E).

Durante otoño-invierno, la PPNA de las matas de los tratamientos de corte en verano mantuvieron valores similares a lo largo del experimento y fueron superiores a los encontrados en el de corte en invierno durante los dos primeros años. En cambio, la PPNA del tratamiento testigo mostró grandes fluctuaciones entre años (Figura 3.3 D). Durante otoño-invierno, la PPNA de la intermata fue más alta en los tratamientos testigo y corte en verano que en el de corte en invierno (Figura 3.4 F). Esto último también se vio reflejado en la PPNA total durante otoño invierno, en donde nuevamente los tratamientos testigo y corte en verano mostraron los mayores valores respecto al corte en invierno (Figura 3.4 B).

El patrón general de aumento de la PPNA de la intermata en respuesta a los cortes se debió principalmente a la PPNA durante primavera-verano. Los cortes en invierno tendieron a reducir la PPNA total, respecto al testigo y a los cortes en verano, durante otoño-invierno, tanto en las matas como en la intermata (Figura 3.4 E y F).

Cuadro 3.2: Resumen del ANVA de la PPNA total del sistema, de las matas y de la intermata durante primavera-verano y otoño-invierno. Se presentan los valores de F de Snedecor correspondientes a los factores Defoliación, Año y su interacción del ANVA de la PPNA total, de las matas y de la intermata. Los asteriscos indican la significancia de las diferencias (ns = $p > 0.05$; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$).

n = 45	primavera-verano						otoño-invierno									
	Defoliación		Año		Def. x Año		Defoliación		Año		Def. x Año					
	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p				
PPNA Anual																
Total	0,7	0,5 ^{ns}	5	0,01**	2,1	0,09 ^{ns}	7,1	0,002**	4,1	0,02*	2,1	0,09 ^{ns}				
Matas	0,5	0,6 ^{ns}	5	0,01**	1,9	0,13 ^{ns}	3,5	0,04*	6,5	0,003**	3,4	0,01*				
Intermata	16	0,0001***	23	0,0001***	2,7	0,04*	4,3	0,02*	4,3	0,02*	1	0,4 ^{ns}				

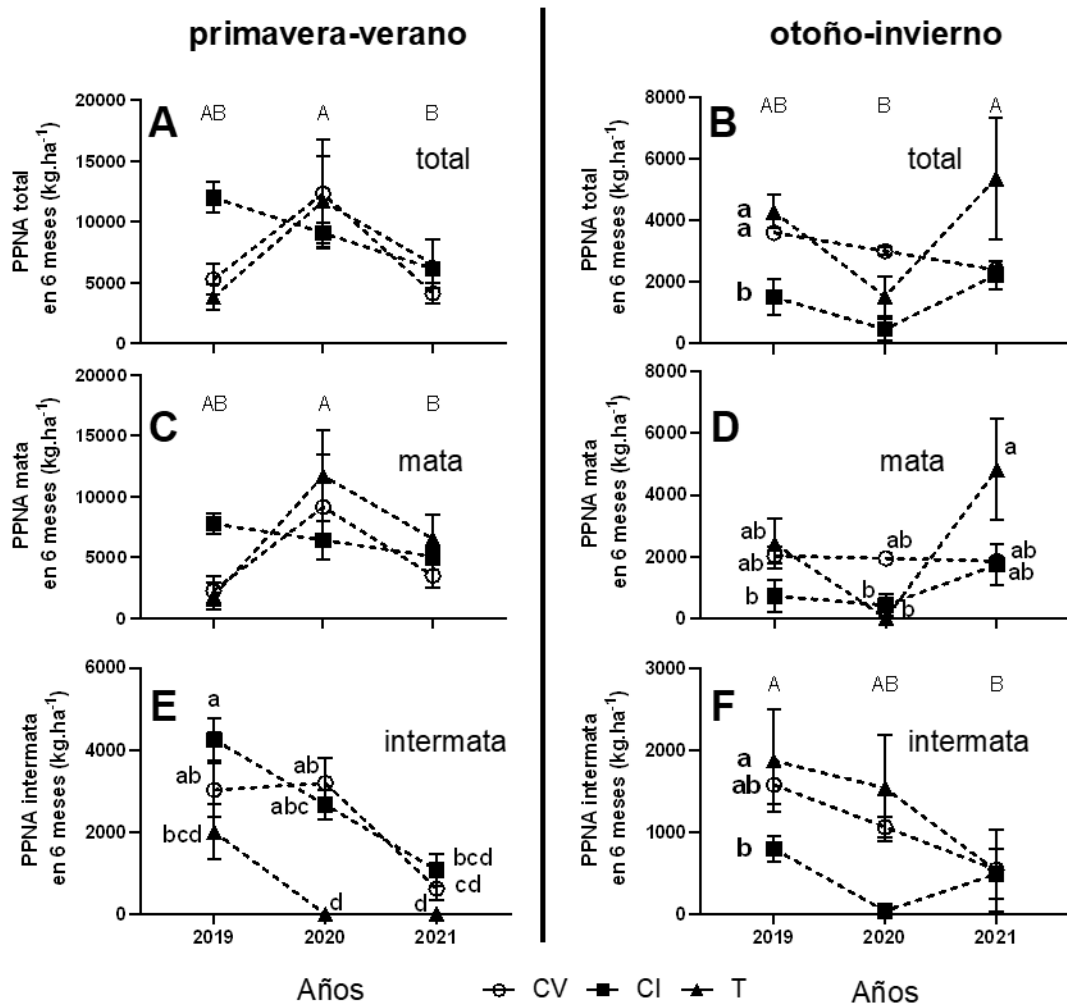


Figura 3.4: Productividad Primaria Neta Aérea (PPNA) durante primavera-verano (izquierda) y otoño-invierno (derecha) de los tratamientos de corte en verano (CV), corte en invierno (CI) y testigo (T), respectivamente. Las barras de error indican el error estándar. En los paneles “A” y “B” se presenta los efectos de las defoliaciones y los años en la PPNA total en primavera-verano y en otoño-invierno respectivamente. En los paneles “C” y “D” se presenta los efectos de las defoliaciones y los años en la PPNA de las matas en primavera-verano y en otoño-invierno respectivamente. En los paneles “E” y “F” se presenta los efectos de las defoliaciones y los años en la PPNA de la intermata en primavera-verano y en otoño-invierno respectivamente. Las líneas discontinuas conectan la PPNA de un mismo tratamiento entre años. Las letras minúsculas distintas indican diferencias estadísticas

en la PPNA de las interacciones entre las defoliaciones y los años. Las letras minúsculas en negrita a la izquierda de las líneas indican diferencias estadísticas entre tratamientos. Las letras mayúsculas diferentes en la parte superior de los paneles indican diferencias estadísticas entre años.

3.4.2 Porcentaje de biomasa verde

En el caso particular de las matas, se detectó una interacción significativa entre tratamientos y años para el porcentaje de biomasa verde promedio anual (Cuadro 3.3). En este caso, en los tres años evaluados las parcelas sometidas a un corte en verano mostraron mayores porcentajes de biomasa verde que las sometidas a un corte en invierno y al tratamiento testigo, (Figura 3.5 A). La intermata mostró diferencias estadísticas entre los tratamientos de defoliación y los años (Cuadro 3.3). Los cortes en verano generaron los mayores porcentajes de biomasa verde en la intermata, pero a medida que pasaron los años los porcentajes de biomasa verde fueron disminuyendo en todos los tratamientos (Figura 3.5 B).

Cuadro 3.3: Resumen del ANVA del porcentaje de biomasa verde promedio anual de las matas y de la intermata. Se presentan los valores de F de Snedecor correspondientes a los factores Defoliación, Año y su interacción en las matas e intermata respectivamente. Los asteriscos indican la significancia de las diferencias (ns = $p > 0.05$; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$).

N = 90 % MS Verde	Defoliación		Año		Def. x Año	
	F	p	F	p	F	p
Matas	115	0,0001***	2,3	0,1 ^{ns}	2,8	0,03*
Intermata	19	0,0001***	20	0,0001***	0,6	0,6 ^{ns}

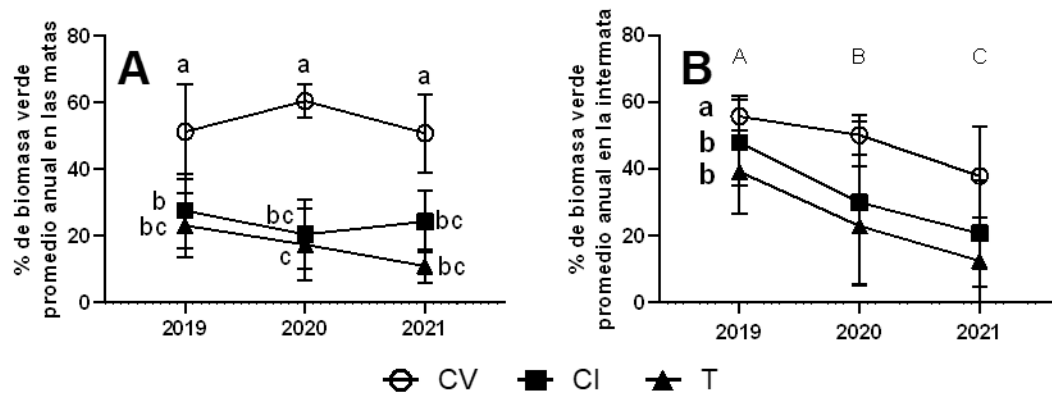


Figura 3.5: Porcentaje de biomasa verdes promedio por anual de las matas (A) y la intermata (B) de los tratamientos de corte en verano (CV), corte en invierno (CI) y testigo (T) respectivamente. Las barras de error indican el error estándar. En el eje de las abscisas se indican los años y en el eje de las ordenadas el porcentaje de biomasa verde promedio anual de cada estrato. Las letras distintas indican diferencias estadísticas de las interacciones entre tratamientos y años para las matas con $p < 0,05$.

Se encontraron interacciones significativas entre tratamientos y años en el porcentaje de biomasa verde registrada en invierno (Cuadro 3.4). El tratamiento de corte en verano mostró los mayores valores de porcentaje de biomasa verde en los tres años evaluados tanto en las matas como en la intermata (Figura 3.6). Por otro lado, en verano se encontraron diferencias estadísticas entre tratamientos y en años para las matas y para la intermata (Cuadro 3.4).

Cuadro 3.4: Resumen del ANVA del porcentaje de biomasa verde promedio en verano e invierno de las matas y de la intermata. Se presentan los valores de F de Snedecor correspondientes a los factores Defoliación, Año y su interacción en las matas e intermata respectivamente. Los asteriscos indican la significancia de las diferencias (ns = $p > 0,05$; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$).

N = 45	Verano						Invierno					
	Defoliación		Año		Def. x Año		Defoliación		Año		Def. x Año	
	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
Matas	29	<0,0001***	4,5	0,02*	2,5	0,06 ^{ns}	388	<0,0001***	14	<0,0001***	3,5	0,01*
Intermata	12	<0,0001***	15	<0,0001***	1,4	0,2 ^{ns}	58	<0,0001***	42	<0,0001***	4,2	0,0065**

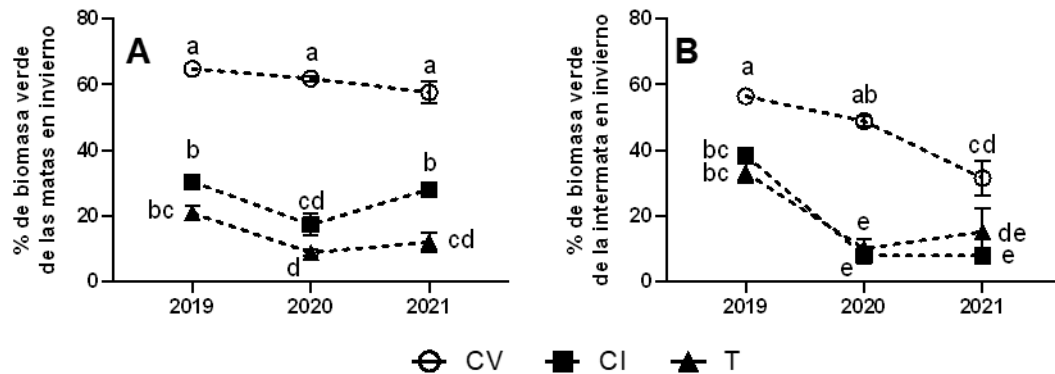


Figura 3.6: Porcentaje de biomasa verde invernal entre el 2019 y el 2021 de las matas de *Sosrghastrum setosum* (A) y de la intermata (B) de los tratamientos de corte en verano (CV), corte en invierno (CI) y testigo (T) respectivamente. Las barras de error indican el error estándar. En el eje de las abscisas se indican los años y en el eje de las ordenadas el porcentaje de biomasa verde de cada tratamiento. Las letras minúsculas distintas indican diferencias estadísticas en las pruebas de contraste de las interacciones entre tratamientos y años para las matas y la intermata respectivamente usando el método de Tukey con $p < 0,05$.

En verano, el porcentaje de biomasa verde en las matas fue mayor con los cortes en verano que con los cortes en invierno en las parcelas sin cortar. El porcentaje de biomasa verde de las matas en verano fue diferente entre años (Figura 3.7 A). El porcentaje de biomasa verde de la intermata fue mayor para los tratamientos bajo cortes en verano e invierno con respecto al testigo. En este estrato también se encontraron diferencias en el porcentaje de biomasa verde entre años (Figura 3.7 B).

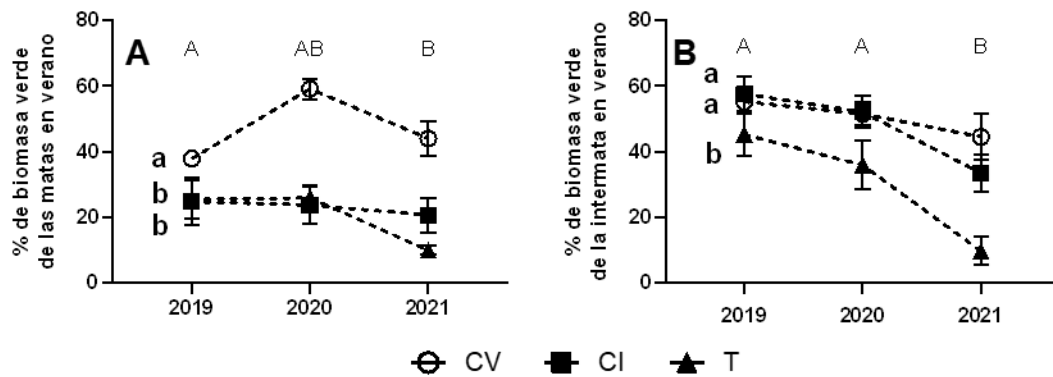


Figura 3.7: Porcentaje de biomasa verde en verano entre el 2019 y el 2021 de las matas de *Sostrihastrum setosum* (A) y de la intermata (B) de los tratamientos de corte en verano (CV), corte en invierno (CI) y testigo (T) respectivamente. Las barras de error indican el error estándar. En el eje de las abscisas se indican los años y en el eje de las ordenadas el porcentaje de biomasa verde de cada tratamiento. Las letras minúsculas en negrita distintas indican diferencias estadísticas entre tratamientos y las letras mayúsculas entre años usando el método de Tukey con $p < 0,05$.

Las matas bajo cortes en verano tuvieron un mayor porcentaje de biomasa verde que los demás tratamientos tanto en verano como en invierno. La intermata de parcelas sometidas a cortes en verano también mostraron un mayor porcentaje de biomasa verde tanto en invierno como en verano. Las parcelas sujetas a cortes en invierno también presentaron porcentajes de biomasa verde en verano superior a las de las parcelas testigo y similares a las encontradas con los cortes en verano (Figura 3.6 y 3.7).

3.4.3 Dinámica de la composición botánica

Se registraron 44 especies en las parcelas experimentales, pero sólo 20 de ellas se encontraron en al menos el 10% de las parcelas en por lo menos en una fecha de muestreo durante el 2020 y el 2021. Sólo *S. setosum* se encontró en todos los censos de todas las fechas de muestreo. El análisis de componentes principales dio como resultado 12 proyecciones que representan a los tratamientos (corte en verano, corte en invierno y testigo) de acuerdo al

momento del muestreo (invierno y verano) durante 2 años (2020 y 2021), en donde el componente principal 1 representó el 26,6 % de la variabilidad y el componente principal 2 el 18,2 %, representando entre ambos el 44,8 % de la variabilidad. Las especies que tuvieron más peso positivo (autovector > 0,30) en orden decreciente en el componente principal 1 fueron *Paspalum notatum*, *Dolichopsis paraguariensis*, *Paspalum plicatulum*, *Axonopus sp*, *Desmodium Incanum* y *Marsilea sp*; mientras que en el componente principal 2 fueron *Steinchisma laxum* y *Eryngium ebracteatum*. El ordenamiento sugiere que hubo cambios en la cobertura de las especies en los tratamientos con el transcurso del tiempo (Figura 3.8). Durante el invierno los tratamientos se comportaron de manera similar entre sí, pero en verano las parcelas sometidas a cortes mostraron diferencias en la composición botánica con respecto al testigo, cuya composición florística se mantuvo similar a la que mostraban los tres tratamientos durante el invierno. Los cortes en verano provocaron los mayores cambios en la cobertura de las especies entre años durante el verano, se observándose un fuerte desplazamiento negativo sobre el componente principal 1 y positivo en componente principal 2 entre el 2020 y el 2021.

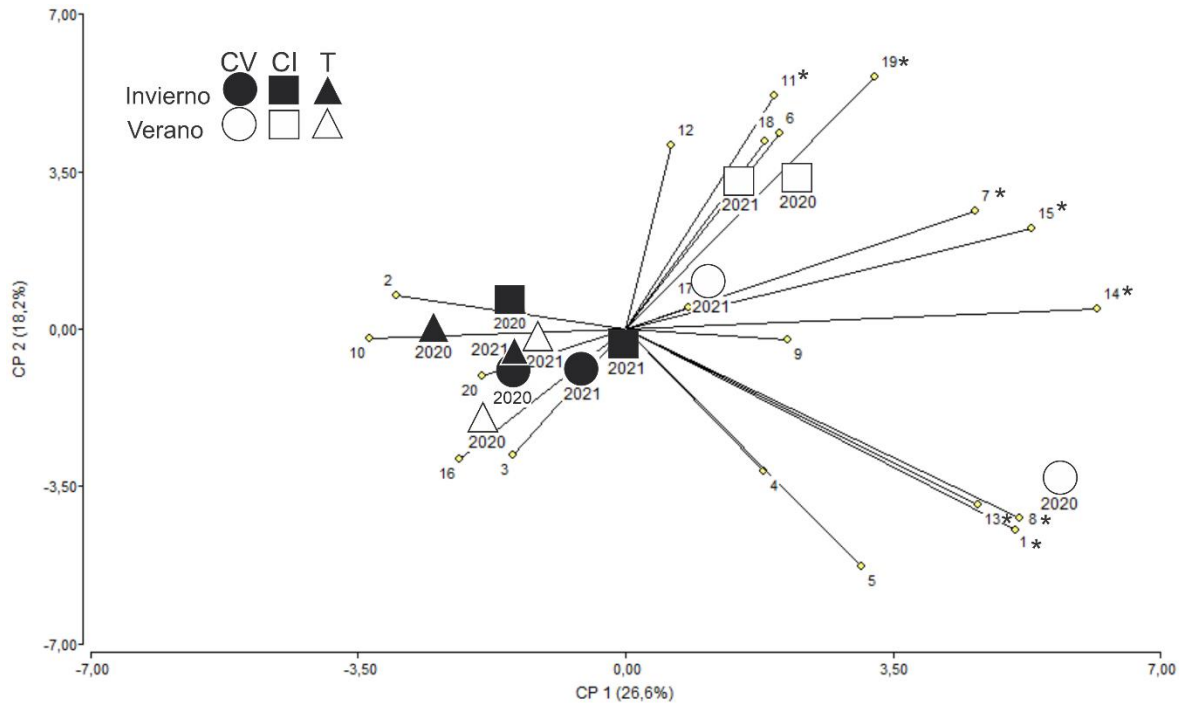


Figura 3.8: Biplot del Análisis de Componentes Principales de la cobertura de especies en verano e invierno de los tratamientos durante el 2020 y el 2021. Los círculos, cuadrados y triángulos representan el promedio de la cobertura de las especies en 5 parcelas de los tratamientos corte en verano (CV), corte en invierno (CI) y testigo (T) respectivamente durante el invierno (lleno) y el verano (vacío) de los años 2020 y 2021. El análisis se hizo usando la cobertura de 20 especies que estuvieron presentes en al menos el 10 % de las parcelas muestreadas en cada fecha de muestreo. La matriz resultante consta de 12 combinaciones de épocas de muestreo, años y tratamientos, y 60 registros de cobertura de especies (15 parcelas x 2 muestreos anuales x 2 años). Los números corresponden a las especies: 1. *Axonopus sp.*, 2. *Cynodon dactylon*, 3. *Cypella peruviana*, 4. *Cyperus affinis*, 5. *Cyperus entrerianus*, 6. *Cyperus virens*, 7. *Desmodium incanum*, 8. *Dolichopsis paraguariensis*, 9. *Eleocharis bonariensis*, 10. *Eleocharis montana*, 11. *Eryngium ebracteatum*, 12. *Leersia hexandra*, 13. *Marsilea sp.*, 14. *Paspalum notatum*, 15. *Paspalum plicatulum*, 16. *Paspalum urvillei*, 17. *Rhynchospora scutellata*, 18. *Setaria parviflora*, 19. *Steinchisma laxum* y 20. *Vicia epetiolaris*. Se señalan con un asterisco aquellas especies con autovector $> 0,30$.

El análisis de componentes principales de la cobertura de los grupos fisonómicos en los tratamientos durante el verano y el invierno en el 2020 y el 2021, representó el 41,3 % de la variación en el componente principal 1 y el 31,1 % en el componente principal 2, representando entre ambos el 72 % de la variabilidad del sistema. En el componente principal 1 los autovectores $> 0,50$ fueron los pastos erectos (0,68), seguido de las herbáceas (0,58); y en el componente principal 2 las Ciperáceas (0,77) (Figura 3.11). Como en el caso anterior

se registró un patrón de movimiento de los tratamientos de defoliación entre el invierno y el verano; mostrando similares composiciones fisonómicas entre tratamientos durante invierno, pero diferenciándose en el verano. Ese hecho se refleja en que en los censos de verano los distintos tratamientos se diferenciaron en el componente principal 1, que es el que explica el mayor porcentaje de la variación, mientras que en el invierno sólo se diferenciaron en el componente principal 2. Así, durante el verano de los dos años analizados, las parcelas sujetas a los dos tratamientos de corte mostraron mayor cobertura de pastos, tanto erectos como cortos, y herbáceas que las parcelas testigo. En cambio, durante el invierno todos los tratamientos sufrieron una disminución de la cobertura de ciperáceas entre el 2020 y el 2021.

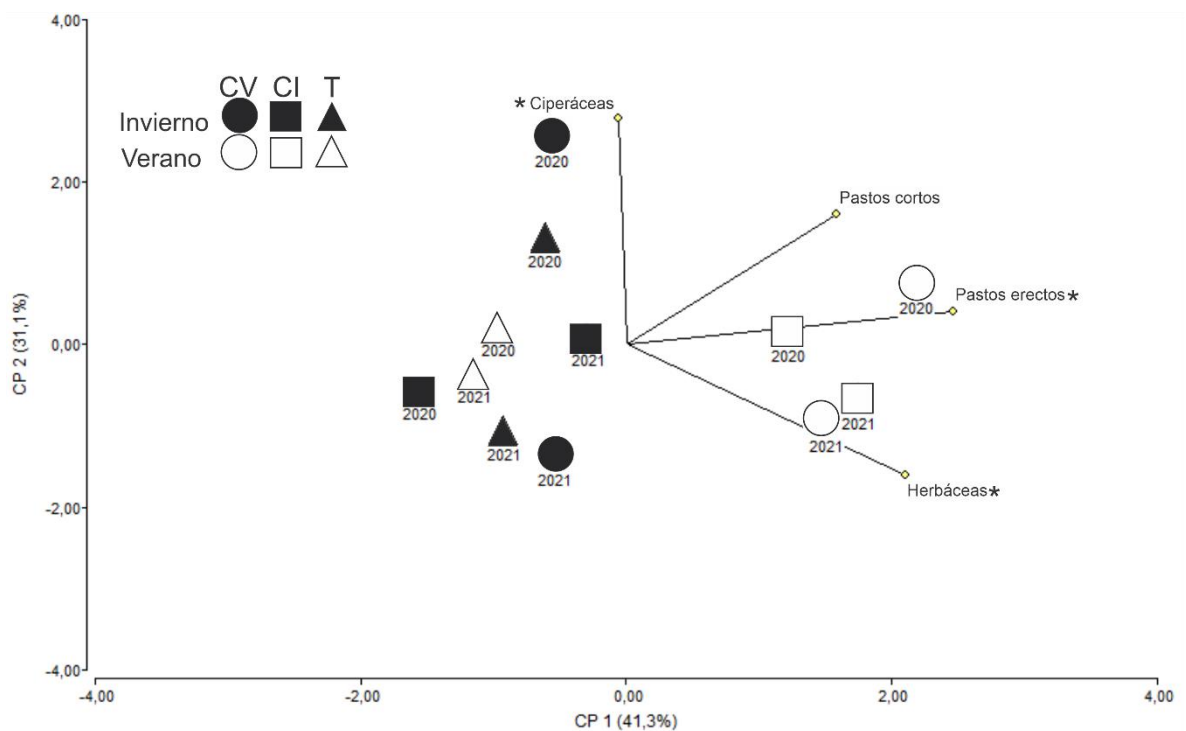


Figura 3.9: Análisis de componentes principales de la sumatoria de las coberturas de todas las especies registradas en las parcelas experimentales agrupadas en 4 clases fisonómicas (Ciperáceas, Pastos cortos, Pastos erectos y Herbáceas; ver detalles en Cuadro 3.5). Los círculos, cuadrados y triángulos representan el promedio de la cobertura de las clases fisonómicas de 5 parcelas de los tratamientos de corte en verano (CV), corte en invierno (CI) y testigo (T), respectivamente durante el invierno (lleno) y el verano (vacío) de los años 2020 y 2021. Se señalan con un asterisco aquellas especies con autovector > 0,50.

Cuadro 3.5: 44 especies registradas en la intermata agrupadas en 4 clases fisonómicas (Ciperáceas, Pastos cortos, Pastos erectos y Herbáceas)

Clase fisonómica	Especie	Clase fisonómica	Especie
Ciperáceas	<i>Cyperus affinis</i>	Pastos erectos	<i>Panicum sp</i>
	<i>Cyperus entrerianus</i>		<i>Paspalum plicatum</i>
	<i>Cyperus eragrostis</i>		<i>Paspalum urvillei</i>
	<i>Cyperus haspan</i>		<i>Schizachyrium microstachyum</i>
	<i>Cyperus odoratus</i>		Herbáceas
	<i>Cyperus virens</i>	<i>Aeschynomene denticulata</i>	
	<i>Eleocharis bonariensis</i>	<i>Baccharis grisebachii</i>	
	<i>Eleocharis elegans</i>	<i>Brachiaria sp</i>	
	<i>Eleocharis montana</i>	<i>Commelina diffusa</i>	
		<i>Rhynchospora confinis</i>	
	<i>Rhynchospora scutellata</i>		<i>Cypella peruviana</i>
Pastos cortos			<i>Desmodium incanum</i>
	<i>Axonopus sp</i>		<i>Dolichopsis paraguariensis</i>
	<i>Cynodon dactylon</i>		<i>Eryngium ebracteatum</i>
	<i>Eragrostis trichophora</i>		<i>Fimbristylis sp</i>
	<i>Eragrostis curvula</i>		<i>Hydrolea eliator</i>
	<i>Leersia hexandra</i>		<i>Hyptis lappacea</i>
	<i>Paspalum conjugatum</i>		<i>Ludwigia bonariensis</i>
	<i>Paspalum notatum</i>		<i>Marsilea sp</i>
	<i>Setaria parviflora</i>		<i>Poligonum punctatum</i>
	<i>Steinchisma laxum</i>		<i>Senecio grisebachii</i>
			<i>Taraxacum sp</i>
			<i>Vernonia incana</i>
			<i>Vicia epetiolaris</i>

Se encontró interacción entre tratamientos y años en la diversidad florística de Shannon-Weave, en donde el tratamiento testigo del 2019 y el de corte en invierno del 2021 mostraron los mayores valores (Figura 3.10 B). La riqueza (número de especies) fue máxima en las parcelas sometidas a corte en invierno seguida por los cortes en verano y por último el testigo, siendo el 2019 el año con mayores valores (Figura 3.10 A). La equitatividad fue menor con los cortes que con la ausencia de disturbios y fue más alta en el año 2021 que en el 2019 (Figuras 3.10 C).

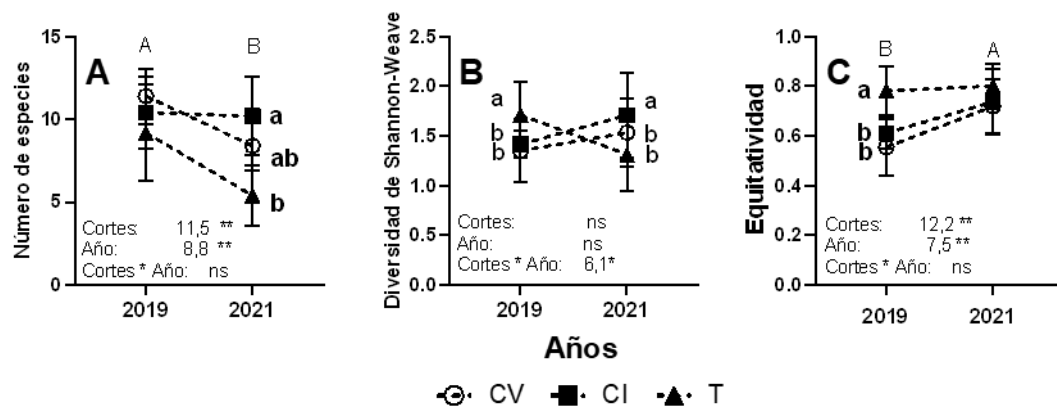


Figura 3.10: (A) Riqueza florística, (B) Diversidad de Shannon-Weaver, y (C) Equitatividad de los tratamientos de corte en verano (CV), corte en invierno (CI) y testigo (T) durante los años 2019 y 2021. Las barras de error indican el error estándar. En el eje de las abscisas se indican los años y en el eje de las ordenadas en el panel (A) la diversidad de Shannon-Weaver, en el panel (B) el número de especies y en el panel (C) el valor de equitatividad. Las letras minúsculas distintas indican diferencias estadísticas entre las interacciones entre tratamientos y años. Las letras minúsculas en negrita distintas indican diferencias estadísticas entre tratamientos y las letras mayúsculas entre años. En todos los casos se usó el método de Tukey con $p < 0,05$.

3.5 Discusión

Nuestro experimento de defoliación mecánica de las matas en verano e invierno, realizado en un pastizal dominado por *Sorghastrum setosum* de la provincia fitogeográfica del Chaco húmedo, apoyaron en términos generales nuestras hipótesis iniciales y al mismo tiempo revelaron patrones no previstos por las mismas.

3.5.1 Momento de defoliación: sus efectos sobre la PPNA, el porcentaje de biomasa verde y la composición botánica

En relación con nuestra primera hipótesis, los cortes realizados en verano aumentaron la PPNA total anual y el porcentaje de biomasa verde promedio anual de la intermata en mayor medida que los cortes realizados en invierno. Esto ocurrió cuando el estrato superior

(*S. setosum*) de un pastizal biestratificado se encontraba en el período de activo crecimiento, en contraste con el período de letargo invernal. Además, los cortes en verano también aumentaron el porcentaje de biomasa verde promedio anual de las matas comparados con los cortes realizados en invierno, aspecto no contemplado en nuestra hipótesis inicial. Sin embargo, contrario a nuestras predicciones iniciales, los cortes invernales favorecieron una mayor diversidad florística en comparación con los realizados en verano. Esto podría atribuirse a la adaptación de la comunidad a disturbios invernales, ya que esta época coincide generalmente con los incendios (Preliasco, 2013). Además, la evidencia sugiere que los cortes en verano ejercen un efecto supresor sobre la floración de especies adaptadas a incendios en comunidades de pastizales (Fidelis & Blanco, 2014). Por lo tanto, es probable que el incremento significativo en la diversidad florística ocasionado por los cortes invernales se deba a una reducción en la floración de ciertas especies.

En segundo lugar, apoyando nuestra segunda hipótesis, las parcelas sometidas a cortes en verano mostraron una mayor PPNA y porcentaje de biomasa verde invernales en el estrato inferior respecto a aquéllas sometidas a cortes en invierno. Además, también aumentaron el porcentaje de biomasa verde en la intermata en el verano respecto a las parcelas sin disturbar, aspecto no contemplado en nuestra segunda hipótesis.

En cuanto a nuestra tercera hipótesis, los de verano aumentaron la PPNA invernal del estrato superior respecto a los cortes en invierno, pero dicha PPNA no fue diferente a la del sistema sin disturbar. Paralelamente, los cortes en verano no sólo aumentaron el porcentaje de biomasa verde de las matas en invierno, como predecíamos inicialmente, sino que también lo aumentaron en verano, patrón no previsto en nuestra hipótesis inicial.

En síntesis, los cortes en verano promovieron más que los cortes en invierno la PPNA y el porcentaje de material verde de la intermata, tanto en el promedio del año como en el invierno. Además, no afectó a la PPNA total de las matas, pero aumento su PPNA invernal y su porcentaje de biomasa verde no sólo en invierno, como preveíamos en la hipótesis 3, sino también en verano y por ende en el promedio anual. En cambio, contrariamente a lo esperado, los cortes en verano incrementaron menos la diversidad florística de la intermata que los cortes en invierno. El efecto positivo del corte de las matas en verano sobre la PPNA de la intermata obedecería a la disminución de la competencia que las primeras ejercen sobre la segunda, tal como demostráramos en el Capítulo 2. El aumento del porcentaje de biomasa verde de la intermata respondería a la remoción de estructuras florales y el aumento de la biomasa de nuevas hojas que cubren el suelo (Fidelis & Blanco, 2014). El aumento invernal de la PPNA y del porcentaje de biomasa verde de las matas luego de un corte en verano podrían atribuirse a un aumento en la radiación recibida por las hojas verdes al eliminar la sombra proporcionada por las hojas secas y/o envejecidas (Hulbert, 1988; MacDougall & Turkington, 2007). Dicho efecto desaparecería en el verano siguiente en términos de la PPNA, pero se mantendría en términos del porcentaje de biomasa verde.

Estos hallazgos son muy importantes por cuanto el invierno es la época de menor cantidad y calidad de forraje y tanto las especies de la intermata como el porcentaje de biomasa verde son las principales fuentes de forraje de calidad en el sistema estudiado. En efecto, el forraje de la intermata es de especial interés para la alimentación del ganado por sus mayores valores nutricionales respecto al de las matas, por lo que el aumento de la producción de este estrato aumenta la capacidad de los campos para alimentar al ganado (Balbuena et al., 2003; Bremm et al., 2012). Por su parte, el porcentaje de biomasa verde de

una comunidad, independientemente de las especies que la compongan, favorece el consumo voluntario de los herbívoros al disminuir la proporción de tejido de sostén (Nelson & Moser, 1994; Baumont et al., 2000; Marcón et al., 2023).

Los disturbios realizados en verano pueden ser una alternativa útil para reducir el riesgo de incendios y mejorar la receptividad ganadera del pastizal. Las plantas que maduran o avanzan en sus estados fenológicos hacia la floración disminuyen su calidad forrajera (Sanderson & Wedin, 1989; D`Agostini, 1997; Slanac et al., 2011; Marcón et al., 2023). La acumulación de biomasa seca en pie disuade el consumo voluntario de los animales (Sala et al., 1986; Baumont et al., 2000; Bernardis et al., 2005; Golluscio et al., 2015). Esta situación aumenta el riesgo de incendio espontáneo (Leonard et al., 2010). Por tales motivos, se vuelve necesario realizar una remoción de la biomasa senescida, reiniciando el ciclo de crecimiento de las plantas. Asimismo, los disturbios estivales son una alternativa para mejorar las condiciones de receptividad del pastizal en invierno, que es el momento del año cuando la cantidad y calidad del forraje son más limitantes para la producción ganadera (McNaughton et al., 1991; Baumont et al., 2000; Irisarri & Oesterheld, 2020; Preliasco, 2013; Kurtz et al., 2018; Oyarzábal & Oesterheld, 2022).

Los disturbios en verano mejoran la calidad forrajera del pastizal más que los cortes realizados en invierno. Las distintas partes de la planta, como las hojas, las vainas y los tallos reproductivos, presentan diferentes calidades forrajeras, siendo las hojas las de mayor calidad, seguidas por las vainas y, finalmente, los tallos reproductivos (Griffin & Jung, 1983; Ugherughe, 1986). Por este motivo, la predominancia de uno u otro órgano en la biomasa aérea del pastizal afecta a la calidad global del sistema. Los tallos reproductivos mueren luego de la floración, incorporando abundante material senescido de muy bajo valor nutricional a

la biomasa aérea (McKendrick et al., 1975). Los cortes en verano, además de reducir la producción de órganos florales (Fidelis & Blanco, 2014), removieron los macollos vegetativos y reproductivos que habían florecido y los que quedaban por florecer (Pavlovic et al., 2011; Craine et al., 2012; Fidelis & Blanco, 2014). En consecuencia, hubo una menor proporción de tallos reproductivos secos a lo largo del año, en comparación con los cortes en invierno y sin disturbar. En contraposición, los cortes en invierno sólo remueven macollos vegetativos, ya que los macollos reproductivos ya están muertos en invierno.

Los cortes en verano remueven gran parte de la biomasa aérea, lo cual además de inhibir la floración de manera similar que la ausencia de disturbios (Fidelis & Blanco, 2014), disminuye el consumo de agua (Liang et al., 2002), aumentando así su disponibilidad para el rebrote de otoño e invierno. De esta manera, los cortes en verano disminuyen el consumo de agua debido a la remoción de los macollos reproductivos y a la disminución de la biomasa transpirable. Por su parte, en los sistemas sin disturbar, esta reducción del consumo de agua se debe principalmente a la disminución de la actividad de los macollos reproductivos, ya que la ausencia de disturbios disminuye significativamente la floración en el pastizal (Fidelis & Blanco, 2014).

Los cortes en invierno redujeron, por su parte, la PPNA de la intermata, probablemente porque la elevada tasa de crecimiento de la intermata durante primavera-verano (Nelson & Moser, 1994; Craine et al., 2012) indujo un elevado consumo de la humedad del suelo, disminuyendo así su disponibilidad para el crecimiento invernal (Zhang & Schilling, 2006). Estos cortes durante otoño-invierno también redujeron la PPNA invernal de las matas. Esto probablemente se debe a que como el período de activo crecimiento de las matas se concentra durante primavera-verano (Dávila, 1988; Hulbert, 1988; Fidelis &

Blanco, 2014; Kurtz et al., 2018), tan alta tasa de crecimiento reduce la disponibilidad de agua para el crecimiento de otoño-invierno (Zhang & Schilling, 2006) y por ende el crecimiento invernal (Richards & Caldwell, 1985; Dávila, 1988; Feldman et al., 2004; Bernardis et al., 2017).

Ambas épocas de cortes mantuvieron niveles altos de riqueza de especies respecto al testigo, pero principalmente los cortes en invierno, que además de tener los mayores niveles de riqueza también aumentaron su diversidad florística. El aumento de la riqueza y diversidad florística luego de los disturbios es consistente con lo reportado para los pastizales tropicales y subtropicales húmedos (Buisson et al., 2019; Fischer et al., 2019), ya que al remover la cobertura del estrato superior se mejora la disponibilidad de recursos para las especies subordinadas.

Los cortes en verano redujeron la cobertura, en orden de importancia decreciente (autovector $> 0,30$), de *Paspalum notatum*, *Dolichopsis paraguariensis*, *Paspalum plicatulum*, *Axonopus sp*, *Desmodium Incanum* y *Marsilea sp* en el componente principal número 1 (26,6 %) y aumentaron levemente la de *Steinchisma laxum* y *Eryngium ebracteatum* en el componente principal número 2 (18,2 %) entre el 2020 y el 2021. Las especies del componente principal número 1 son de crecimiento primavera estivo otoñal de porte rastrero o postradas (Contreras et al., 2015), las cuales se ven sensiblemente perjudicadas ante la escasez de agua debido a una menor densidad de raíces a mayores profundidades (Craine et al., 2003). Es probable que, al remover la biomasa aérea en verano el suelo pierda capacidad de infiltración (Wang et al., 2023) durante los meses de mayores temperaturas y precipitaciones (ver Figura 2.2 del capítulo 2), provocando una disminución en el contenido de agua en el suelo, exacerbado por la sequía (Figura 3.2).

Los cortes en invierno mantuvieron una elevada cobertura estival de *S. laxum* y *E. ebracteatum* entre años, las cuales son especies hidrófilas (GBIF.org, 2023d; GBIF.org, 2023e), lo que indicaría un mayor contenido de agua en el suelo. Sin embargo, la ausencia de disturbios mostró similares coberturas de especies a las encontradas en todos los sistemas durante el invierno (Figura 3.10). Por último, los cortes en verano provocaron cambios en la cobertura de los grupos fisonómicos de pastos erectos hacia plantas herbáceas en verano en mayor medida que los cortes en invierno y en las ciperáceas en invierno entre los años 2020 y 2021. Sin embargo, el sistema sin cortes mantuvo una cobertura de grupos fisonómicos similar a las encontradas durante invierno en los tratamientos con cortes en verano e invierno. Nuestros resultados fueron similares a los reportados por Brockway et al. (2002) en una pradera de pastos cortos en Nuevo México en Estados Unidos bajo quemas de verano e invierno. En esa investigación, las quemas invernales maximizaron la riqueza de especies y la cobertura de Poaceas, pero redujeron la cobertura de herbáceas. En cambio, los cortes en verano promovieron un aumento en la cobertura de las herbáceas entre años durante el verano (Figura 3.11).

3.5.2 Análisis comparativo de los hallazgos

La PPNA total anual no fue distinta entre los tratamientos, tal como reportaron Engle et al. (1998) para un pastizal de Oklahoma (EEUU) sometido a distintas frecuencias de quemas y dominados por *Sorghastrum nutans* (L.) Nash y *Andropogon gerardii* Vitma, dos especies que forman matas de morfología similar a la de *S. setosum*. La PPNA total de los tratamientos en promedio (10600 kg MS.ha⁻¹.año⁻¹) fue mayor a la estimada a partir las precipitaciones del sitio experimental ~7232 kg MS.ha⁻¹.año⁻¹ (Sala et al., 1988). Esta diferencia puede ser atribuida a que el sitio experimental recibe agua de escurrimiento de

zonas más altas, alternando incluso ciclos de anegamiento (Ledesma & Zurita, 1995). Los valores de PPNA registrados fueron similares a los reportados por Massa et al. (2014) de $\sim 11000 \text{ kg MS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ en un pastizal de la provincia de Santa Fe dominado por *Panicum prionitis* Nees.

La PPNA promedio anual de la intermata registrada en las parcelas cortadas ($7800 \text{ kg MS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$) fue mayor que la encontrada por Massa et al. (2014) en la intermata luego de un solo corte anual durante primavera ($\sim 250 \text{ kg MS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$). Es probable que las matas de *Panicum prionitis*, al ser cortadas durante la primavera, hayan cubierto el suelo rápidamente, sombreando así a la intermata y disminuyendo fuertemente su crecimiento (Graham et al., 1988; Hulbert, 1988). El hecho de que las matas de *P. prionitis* sean de mayor tamaño que las de *S. setosum* (Marchetti & Aceñolaza, 2011) puede provocar una mayor competencia sobre la intermata (Lieth & Whittaker, 1975; MacDougall & Turkington, 2007; Bricca et al., 2020).

Los valores de PPNA anual promedio de las matas fueron similares a los reportados por D'Agostini, (1997) para *S. setosum* sometida a un único corte anual ($\sim 7500 \text{ kg MS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$) pero mayores a los $\sim 4080 \text{ kg MS}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ reportados por Bernardis et al. (2005) dentro de la misma zona de estudio en que se realizó nuestro trabajo. Sin embargo, en el último caso es probable que las parcelas hayan sido pastoreadas durante el período experimental debido a que el experimento se realizó bajo pastoreo continuo y que las parcelas fueron cortadas sólo 2 meses antes de realizarse los muestreos de biomasa.

Se cuenta con referencias locales e internacionales que respaldan los efectos beneficiosos de los disturbios realizados en verano en la PPNA de la intermata, en comparación con aquellos que ocurren en invierno. Entre ellos se destaca el trabajo de

Preliasco (2013) sobre pajonales de *S. setosum* y *Andropogon lateralis*, donde se compararon quemas de verano y de otoño, y el de Howe (1994) sobre un pastizal dominado por la paja *Andropogon gerardii* Vitma en Wisconsin (USA) sometido a quemas invernales y estivales, cuya intermata estaba dominada por *Agropyron repens* (L.) P. Beauv.

3.5.3 Consecuencias para el manejo ganadero

Diversos factores pueden llegar a tener mayor importancia que la PPNA como determinantes de la receptividad ganadera, entre ellos la calidad del forraje verde (Irisarri et al., 2014), la acumulación de biomasa seca en pie (Cingolani et al., 2005) o la estacionalidad de la producción (Golluscio et al., 2015). En los pajonales de *S. setosum*, pese a su elevada PPNA primaria, la receptividad ganadera está limitada por la escasa calidad y la alta estacionalidad de la producción forrajera, lo cual impacta en la ganancia de peso diario y provoca el deterioro en la fertilidad de las vacas que llegan al servicio con baja condición corporal (Boetto & Melo, 2004). Algunas de las especies características de la intermata, que crecen subordinadas a las matas, presentan buenos valores nutricionales y alta PPNA forrajera (Balbuena et al., 2003; Bissio, 2014). En los pajonales dominados por *S. setosum*, el valor nutricional global de los pajonales es máximo en primavera y luego disminuye a medida que las plantas maduran y florecen, aumentando el contenido de lignina y disminuyendo el de proteínas (Sampedro et al., 2004; Irisarri et al., 2022). El problema alcanza su mayor magnitud durante el invierno, cuando el contenido de proteína bruta desciende al 4-6 % (Slanac et al., 2011) y la digestibilidad in vitro al 25.3 % (Bernardis et al., 2005). Dicha caída del valor forrajero invernal es muy pronunciada debido a la mala

calidad de las matas y la casi despreciable presencia de especies de crecimiento invernal (Bernardis et al., 2005, 2017; Fernández et al., 2011).

Tradicionalmente se practican quemas invernales (Preliasco, 2013), ocasionando situaciones similares a las observadas al realizar los cortes en invierno, donde la PPNA se acumula fuertemente en primavera y verano, pero es casi nula durante otoño e invierno. Los resultados presentados en este capítulo sugieren la conveniencia de realizar los disturbios durante el verano, cuando el pastizal se encuentra en activo crecimiento. Esto permitiría mejorar la producción invernal de la intermata, así como mejorar el porcentaje de biomasa verde invernal de los dos estratos que caracterizan a los pajonales dominados por *Sorghastrum setosum*, las matas y la intermata.

Este estudio mejora nuestro conocimiento sobre el uso virtuoso de los disturbios como herramientas que ayuden a preservar las comunidades de pastizal a la vez de mejorar sus aptitudes ganaderas. En gran parte del mundo – y particularmente en las regiones templadas cálidas y tropicales húmedas –, los pastizales son el principal recurso forrajero (Ash et al., 1997; Boval & Dixon, 2012). Nuestros hallazgos contribuyen así al diseño de políticas públicas que reglamenten y promuevan las buenas prácticas de conservación y producción ganadera en pastizales naturales. Sin embargo, se debe tener en cuenta que este estudio se circunscribe a las comunidades dominadas por *Sorghastrum setosum* en los sitios donde convive con especies subordinadas como *Paspalum notatum*, *Paspalum plicatulum* y *Cyperus entrerrianus*, entre otras. Se sugiere la conveniencia de replicar estudios similares en otras comunidades que cubren importantes superficies como es el caso de los pajonales de paja boba (*Paspalum intermedium*) y los espartillares (*Elyonurus muticus* (Spreng.) Kuntze), entre otras. De la misma manera, queda por explorar el impacto de las diferentes

prácticas de manejo (quemadas prescritas, pastoreo intensivo, labranza, rolados y herbicidas químicos) sobre los distintos estratos, sin dejar de lado variables clave de la producción ganadera, en particular la ganancia de peso diario bajo diferentes cargas.

3.6 Conclusión

- Los cortes de las matas en el verano promovieron la PPNA de la intermata (en particular en invierno), pero no afectaron la PPNA total del sistema.
- Los cortes de las matas en verano aumentaron el porcentaje de biomasa verde de las matas y de la intermata durante todo el año, mientras que los cortes en invierno sólo generaron un alto porcentaje de biomasa verde en la intermata durante el verano.
- Los cortes en invierno redujeron la PPNA de las matas y de la intermata, así como la PPNA total durante otoño-invierno.
- A lo largo del tiempo, la cobertura de las especies en los tratamientos fue cambiando debido a una disminución general de especies Poaceas hacia una fisonomía tendiente a las herbáceas y las ciperáceas.
- La diversidad y la riqueza fueron máximas con los cortes en invierno y mínimas en ausencia de disturbios.
- En general, los resultados sugieren que los cortes en verano podrían ser una práctica beneficiosa para mejorar la PPNA y reducir el riesgo de incendios. Por otro lado, los cortes en invierno podrían ser beneficiosos para conservar la riqueza y diversidad de la comunidad, pero es necesario considerar sus efectos negativos en la PPNA invernal.

CAPITULO 4: Variables morfogénicas de las especies clave de dos estratos de un pajonal subtropical – Su implicancia en las decisiones de manejo del pastizal

4.1 Introducción

Debido a la importancia productiva y ambiental de los pastizales es necesario generar información que permita mejorar su gestión bajo uso ganadero. Los pastizales templados cálidos y tropicales húmedos, son la principal fuente de alimento para el ganado doméstico (Ash et al., 1997; Lemaire et al., 2000; Kruska et al., 2003). Estos pastizales se destacan por su elevada PPNA, el principal factor determinante de la capacidad de carga animal en sistemas naturales (McNaughton et al., 1991). Sin embargo, la dificultad del manejo de las cargas radica, en parte, en una marcada estacionalidad de la PPNA del pastizal (Sala et al., 1988; Yang et al., 2008), que se suma a la alta variabilidad interanual, generada tanto por las grandes fluctuaciones de las precipitaciones (Piipponen et al., 2022), como a la incidencia de disturbios como los incendios espontáneos (Skinner & Nelson, 1995; Lemaire & Agnusdei, 2000). Por tales motivos, las estrategias de manejo del pastizal y el pastoreo deben ser dinámicas, usando indicadores de la condición del pastizal que permitan tomar decisiones que beneficien el desarrollo de las especies de mayor valor forrajero. Por esas razones, resulta crucial desarrollar estrategias de pastoreo que busquen no solo mejorar la productividad secundaria, sino también reducir la frecuencia y peligrosidad de los incendios al controlar la acumulación de la biomasa seca en pie (Kurtz et al., 2018). El conocimiento de las variables morfogénicas de las especies clave de estos pastizales es esencial para el desarrollo de tales estrategias.

En los pajonales de paja amarilla (*Sorghastrum setosum* (Griseb.) Hitchc.) del Este del Chaco hemos documentado la existencia de una competencia asimétrica entre los dos

estratos que los componen: las matas de paja amarilla, dominantes y poco preferidas, y los pastos cortos, ciperáceas y dicotiledóneas que crecen entre ellas (“tapiz intermata”), mucho más preferidos (ver Capítulo 2). Las matas son capaces de utilizar todos los recursos que usa el tapiz intermata pero éste solo puede usar aproximadamente la cuarta parte de los recursos que utilizan las matas. Asimismo, hemos encontrado que, cuando se defolian las matas, las especies de la intermata tienen capacidad de aumentar más rápidamente su PPNA, en respuesta a la liberación de recursos resultante de dicha defoliación, que las propias matas (ver Capítulo 3). Desde el punto de vista ganadero, esto es particularmente importante cuando la defoliación ocurre en verano porque esa rápida respuesta del tapiz intermata permite aumentar su PPNA anual (no así la de las matas) y – sobre todo – la calidad del forraje durante el invierno, que es la época donde la cantidad y la calidad del forraje son mínimas. La respuesta diferencial de ambos estratos a la defoliación del estrato dominante podría deberse a que las especies del tapiz intermata tienen una mayor tasa de crecimiento que las matas en condiciones de alta disponibilidad de recursos (Hirata & Pakiding, 2002; Machado et al., 2013; Santos et al., 2013). En este capítulo se compararán las especies dominantes de ambos estratos en términos de sus variables morfogénicas más ligadas a la tasa de crecimiento.

La morfogénesis es el proceso de desarrollo de las partes de la planta (Sugiyama, 1995). Ese proceso está caracterizado por una serie de variables morfogénicas, propias de cada especie y directamente relacionadas con la expresión genética y con factores ambientales, que determinan tanto los patrones de crecimiento de las plantas como su morfología (Wilhelm & McMaster, 1995). Entre las variables que determinan la morfogénesis se destacan la tasa de aparición foliar, o su inversa el filocrono, la tasa de elongación foliar, la tasa de aparición de macollos y la vida media foliar (Lemaire & Agnusdei, 2000). A su vez, algunas de las variables morfogénicas muestran cambios

plásticos en respuesta a factores del ambiente (Schulz et al., 2023). La temperatura es el principal factor que afecta la morfogénesis, sin embargo, la tasa de elongación foliar también está influenciada por la fertilidad del suelo y tanto la tasa de elongación foliar como la tasa de aparición de macollos están influenciadas por la calidad de la luz (relación Rojo/Rojo lejano) (Paciullo et al., 2011; Schulz et al., 2023). La morfogénesis determina las variables estructurales como el tamaño de hoja, el número de hojas por macollo y la densidad de macollos (Lemaire & Agnusdei, 2000), cuyo producto es el índice de área foliar. Justamente el índice de área foliar es el factor determinante de la proporción de la radiación fotosintéticamente activa incidente que las plantas son capaces de absorber durante el proceso fotosintético, la cual, junto con la eficiencia de uso de la radiación, determinan la PPNA del canopeo (Monteith, 1972).

La estacionalidad de la PPNA forrajera depende en gran medida de la temperatura, debido a que las variables morfogenéticas están estrechamente relacionadas con ella (Lemaire & Millard, 1999). Por ejemplo, la temperatura base – la temperatura por debajo de la cual la tasa de aparición foliar se hace nula – ayuda a predecir los momentos del año en que comienza y termina la estación de crecimiento de las diferentes especies que componen una comunidad (Lemaire & Chapman, 1996; Nasca et al., 2020). La tasa de aparición foliar y la tasa de elongación foliar son indicadores de la velocidad de crecimiento del pasto, lo cual está relacionado con el desarrollo del índice de área foliar y la PPNA (Cruz & Boval, 2000). La vida media foliar y el filocrono, por su parte, están relacionados con la vida media foliar y la tasa de aparición foliar respectivamente (Lemaire et al., 2009). Estos parámetros pueden influir tanto en la cantidad como en la calidad del forraje disponible para el ganado (Islam & Hirata, 2005) y por lo tanto en la productividad y rentabilidad de la producción ganadera (Baumont et al., 2000). Así, los estudios de las variables morfogenéticas de las

principales especies que coexisten en los pastizales utilizados como alimento para el ganado doméstico, son necesarios para mejorar la eficiencia y sostenibilidad de la producción ganadera (Lemaire et al., 2000). La comprensión de la dinámica de crecimiento de los estratos en competencia permite desarrollar mejores estrategias de manejo de los pastizales para mejorar los índices productivos y biológicos de cada comunidad.

Las variables morfogenéticas guardan estrecha relación con las normas de pastoreo sustentable. Por ejemplo, el filocrono resulta constante cuando se mide en unidades de tiempo térmico (Eggers et al., 2004). Así, si el tiempo de ocupación de la parcela de pastoreo es menor que el filocrono, no hay riesgo de que los animales consuman hojas recién aparecidas, y por lo tanto aún no expandidas. Esta norma permitiría conservar el vigor de las plantas evitando la defoliación de hojas jóvenes que estén importando carbono y nutrientes de otros órganos de las plantas (Lemaire & Agnusdei, 2000). Asimismo, se considera recomendable un tiempo de descanso tal que permita que las plantas recuperen su máximo número de hojas vivas por macollo posible, lo cual ocurre luego de transcurrida una vida media foliar post-defoliación (Insua, 2018). Sin embargo, esta última norma debe ser relativizada ya que, por ejemplo, en especies C_3 , prolongando moderadamente el descanso más allá de una vida media foliar, se logra que el canopeo continúe acumulando biomasa verde de buena calidad. Por el contrario, en especies C_4 se recomiendan descansos menores a una vida media foliar porque con descansos más largos van a senescer rápidamente perdiendo mucha calidad (Pavlovic et al., 2011; Craine et al., 2012; Fidelis & Blanco, 2014; Nasca et al., 2020). En este marco, y con estas salvedades, el conocimiento del filocrono y la vida media foliar de una especie dada es clave para diseñar el manejo del pastoreo más sustentable para ella.

El problema se torna más interesante aun cuando se considera una comunidad integrada por varias especies. En efecto, muchas veces coexiste una especie de alta tasa de

aparición foliar, y por ende de corta vida media foliar, con otra con las características opuestas (es decir, una especie “rápida” y otra “lenta”, respectivamente) (Machado et al., 2013; Santos et al., 2013). Si se diseña el pastoreo de acuerdo a los requerimientos de la especie rápida (es decir, ocupaciones y descansos cortos), no habrá riesgo de que los animales consuman hojas recién aparecidas de la especie lenta, cuyo filocrono es mucho más largo que el de la rápida (Lemaire & Agnusdei, 2000). Sin embargo, las plantas de la especie lenta perderán vigor paulatinamente porque sus macollos siempre serán vueltos a defoliar antes de que alcancen su máximo número de hojas verdes (Fischer et al., 2019). Como contrapartida, si se diseña el pastoreo de acuerdo a los requerimientos de la especie lenta, las plantas de la especie rápida se verán muy perjudicadas porque los animales comerán las hojas recién aparecidas (Carnevali, 1995). Por otro lado, las cargas desiguales sobre distintas especies, o incluso sobre distintos individuos de una misma especie, inducen a la acumulación de material senescido y cañas florales, lo cual reduce no solamente la calidad forrajera de las plantas sino también su fotosíntesis debido al sombreado al que se van sometiendo las hojas jóvenes (MacDougall & Turkington, 2007).

Existen diferentes tipos de modelos matemáticos que intentan describir la dinámica del crecimiento de las especies de interés para la ganadería, con principal énfasis en las especies de mejor calidad forrajera (Rymph, 2004; Pedreira et al., 2011; Lara et al., 2012; Moreno et al., 2014; Nasca et al., 2020). Estos modelos usan como insumo a las variables morfogénicas, así como las fluctuaciones ambientales, principalmente la temperatura y las precipitaciones. Si bien la mayoría de estos modelos predictivos se basan en el crecimiento de especies de interés forrajero, el conocimiento de las variables morfogénicas de las principales especies de una comunidad, independientemente de su calidad forrajera, podría usarse para predecir la dinámica de la misma. Por ello, se vuelve necesario contar con

información básica de las variables morfogenéticas de las especies dominantes y subordinadas, así como de sus temperaturas base de crecimiento. Si bien tal información existe para diversos cultivos y especies forrajeras (Weiser et al., 1986; Lemaire et al., 2000; Ojeda et al., 2018), aún es escasa para especies nativas del pastizal. Variables eco-fisiológicas como la eficiencia de uso de la radiación pueden ser extrapoladas, en cierta medida, a partir de plantas de similares características y arquitectura (Weiser et al., 1986; Kiniry et al., 1999). Sin embargo, las variables morfogenéticas pueden ser marcadamente distintas, principalmente entre distintos estratos (Hirata, 1993; Cruz & Boval, 2000; Islam & Hirata, 2005; Machado et al., 2013; Santos et al., 2013). Por otro lado, los trabajos que reportan variables morfogenéticas de especies que crecen en los pastizales tropicales húmedos son escasos, de corta duración y realizados a campo (Machado et al., 2013; Santos et al., 2013). En esta línea, se han realizado varios estudios sobre las variables morfogenéticas de *Paspalum notatum* Flüggé, considerada una especie de interés forrajero por su calidad nutricional para el ganado (Pakiding & Hirata, 2001; Eggers et al., 2004; Islam & Hirata, 2005; Schulz et al., 2023). Sin embargo, son escasos los estudios sobre *Sorghastrum setosum* al tratarse de una especie de escaso valor forrajero. Por otra parte, parámetros clave para los modelos, como las temperaturas base de crecimiento, no están claramente definidos para ninguna de las dos especies (Machado et al., 2013; Santos et al., 2013). La rápida respuesta de *Paspalum notatum* a la defoliación de *Sorghastrum setosum* sugiere que la primera posee mayor tasa de crecimiento que la segunda (ver capítulo 3), lo cual se reflejaría en alguna de sus respectivas variables morfogenéticas.

4.2 Objetivo

Cuantificar las variables morfogenéticas de *Sorghastrum setosum* y *Paspalum*

notatum y analizar las implicancias que tienen sobre las decisiones de manejo del pastoreo.

Hipótesis: Las especies del estrato inferior en pastizales biestratificados (o las especies estoloníferas o de similar morfología), tendrán variables morfogénicas más compatibles con una alta tasa de crecimiento que las especies del estrato superior (o las especies cespitosas).

Predicción: Los macollos de *Paspalum notatum*, al ser una especie estolonífera, producen una mayor cantidad de hojas por unidad de tiempo que los macollos de *S. setosum*, por lo que tendrán un filocrono más corto, una mayor tasa de aparición foliar y una menor vida media foliar.

4.3 Materiales y Métodos

Para poner a prueba la hipótesis, se cultivaron plantas en una cámara de cultivo controlado seteada a temperaturas constantes de 7, 10, 15, 20 y 24 °C, durante 29 días consecutivos para cada temperatura. En cada caso se colocaron 5 individuos de *P. notatum* y 5 de *S. setosum* en macetas de 1 litro. Debido a que la acumulación de biomasa de *P. notatum* está fuertemente influenciada por el fotoperíodo (Sinclair et al., 2001), se decidió colocar a las plantas bajo regímenes diarios de 13 hs de luz y 11 de oscuridad simulando las horas de luz a las que crecen durante la época de activo crecimiento (Bartholomew, P. 2014). La humedad atmosférica dentro de la cámara se mantuvo por encima del 70 % durante todo el experimento.

Debido a las limitaciones de acceso a una cámara de cultivo controlado impuestas por el confinamiento generado por la pandemia del SARS Covid-19, se optó por desarrollar y armar una cámara de cultivo para tal fin. Se usó una heladera con el propósito de aislar del

exterior a las condiciones ambientales internas y para enfriar su interior. Dentro de la cámara de cultivo se instalaron luces led Full Spectrum de 100 watts montadas sobre un disipador de calor de aluminio cumpliendo un doble propósito de simular las horas de luz del día a la vez de ser una fuente de calor. Así se tenía el control sobre la temperatura dentro de la cámara solamente encendiendo y apagando el motor de la heladera. Se desarrolló un rudimentario, pero efectivo sistema para controlar las condiciones de humedad interna, ya que generalmente era alta debido al vapor del agua de riego y a la evapotranspiración de las plantas. Para ello se hizo circular el aire húmedo por un circuito alternativo atravesando una superficie secante de cristales de Silica Gel y devolviendo el aire seco al interior de la cámara (Imagen 4.1.A). Además, se utilizó una pantalla LCD (Líquido Cristal Display) de 16 columnas y 2 filas para monitorear y programar *in situ* los factores ambientales dentro de la cámara de cultivo. En la fila superior se indican – de izquierda a derecha – los valores de temperatura, humedad relativa y la hora del día. En la fila inferior se visualizan en el mismo orden los valores seleccionados para cada variable. Si en la fila superior se indican valores de 25 °C, 96 % y 10, eso quiere decir que dentro de la cámara de cultivo la temperatura es 25 °C, hay 96 % de humedad relativa y son las 10 hs am. En cambio, si se lee en la fila inferior valores de 25 °C, 90 % y 13, estos indican que se programaron las condiciones internas a 25 °C, 90 % de humedad relativa y un régimen diario de 13 horas de luz con 11 de oscuridad (Imagen 4.1.B). La selección de los valores de las variables se realizaba mediante una perilla giratoria con un botón y un sencillo sistema de selección y programación de las variables (ver detalles en Sussini, 2021a). Teniendo en cuenta que se trata de un nuevo desarrollo, se decidió realizar un monitoreo constante de la temperatura y humedad dentro de la cámara de cultivo. Para registrar la temperatura y humedad atmosférica, se desarrolló un data logger usando un sensor DHT 22 conectado a una placa de desarrollo ESP 8266 NodeMCU 1.0 para enviar los

valores cada 1 hora. Para el envío, recepción, almacenamiento y visualización de los datos en la nube se usaron los siguientes programas y plataformas web de acceso libre y gratuito: Arduino ID, Pushing Box, Google AppScript, Google Sheets y Google Site. Esto permitió el registro y monitoreo constantes de las variables dentro de la cámara de cultivo, dándonos la posibilidad de intervenir en los casos que presenten fallas en el suministro eléctrico o de otro tipo (Imagen 4.1.C). Los datos almacenados en la nube se usaron para hacer gráficos dinámicos con actualizaciones cada 1 hora y promedio diario con Google Sheets, para subirlo a Google Site y poder visualizarlo en la pantalla del celular mediante un enlace web (Imagen 4.1.D y E). Los programas desarrollados para el funcionamiento de la cámara de cultivo y del Data logger fueron redactados en lenguaje de programación C++ y JavaScript (ver detalles en Sussini, 2021b).

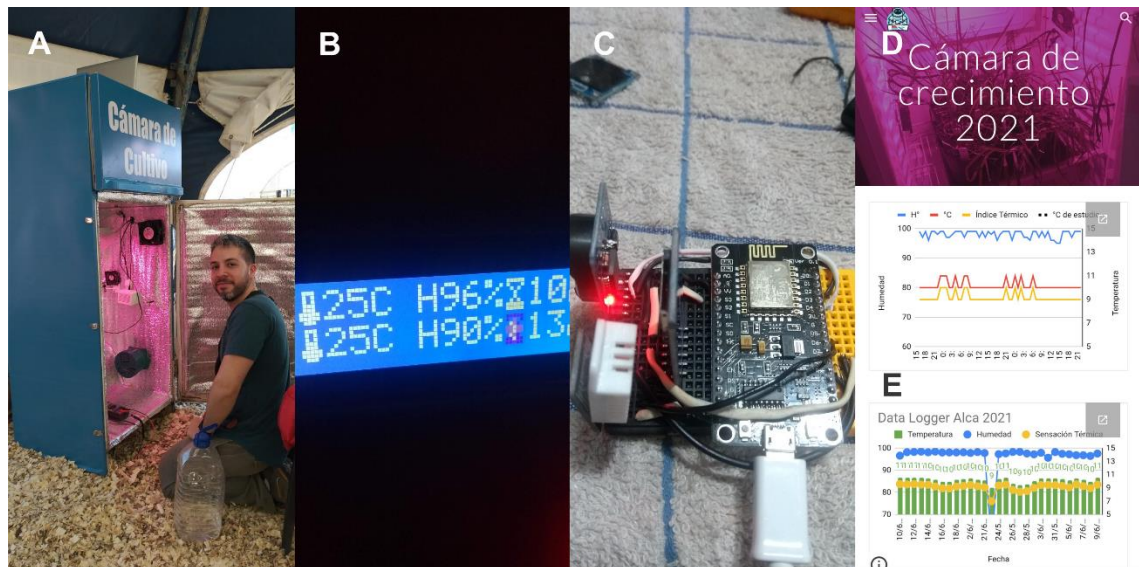


Imagen 4.1: A) Fotografía de la cámara de cultivo controlado desarrollada para el experimento, expuesta en el Stand de la EEA INTA Colonia Benítez en la Expo Ganadera organizada por la Sociedad Rural de Resistencia entre los días 11/08/2022 y 14/08/2022. B) Pantalla de monitoreo y programación in situ de las variables controladas dentro de la cámara de cultivo. C) Data logger sin su caja protectora programado para el registro en la nube de la temperatura y humedad relativa. D) Captura de la pantalla de un celular en donde se observan en el gráfico superior (D) los registros de temperatura (rojo), humedad relativa (azul) e índice térmico (amarillo) dentro de la cámara de cultivo

cada 1 hora. En el gráfico inferior (E) se muestra el promedio diario de los mismos parámetros, y a diferencia del gráfico superior, la temperatura se indica con barras de color verde.

4.3.1 Material vegetal

Las plantas de *S. setosum* y de *P. notatum* fueron recolectadas del sitio experimental descrito en los capítulos 1, 2 y 3. Luego fueron separadas en macollos, recortando sus hojas con el propósito de disminuir su transpiración, para posteriormente ser trasplantados en speedling con alveolos de 80 cm³ de capacidad (Imagen 4.2).

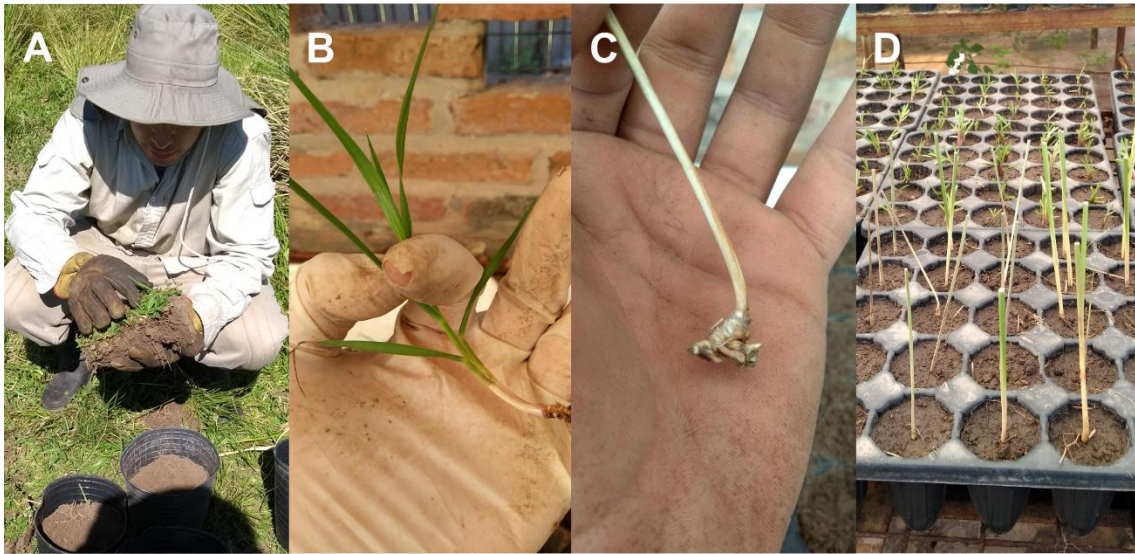


Imagen 4.2: Recolección y propagación del material vegetal. A) recolección de plantas, B) macollo de *Paspalum notatum*, C) macollo de *Sorghastrum setosum* y D) Speedling con plantines de ambas especies en invernáculo.

Se utilizó turba negra como sustrato principal fertilizando cada litro de sustrato con 10 g de fertilizante de liberación lenta que contiene tanto macro como micro nutrientes (Ver Apéndice 2). Para obtener plantines de *S. setosum* y de *P. notatum*, los mejores resultados se obtuvieron al cultivar los speedlings bajo cubierta plástica en micro túnel con 2 turnos de riego al día durante 2 minutos por turno. Una semana antes del inicio del experimento, fueron

seleccionadas las plantas más sanas y similares en tamaño, ya que a medida que las plantas crecen el filocrono puede variar (Skinner & Nelson, 1995). Por último, antes de colocar las plantas dentro de la cámara de cultivo se eliminaron las hojas secas, dejando las hojas verdes intactas (Briske & Heitschmidt, 1991; Lemaire et al., 2009).

4.3.2 Variables de estudio

En cada planta se seleccionaron macollos vegetativos de similares características morfológicas (Skinner & Nelson, 1995) y se los marcó con hilo de nylon en la base para su seguimiento en el tiempo. Para registrar la aparición de hojas nuevas, se marcó la punta de la hoja más joven de cada macollo con una tinta acrílica blanca no tóxica de base acuosa. También se registró la longitud de la primera hoja aparecida, desde el extremo superior de la lámina hasta la lígula de la hoja anterior. Los macollos que se volvieron reproductivos o se murieron fueron excluidos de las mediciones y se los reemplazó por nuevos macollos vegetativos. Las mediciones se realizaron 3 veces a la semana y luego de cada medición, fue aleatorizada la distribución de las plantas dentro de la cámara de cultivo.

4.3.3 Análisis de los datos

Para cada temperatura evaluada, se calculó la tasa de aparición foliar como el cociente entre el número total de hojas aparecidas dividido por el número de días transcurridos (hojas.día⁻¹). Una hoja se consideró como “aparecida” cuando se hizo visible el extremo superior de su lámina. Con los 5 valores de las tasas de aparición foliar obtenidos para cada especie bajo cada temperatura evaluada, se realizó una regresión lineal de la tasa de aparición foliar (hojas.días⁻¹) = a + b.t (°C), siendo “a” la ordenada al origen, “b” la pendiente de la

recta y “t” la temperatura bajo estudio. Para estimar la tasa de aparición foliar en hojas.mes⁻¹ se multiplicó la tasa de aparición foliar en hojas.día⁻¹ por el promedio de días que tienen los meses (30,4 días). Luego para conocer la temperatura base, se despejó “t” correspondiente a la tasa de aparición foliar = 0, como $t = -a/b$. Para las tasas de elongación foliar, se calculó el crecimiento de la hoja más nueva en milímetros, como la diferencia entre la longitud de la lámina alcanzada al finalizar las mediciones menos la longitud al inicio para cada temperatura. Luego se hizo un cociente entre el crecimiento de la hoja más nueva y el número de días transcurridos durante las mediciones (tasa de elongación foliar en mm.día⁻¹). A partir de esos valores de la tasa de elongación foliar, se ajustó una regresión lineal de la tasa de la elongación foliar (mm.días⁻¹) = a' + b'.t (°C), siendo “a' ” la ordenada al origen, “b' ” la pendiente de la recta y “t” la temperatura bajo estudio. El filocrono en días.hoja⁻¹ se estimó como la cantidad de días necesarios para la aparición de una hoja, usando la inversa de la tasa de aparición foliar para cada temperatura (1.tasa de aparición foliar⁻¹). El filocrono en grados días, el cual es un valor constante, se estimó teniendo en cuenta la temperatura base calculada previamente, como el filocrono en grados días = filocrono en días * (t temperatura base). La vida media foliar se estimó como el producto del filocrono en hojas.mes⁻¹ por el número de hojas vivas por macollo (Lemaire & Agnusdei, 2000). La permanencia de las plantas a una misma temperatura dentro de la cámara de crecimiento fue más corta que la vida media foliar y por lo tanto raramente los macollos alcanzaron sus máximos valores de número de hojas vivas. Como consecuencia, para obtener los valores de vida media foliar se utilizaron los valores de número de hojas vivas registrados por Machado et al. (2013) en Santa María (Brasil), donde las condiciones climáticas son similares a nuestro sitio de estudio (Kottek et al., 2006): 2,9 y 5,5 hojas vivas por macollo para *S. setosum* y *P. notatum*, respectivamente. Las diferencias entre especies en las pendientes de la tasa de aparición foliar

y la tasa de elongación foliar en función de la temperatura se analizaron con un valor de significancia de $\alpha = 0,05$ utilizando un programa para comparar pendientes (Soper, 2006).

A partir de las estimaciones, se realizó una proyección del filocrono en días por hoja, la tasa de aparición foliar en hojas por mes y la vida media foliar en días de ambas especies a lo largo de un año. A tal efecto se utilizaron las temperaturas medias mensuales de los últimos 52 años tomadas de la estación meteorológica de la Estación Experimental Agropecuaria del INTA Colonia Benítez ($27^{\circ}19'26''S$; $58^{\circ}57'08''O$).

4.4 Resultados

La temperatura base de crecimiento de *P. notatum* y de *S. setosum* no fue significativamente diferente entre especies ($8,11^{\circ}C$ y $7,45^{\circ}C$, respectivamente), ya que las intersecciones al origen de los intervalos de confianza de la tasa de aparición foliar con la cual se determinó la temperatura base de crecimiento, se solapan pudiendo variar entre $6,03$ a $9,07^{\circ}C$ y $1,95$ a $10,12^{\circ}C$ respectivamente. El filocrono fue de 125 y 500 GD para *P. notatum* y *S. setosum* respectivamente. Como consecuencia, la tasa de aparición foliar de *P. notatum* cuadruplicó a la de *S. setosum* ($0,008$ y $0,002$ hojas.GD⁻¹, respectivamente) bajo las diferentes temperaturas analizadas. Se encontraron diferencias estadísticas entre las pendientes de la regresión de ambas especies entre tasa de aparición foliar en función de la temperatura (t valor = $6,19$; $p < 0,0001$, $gl = 46$). No se encontraron diferencias entre especies en los valores de la tasa de elongación foliar expresados en mm.GD⁻¹ ($0,80$ vs $0,76$ para *P. notatum* y *S. setosum*, respectivamente) ni entre las pendientes de las regresiones de la TEF en función de la temperatura (Figura 4.1).

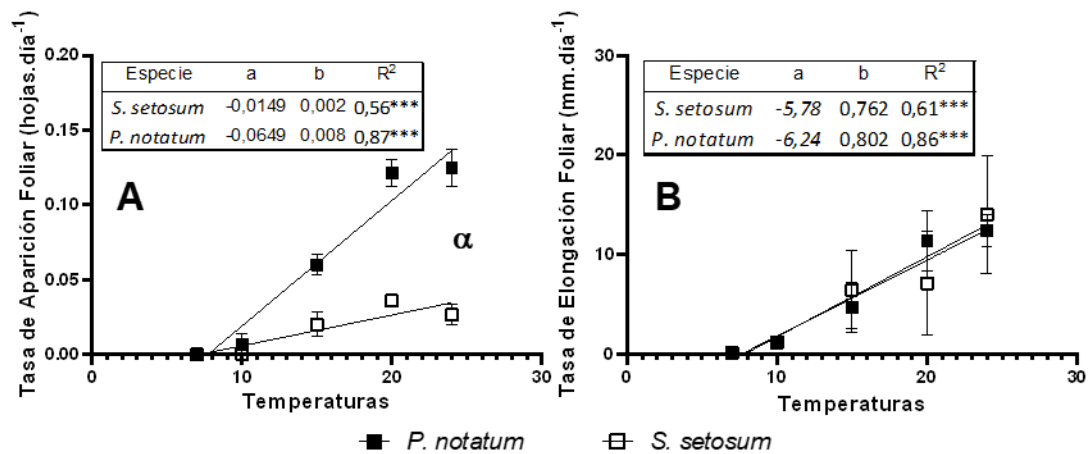


Figura 4.1: A) tasa de aparición foliar y B) tasa de elongación foliar de plantas de *Paspalum notatum* y *Sorghastrum setosum* creciendo en cámara de cultivo a 7, 10, 15, 20 y 24 °C de temperatura durante 29 días consecutivos para cada temperatura. En el eje de las abscisas se muestran las temperaturas de crecimiento. En el eje de las ordenadas en (a) se indica el número de hojas producidas por días y en (b) el crecimiento en milímetros por día de las hojas creciendo bajo cada temperatura. Los cuadrados llenos representan a *Paspalum notatum*, los cuadrados vacíos a *Sorghastrum setosum*. Las barras verticales representan +/- un error estándar respecto a la media de cada variable de cada especie en cada temperatura. Los cuadros insertados resumen las regresiones lineales obtenidas para cada especie. Los asteriscos indican la significancia en las pendientes ($p < 0,001$). α indica diferencias entre pendientes ($p < 0,001$).

Dado que *S. setosum* tuvo un filocrono 4 veces más largo que *P. notatum*, pero algo más de la mitad del número de hojas vivas (2,9 vs 5,5 respectivamente), la vida media foliar de *S. setosum* fue algo más que el doble de la de *P. notatum* (1450 vs 687,5 GD, respectivamente). Como ambas especies no difirieron en la tasa de elongación foliar, esa diferencia en la vida media foliar fue la principal determinante morfogénica del mayor largo total de las hojas de *S. setosum* respecto a *P. notatum* (110 y 52 cm, respectivamente).

Por otro lado, simulando las condiciones térmicas normales de Colonia Benítez, la tasa de aparición foliar en hojas.mes⁻¹ de *P. notatum* es casi 4 veces mayor que la de *S. setosum* durante el verano (4,5 vs 1,2 hojas.mes⁻¹, respectivamente) y el invierno (2 vs 0,5 hojas.mes⁻¹, respectivamente). Por su parte, la vida media foliar de *S. setosum*, expresada en

días.hoja⁻¹, es el doble de la de *P. notatum* tanto en verano como en invierno (76 vs 35 y 163 vs 78 días.hoja⁻¹, respectivamente; Figura 4.2).

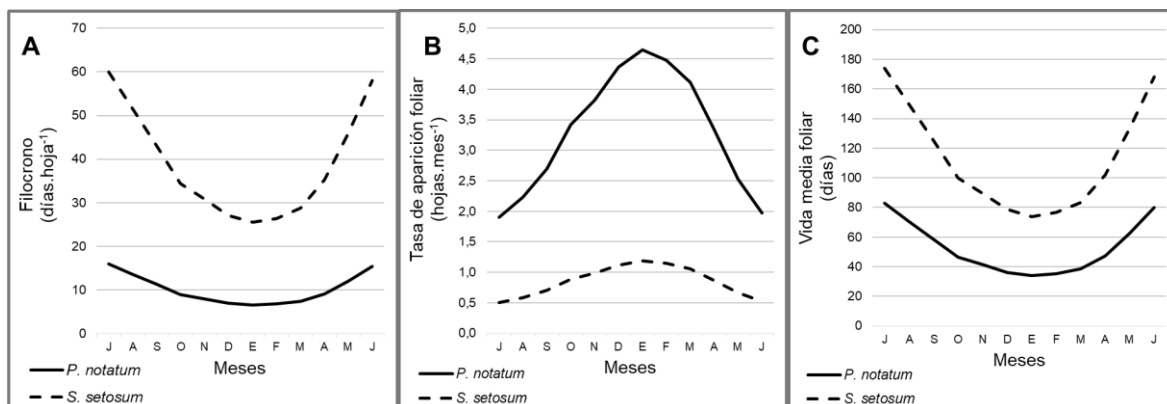


Figura 4.2: Modelo de a) Filocrono, b) Tasa de aparición foliar y c) Vida media foliar de *Paspalum notatum* (línea continua) y *Sorghastrum setosum* (línea discontinua) usando el promedio de las temperaturas mensuales históricas de los últimos 52 años registrados en la estación meteorológica de la EEA INTA Colonia Benítez.

4.5 Discusión

Nuestros resultados apoyaron la hipótesis de que *Paspalum notatum* tendría mayor tasa de crecimiento que *Sorghastrum setosum* y que la misma estaría relacionada con una mayor tasa de aparición foliar y una menor vida media foliar. No registramos, en cambio, diferencias entre ambas especies en términos de la tasa de elongación foliar. Esto podría contribuir a explicar la mayor velocidad de respuesta de *P. notatum* respecto a *S. setosum* en respuesta a la liberación de recursos luego de un disturbio que afecte selectivamente a la especie dominante, la defoliación mecánica en este caso. Dicho disturbio reduciría la intensidad de la competencia asimétrica que las matas dominantes ejercen sobre las especies del tapiz intermata en el pajonal de paja amarilla del Este del Chaco. Esta nueva información resulta de utilidad para sentar las bases de estrategias de manejo del pastizal, ayudando a ajustar el tiempo y frecuencia del pastoreo para mejorar la PPNA vegetal y productividad animal a la vez de influir sobre el crecimiento de los principales estratos de los pajonales.

En comparación con la información disponible en la literatura, los valores de temperatura base de *P. notatum* fueron levemente inferiores al aquí registrado (8,11 °C). Por otra parte, no encontramos registros de temperatura base para *Sorghastrum setosum* en la bibliografía (Cuadro 4.1). Las temperaturas medias mensuales de la región son superiores a las temperaturas básicas de crecimiento de ambas especies (Figura 2.2). Eso sugiere que ambas especies pueden crecer aún durante el invierno, aunque con menor tasa de crecimiento, siempre y cuando no existan otros factores ambientales limitantes. Entre esos factores limitantes se destacan las condiciones de humedad del suelo (Sala et al., 1988; Yang et al., 2008), que es escasa en invierno en el sitio de estudio (Ver figura 2.2 del Capítulo 2), o factores como el fotoperíodo (Skinner & Nelson, 1995).

Cuadro 4.1. Valores de temperatura base y variables morfogénicas hallados en este trabajo y en la bibliografía para las dos especies bajo estudio.

Variable	<i>P. notatum</i>	<i>S.setosum</i>	Tipo de experimento	Fuente
Temperatura base (°C)	8.11	7.45	Cámara de crecimiento	Este trabajo
	6.6	-	Campo	Islam & Hirata (2005)
	7.6	-	Campo	Pakiding & Hirata (2001)
	7.8	-	Campo	Skerman & Riveros (1989)
Filocrono (GD)	125	500	Cámara de crecimiento	Este trabajo
	135	345	Campo	Machado et al. (2013)
	234.7	542	Campo	Santos et al. (2013)
	164	-	Campo	Eggers et al. (2004)
	128-135	-	Campo	Townsend (2008)
152-345	-	Campo	Eggers (1999)	
Vida Media Foliar (GD)	687.5	1450	Cámara de crecimiento	Este trabajo
	704.5	991.9	Campo	Machado et al. (2013)
	980	940	Campo	Santos et al. (2013)
	771-781	-	Campo	Townsend (2008)
Tasa de aparición foliar (hojas.macol ⁻¹ . GD ⁻¹)	0.008	0.002	Cámara de crecimiento	Este trabajo

	0.007	0.0021	Campo	Machado et al. (2013)
	0.0049	0.002	Campo	Santos et al. (2013)
	0-0.23	-	Campo	Islam & Hirata (2005)
	0.005-0.145	-	Campo	Pakiding & Hirata (2001)
Tasa de elongación foliar (mm.hoja ⁻¹ . GD ⁻¹)	0.802	0.762	Cámara de crecimiento	Este trabajo
	0.154-0.158	0.301-0.484	Campo	Machado et al. (2013)
	0.3569	2.739	Campo	Santos et al. (2013)
	0.065-0.35	-	Campo	Eggers (1999)

En general, los valores de filocrono publicados para ambas especies fueron superiores a los obtenidos en nuestro experimento. Sin embargo, en aquellos trabajos en que se midió el filocrono de ambas especies se repitió el patrón aquí hallado: *S. setosum* tuvo un filocrono más largo que *P. notatum*, aunque en ningún caso lo llegó a cuadruplicar como sí ocurrió en nuestro experimento (Cuadro 4.1). Como consecuencia de la relación directa entre el filocrono y la vida media foliar, la misma fue en general más corta en *P. notatum* que en *S. setosum*. Sin embargo, la diferencia entre especies fue menor que la hallada en nuestro trabajo, ya que en ningún caso la vida media foliar de *P. notatum* fue menos del 70 % de la de *S. setosum* (Cuadro 4.1). Dada la relación inversa entre la tasa de aparición foliar y el filocrono, en general los valores de tasa de aparición foliar publicados para *P. notatum* fueron inferiores a los registrados en nuestro experimento. En cambio, los datos de tasa de aparición foliar de *S. setosum* publicados por otros autores fueron muy similares a los de nuestro trabajo. De todas formas, en todos los casos la tasa de aparición foliar de *S. setosum* fue inferior a la de *P. notatum*, pero nunca llegó a ser menos del 30 % (en nuestro caso fue del 25 %; Cuadro 4.1). Los valores de tasa de elongación foliar publicados por otros autores muestran gran heterogeneidad dentro de cada especie y aquellos trabajos que la midieron en

ambas especies no encontraron valores de tasa de elongación foliar similares para ambas, a diferencia de lo encontrado en nuestro experimento (Cuadro 4.1).

La diferencia registrada respecto al filocrono entre nuestro estudio y los trabajos publicados por otros autores, podría deberse principalmente a que nuestros resultados fueron obtenidos a partir de macollos cultivados en cámara de cultivo controlado. En cambio, la mayoría de los otros estudios se realizaron en parcelas implantadas en campo o en pastizales bajo pastoreo de ganado vacuno bajo condiciones ambientales naturales. Esto puede afectar la comparabilidad de los resultados obtenidos, ya que las condiciones experimentales son diferentes. Por ejemplo, los macollos jóvenes tienen vainas mucho más cortas que los macollos de más edad, por lo cual la hoja tarda menos tiempo en emerger del pseudotallo formado por las vainas de las hojas preexistentes, justamente el evento que se debe registrar para calcular el filocrono (Gastal & Lemaire, 2015). Por otro lado, las plantas que crecen en condiciones de campo probablemente vean disminuida su tasa de crecimiento debido a la competencia, tanto inter- como intraespecífica, ejercida por sus vecinos (ver Capítulo 2). Por otra parte, los estudios en campo presentan dificultades para controlar las variables ambientales que influyen en el crecimiento de las plantas, lo que hace que sea difícil separar el efecto de la variable que se desea estudiar de las demás. Además, si bien es cierto que las variables morfogénicas tienen una estrecha relación con la temperatura, también están fuertemente influenciadas por factores como la disponibilidad de agua y – en particular en el caso de la tasa de elongación foliar – la disponibilidad de nitrógeno (Lemaire et al., 2000). Por lo tanto, el estudio de las variables morfogénicas en campo presenta limitaciones debido a lo impredecible de las condiciones ambientales y a la variabilidad edáfica de los sitios (Eggers, 1999). Estos factores pueden disminuir la precisión en la estimación de las variables morfogénicas con respecto a los estudios realizados en cámara de crecimiento, en

los que las variables ambientales pueden ser manipuladas con mayor precisión, permitiendo aislar mejor a los factores bajo estudio, además de ser altamente repetibles.

La vida media foliar y el filocrono son indicadores de los tiempos de descansos y de ocupación de los potreros generalmente usados en pasturas implantadas (Gastal & Lemaire, 2015). Las plantas luego de ser defoliadas utilizan recursos que importan de otras partes de la planta para producir las hojas que reemplazaran a las que fueron removidas (Dwight, 1982; Forwood & Magai, 1992). Hasta poder reponer estos carbohidratos las hojas deben crecer hasta alcanzar un índice de área foliar que les permita generar los suficientes carbohidratos para autoabastecerse y para contribuir al desarrollo de nuevos tejidos (Richards & Caldwell, 1985; Parsons & Penning, 1988; Chapman & Lemaire, 1993). La vida media foliar es el tiempo acumulado en grados días que tarda en desarrollarse una hoja por completo y coincide con el momento en que los macollos defoliados recuperan su máximo número de hojas verdes, lo que coincide aproximadamente con el momento de máxima acumulación de biomasa verde (Lemaire & Agnusdei, 2000). Una mayor frecuencia de pastoreo (i.e. intervalos entre pastoreos más cortos que una vida media foliar) limita el desarrollo de las plantas consumidas al no ser capaces de reponer los carbohidratos y nutrientes extraídos de otras partes de la planta (Richards & Caldwell, 1985; Amaral et al., 2012). En este sentido, *P. notatum* tiene una vida media foliar 2,3 veces inferior a la de *S. setosum*, lo que significa que podría soportar el doble de la frecuencia de pastoreo que las matas (Hirata, 1993, 1994; Amaral et al., 2012). Además, una alta frecuencia de pastoreo podría incluso aumentar la PPNA de *P. notatum* (Hirata, 1994; D`Agostini, 1997; Eggers, 1999), a la vez que disminuirá la de *S. setosum* (Fischer et al., 2019). Sin embargo, un tiempo de ocupación y una frecuencia de pastoreo pensada para *P. notatum* iría en detrimento de la PPNA de las matas al ser defoliadas antes de completar su vida media foliar. Por ejemplo, los turnos de pastoreo

deberían ser cada 35 días para *P. notatum* y 76 días para *S. setosum* a 27 °C (temperatura media estival, Figura 2.2) (Figura 4.2 c).

El filocrono es el tiempo acumulado en grados días que tarda una hoja en parecer (Lemaire & Agnusdei, 2000). Si el tiempo de pastoreo supera al filocrono, las hojas nuevas que emerjan durante ese período serán pastoreadas, disminuyendo las reservas de las plantas y la posterior productividad (Craine et al., 2003). Por esa razón, *P. notatum*, al tener un menor filocrono que las matas, necesita que el tiempo de permanencia de los animales en las parcelas sea menor al de las matas para no comprometer su crecimiento. Por ejemplo, los tiempos de ocupación deben ser de 7 y 26 días para *P. notatum* y *S. setosum* respectivamente a 27 °C (temperatura media estival, Figura 2.2) (Figura 4.5 a).

En la región el pastoreo continuo es la práctica más difundida debido a su simplicidad y bajo costo (Preliasco, 2013; Fidelis & Blanco, 2014). Esta práctica induce a la acumulación de material senescido de las especies menos preferidas debido a la heterogeneidad del pastoreo y la dificultad para controlar el tiempo de pastoreo y el de descanso de una comunidad. Por lo tanto, como resultado se reduce no solamente la calidad forrajera sino también su capacidad fotosintética debido al sombreamiento de las hojas jóvenes (Parsons & Penning, 1988). El desarrollo de sistemas de pastoreo controlado que permitan un uso sustentable y eficiente de estos pastizales, sin dudas, debe tomar en consideración las diferencias en las variables morfogénicas de las especies clave registradas en este trabajo.

Si se diseñara el pastoreo de acuerdo a los requerimientos de *P. notatum*, es decir ocupaciones de no más de 7 días y descansos cortos en comparación con los de *S. setosum* (34 días versus 74 días de descanso respectivamente a 27 °C), no habrá riesgo de que los animales consuman hojas recién aparecidas de *S. setosum*, cuyo filocrono es mucho más largo. Esto es así ya que *P. notatum* tiene un filocrono 4 veces inferior al de *S. setosum*, por

lo que los tiempos de pastoreo y los tiempos de descanso son marcadamente distintos para la conservación de cada especie. Sin embargo, bajo estas condiciones las plantas de *S. setosum* perderán vigor paulatinamente en el tiempo porque nunca alcanzarán sus máximos niveles de producción de hojas verdes (Fischer et al., 2019). Por eso, una frecuencia de pastoreo adecuada al tiempo de descanso de *P. notatum*, combinada con períodos de ocupación inferiores al filocrono, puede mejorar su desempeño y deteriorar el de *S. setosum*. Este tipo de manejo es posible si se utilizan técnicas de pastoreo rotativo para homogeneizar la distribución de la carga en el potrero además de controlar los tiempos de ocupación y descanso en las parcelas (Parsons & Penning, 1988).

4.6 Conclusión

1. Dado que *Paspalum notatum* tuvo un filocrono mucho menor que *Sorghastrum setosum* (125 y 500 GD respectivamente), toleraría un tiempo de pastoreo inferior al de las matas antes de que los herbívoros pudieran consumir hojas jóvenes recién aparecidas.
2. La menor vida media foliar de *P. notatum* permitiría que las plantas soporten una mayor frecuencia de defoliación en comparación con *S. setosum* sin causarle perjuicios (Parsons & Penning, 1988; Cruz & Boval, 2000).
3. *S. setosum* tuvo una temperatura base de crecimiento similar a la de *P. notatum*, lo que sugiere que crecen simultáneamente durante el período de activo crecimiento.
4. Si bien no se encontraron diferencias en la tasa de elongación foliar, *S. setosum* mostró hojas mucho más largas que *P. notatum*, debido a su mayor vida media foliar (Chapman & Lemaire, 1993).

CAPITULO 5: Discusión general

5.1 Introducción

Este capítulo de cierre tiene el propósito de generar una visión general sobre los principales hallazgos encontrados en el desarrollo de la tesis y sus consecuencias aplicadas. A tal efecto, a continuación, se resumen y discuten los principales resultados obtenidos y luego se analizan las principales consecuencias aplicadas de este trabajo.

5.1.1 Síntesis de resultados

En el Capítulo 2 de esta tesis se presentó un experimento de remoción tendiente a analizar las relaciones de competencia entre los dos estratos que componen la comunidad bajo estudio: las matas de paja dominantes y el tapiz intermata que se desarrolla entre ellas. Apoyando la primera hipótesis de este trabajo, se comprobó la existencia de la competencia entre los dos módulos de la vegetación y que ambos módulos solo comparten una porción de los recursos que utilizan. Desde la perspectiva de la PPNA, en ausencia de pastoreo y de disturbios, las matas de *Sorghastrum setosum* (Griseb.) Hitchc. fueron más competitivas que la intermata. Esta competencia fue asimétrica, puesto que las matas fueron capaces de producir el 120 % de la biomasa que produjo la intermata con los mismos recursos, mientras que la intermata fue capaz de generar sólo el 27 % de lo producido por las matas (Cuadro 2.4). En efecto, la remoción de la intermata tendió a promover la PPNA anual de las matas y mantuvo la PPNA global anual del sistema (Figura 2.3). En cambio, la remoción de las matas promovió la PPNA anual de la intermata pero redujo marcadamente la PPNA global del sistema (Figura 2.3). Una posible explicación a esto es que las matas compiten con la intermata por interferencia en cuanto al recurso luz, mientras que la intermata compite por

recursos del suelo, agua y nutrientes. Sin embargo, posiblemente las matas tengan un mayor acceso a los recursos edáficos ubicados a mayores profundidades debido a una mayor densidad de raíces en profundidad en comparación con la intermata.

El patrón anual de crecimiento obedeció a lo ocurrido con la PPNA en primavera-verano, que es la época del año con mejores condiciones ambientales (agua y temperatura) para el crecimiento de las plantas. En cambio, ambas remociones redujeron la PPNA del estrato remanente, y por ende la global, durante otoño-invierno (Figura 2.4). Para explicar ese patrón se hipotetiza que existe un efecto de facilitación invernal de las matas sobre la intermata. El mismo coexistiría con la competencia asimétrica arriba descrita, que se manifiesta fundamentalmente en primavera-verano. Por último, la remoción de las matas promovió un aumento en la riqueza florística de la intermata aunque no produjo cambios detectables en la diversidad y la equitatividad. El aumento de la riqueza florística del tapiz intermata ante la eliminación de las matas estaría asociado justamente a la relajación de la competencia ejercida por las matas durante la estación de crecimiento.

En el capítulo 3 se presentó un experimento tendiente a evaluar el efecto de defoliaciones parciales de las matas, un disturbio menos severo que la eliminación total analizada arriba. El foco estuvo puesto en comparar los efectos de los cortes realizados sobre las matas dominantes durante la estación de activo crecimiento (primavera-verano) y durante la de letargo (otoño-invierno). En ambas épocas de corte, las defoliaciones parciales de las matas aumentaron la PPNA anual de la intermata, pero no afectaron la PPNA total del sistema (Figura 3.3). Este resultado fue análogo al alcanzado con la eliminación total de las matas en el capítulo anterior y apoya la hipótesis de que existe competencia entre ambos módulos de la vegetación. Se hipotetiza que probablemente haya habido además una reducción de la PPNA de las matas pero que la misma no resultó detectable estadísticamente debido al bajo

número de repeticiones. Por otro lado, los cortes en invierno redujeron la PPNA de las matas y de la intermata, así como la PPNA total durante el otoño-invierno (Figura 3.5), lo cual apoya la hipótesis del efecto facilitador ejercido por las matas en la estación de letargo.

La hipótesis de que las matas compiten con la intermata se apoya en el hecho de que la PPNA de la intermata se vio beneficiada principalmente con la remoción de las matas (Figura 2.3) y en segundo lugar con las defoliaciones realizadas durante activo crecimiento y letargo (Figura 3.3). Esto se debe a que las matas son la especie dominante y al ser removidas liberaron mucho espacio y recursos que fueron aprovechados por la intermata. Esta disminución momentánea de la competencia ejercida por las matas, permitió a las especies de la intermata aprovechar mejor la disponibilidad de recursos para crecer (Begon et al., 2009; Lemaire et al., 2009; MacDougall et al., 2009). Sin embargo, al cabo de un tiempo, es de esperar que las matas recobren la dominancia cubriendo progresivamente a la intermata, tal como ha sido descrito para *S. setosum* y para especies de similar arquitectura (Smith, 1960; Forwood & Magai, 1992; D'Agostini, 1997; Bernardis et al., 2005; Bissio, 2014; Massa et al., 2014; Buisson et al., 2019, 2021)

Los cortes realizados en verano aumentaron el porcentaje de biomasa verde de las matas y de la intermata, tanto en otoño-invierno como en primavera-verano (Figura 3.8). En cambio, los cortes realizados en la estación de letargo sólo aumentaron el porcentaje de biomasa verde en la intermata y durante el verano que siguió a la defoliación (Figura 3.8). A lo largo del tiempo, la composición florística del tapiz intermata fue cambiando en respuesta a los tratamientos de corte debido a una disminución general de las Poáceas hacia una fisonomía tendiente al predominio de las dicotiledóneas herbáceas y las ciperáceas (Figura 3.10 y 3.11). Por último, la diversidad y la riqueza fueron máximas con los cortes en invierno y mínimas en ausencia de disturbios (Figura 3.9). Este último resultado probablemente se

explique por la mayor duración del período de baja competencia cuando el corte ocurre en momentos en que el tapiz preexistente de matas e intermata tiene baja tasa de crecimiento debido al frío.

Si bien existían previamente estimaciones de las variables morfogenéticas de *P. notatum*, las mismas muchas veces presentan grandes discrepancias entre los autores debido a la forma en la que fueron obtenidos (Eggers, 1999; Islam & Hirata, 2005; Machado et al., 2013; Pakiding & Hirata, 2001; Santos et al., 2013). Por otro lado, los valores de las variables morfogenéticas de *S. setosum* eran escasos e incluso hasta el momento no había habido reportes de temperatura base de crecimiento para esta especie (Machado et al., 2013; Santos et al., 2013). Las variables morfogenéticas estimadas en esta tesis para *P. notatum* y *S. setosum* fueron contrastantes principalmente en el filocrono, la vida media foliar y la tasa de aparición foliar. *P. notatum* tuvo un menor filocrono (F) (120 GD vs 500 GD), una mayor tasa de aparición foliar (TAF) ($0,008 \text{ hojas.GD}^{-1}$ vs $0,002 \text{ hojas.GD}^{-1}$) y una menor vida media foliar (VMF) (650 GD vs 1450 GD) que *S. setosum*. Por otro lado, ambas especies tuvieron similar temperatura base de crecimiento ($8,11 \text{ }^{\circ}\text{C}$ y $7,45 \text{ }^{\circ}\text{C}$, para *P. notatum* y *S. setosum*, respectivamente). Estos resultados son de gran importancia para conocer el tiempo de ocupación y la frecuencia de pastoreo óptimos a la hora de planificar el manejo del pastoreo. Al mismo tiempo, el hecho de que la especie dominante de la intermata tenga mayor tasa de aparición foliar y menor vida media foliar que la dominante de las matas sugiere que su tasa de crecimiento sería más alta. Eso explicaría la respuesta del tapiz intermata a la reducción de la competencia de las matas, mucho mayor que la respuesta de las matas a la eliminación de la intermata.

Tanto en el experimento de competencia como en el de defoliaciones, la PPNA de ambos estratos fue máxima durante primavera-verano y mínima durante otoño-invierno

(Figura 2.4 y 3.5). La mayor concentración de la PPNA de ambos estratos durante primavera-verano se explica, en parte, por las respuestas de las variables morfogénicas a la temperatura, que se exacerban en las condiciones de fotoperíodo largo y buena disponibilidad hídrica imperantes en esa época. Sin embargo, a esas favorables condiciones ambientales probablemente se suma que durante primavera-verano florece la mayoría de las especies del pastizal (Kurtz et al., 2018; Neves et al., 2009; Oyarzábal et al., 2018). El desarrollo del período reproductivo modifica la arquitectura de las plantas, aumentando la acumulación de biomasa debido a una mayor EUR (Kiniry et al., 1999) y por ende a una mayor PPNA durante esta época (Monteith, 1972). Por otra parte, dado que en ningún mes del año las temperaturas medias fueron inferiores a las temperaturas base de crecimiento de las especies estudiadas (8,11 °C para *P. notatum* y 7,45 °C para *S. setosum*), se puede esperar que ambos módulos sigan creciendo en la estación fría, aunque lógicamente con tasas mucho menores. Sin embargo, durante la estación fría el crecimiento podría verse limitado por otros factores distintos de la temperatura, como el fotoperíodo corto (Adole et al., 2019; Skinner & Nelson, 1995) o las precipitaciones invernales escasas (Figura 3.1) (Sala et al., 1988; Yang et al., 2008).

Las defoliaciones estivales maximizaron las condiciones favorables al crecimiento de las plantas de ambos estratos mientras que las invernales maximizaron algunos efectos negativos. En efecto, luego de los cortes en verano, aumentó la entrada de luz en los estratos más bajos permitiendo un mayor desarrollo de las plantas en un momento donde las precipitaciones son mayores. Esto produjo un rápido aumento en la PPNA y el porcentaje de biomasa verde de ambos estratos, ya que sus momentos de activo crecimiento coinciden con el período de primavera-verano (Bernardis et al., 2005, 2017; D'Agostini, 1997; Massa et al., 2014). Por otro lado, probablemente las defoliaciones también hayan mejorado la

disponibilidad de agua del suelo debido a que se redujo la tasa de evapotranspiración al disminuir el área foliar de las plantas. En cambio, las defoliaciones de las matas dominantes durante el período de letargo cancelaron el efecto facilitador de las mismas y causaron una caída en la PPNA de ambos estratos. Recién fueron capaces de aumentar el porcentaje de biomasa verde solamente en la intermata en primavera-verano, pero no en el otoño-invierno posterior. Es probable que luego de las defoliaciones invernales la intermata haya aumentado el número de macollos y hojas vivas por macollos debido a la mayor disponibilidad de recursos (Chapman & Lemaire, 1993; Gatti et al., 2013) aumentando su porcentaje de biomasa verde durante primavera-verano. Sin embargo, al finalizar el período de activo crecimiento, las matas de *S. setosum* recobraron nuevamente su dominancia luego de florecer y suprimieron el crecimiento de la intermata durante otoño-invierno. Por un lado, esto causó una disminución en el porcentaje de biomasa verde otoño-invernal en la intermata debido a que la competencia de las matas indujo a una disminución en la cantidad de hojas verdes por macollo y en el número de macollos. Por otro lado, los cortes en momento de letargo, no mejoraron el porcentaje de biomasa verde verano ni en invierno las matas probablemente debido a un gran desarrollo de macollos florales durante la estación de crecimiento (pos-defoliación) que luego de florecer senescieron antes de realizarse el muestreo de verano y continuaron en pie hasta el muestreo de invierno.

La riqueza de especies encontrada en la intermata fue mayor al remover las matas y al defoliarlas, principalmente durante el invierno (Figura 2.5 y 3.12). Este resultado es consistente con lo esperado debido a que la remoción y las defoliaciones interrumpen la dominancia de las matas dando lugar al desarrollo de un mayor número de especies en la intermata (Grime, 1998; Bricca et al., 2020). Esto es así debido a que los disturbios realizados en invierno remueven la biomasa acumulada permitiendo una mayor entrada de luz y

disminuyendo el consumo de agua del suelo en el momento que las plantas reinician su ciclo de crecimiento (Graham et al., 1988; Zhang & Schilling, 2006). Por lo tanto, un mayor número de especies accederán a estos recursos y podrán florecer durante primavera-verano. Por otro lado, las defoliaciones en momento de activo crecimiento mostraron un resultado intermedio sobre la riqueza de especies, respecto a los encontrados con las defoliaciones realizadas en la estación de letargo y con el sistema sin disturbar (Figura 3.12). Probablemente esto se deba a que previo a la defoliación en activo crecimiento, las matas de paja ya habían recobrado su dominancia reduciendo el número de macollos o plántulas de las demás especies y consecuentemente reduciendo la floración de algunas de ellas (Gatti et al., 2013; Fidelis & Blanco, 2014; Buisson et al., 2019).

5.1.2 Consecuencias aplicadas

La selectividad del ganado en estas comunidades juega un rol muy importante en la fisonomía de la vegetación, ya que los animales prefieren las plantas que crecen en la intermata debido a sus características morfológicas y anatómicas (Marcón et al., 2023) que a su vez les confieren mayores valores nutricionales (D`Agostini, 1997; Balbuena et al., 2003; Bernardis et al., 2005, 2017). Dada la competencia desigual entre ambas formas de vida, la presión de selección puede acelerar los procesos de pajonalización en estos ambientes, exacerbando la desigualdad en el acceso a los recursos y dificultando la entrada de luz al tapiz intermata. En ausencia de disturbios, la intermata se ve severamente afectada por las matas, lo que confirma la superioridad competitiva de las matas en estas condiciones. Sin embargo, si bien la PPNA de la intermata fue mayor en ausencia de las matas que con una única defoliación anual, es probable que un aumento en la frecuencia de las defoliaciones

podría aumentar la PPNA en algunas especies (Briske & Heitschmidt, 1991; Briske & Richards, 1995). Ese es el caso de *Paspalum notatum*, para el cual se han reportado aumentos en su PPNA con el aumento de la frecuencia de defoliación (Hirata, 1994; Nabinger et al., 2000). La vida media foliar de *P. notatum* promedio durante primavera y verano fue de 46 días, completando casi 4 veces su vida media foliar durante ese período de acuerdo a las temperaturas medias mensuales históricas del sitio bajo estudio (Figura 2.2). En cambio, *S. setosum* en esas condiciones tiene una vida media foliar de 98 días, llegando a completar casi 2 vida media foliar en ese período. Por lo tanto, es evidente que, si se planifica la frecuencia de defoliaciones del pastizal de acuerdo a *P. notatum*, esta especie se verá beneficiada en su PPNA y en cambio *S. setosum* se verá perjudicada (Carnevali, 1995).

Un aumento en la PPNA de la intermata, tiene como consecuencia una mejora en la calidad nutricional del pastizal (Balbuena et al., 2003; Bernardis et al., 2005, 2017), lo que a su vez puede aumentar el consumo y la PPNA animal (Ash & Corfield, 1998; Sowell et al., 2000; Carvalho de Faccio et al., 2001, 2010; Cingolani et al., 2005). Sin embargo, al eliminar las matas disminuye la PPNA total del sistema, por lo cual el aprovechamiento energético de la luz solar es menor (Monteith, 1972), lo que a su vez aumenta la erosión del suelo (Zuazo & Pleguezuelo, 2008). Aunque también es probable que en años con mayores precipitaciones la PPNA de la intermata sea mayor que la que observamos en nuestros experimentos a causa de la sequía (D`Agostini, 1997) (Figura 2.3). Además, la remoción de las matas puede disminuir la infiltración del agua (Wang et al., 2023), lo que reduce la capacidad del suelo para secuestrar carbono (Koncz et al., 2020). En resumen, aunque la remoción de las matas de *S. setosum* puede tener algunos beneficios, también puede tener efectos negativos respecto a la PPNA y cobertura del sistema en su conjunto. En particular, provocó caídas en la PPNA de ambos estratos de la comunidad y en la calidad forrajera invernal del tapiz intermata.

Nuestros resultados sugieren que el sistema mixto (coexistencia entre matas e intermata) es más adecuado que el sistema sin matas para mantener una producción constante y sostenible de biomasa a lo largo del año. Además, los cortes en verano aumentan la cantidad y la calidad del forraje más que los cortes en invierno, principalmente invierno, que es el momento de mayor déficit forrajero. Por lo tanto, el sistema bajo defoliaciones estivales sería el más adecuado para sostener niveles estables de producción a lo largo del año.

Los sistemas de pastoreo rotativo intensivo, combinado con disturbios estratégicos en verano para aprovechar los beneficios de la coexistencia invernal de los estratos, puede mejorar sustancialmente la productividad ganadera de la región. Esto se debe a que en sistemas como el Voisin, el pastoreo racional u otros de similares características, los tiempos de ocupación son inferiores a los 3 días y los descansos de entre 25 a 30 días (Jaurena et al., 2021). En los pajonales de paja amarilla, esos tiempos son adecuados para la morfogénesis de *P. notatum* (filocrono ~ 7 días, vida media foliar ~ 35 días en enero), pero inadecuado para *S. setosum* (filocrono ~ 25 días, vida media foliar ~ 75 días en enero) principalmente debido al tiempo de descanso. La alta carga instantánea (hasta 150 animales por hectárea (Kurtz et al., 2018)) en cortos períodos de tiempo (menos de 3 días) hace que la defoliación de parcela sea más homogénea, disminuyendo drásticamente la preferencia animal (Sala et al., 1986; Kurtz et al., 2018). Esto combinado con disturbios en verano que remuevan la biomasa aérea como cortes, quemas estratégicas, podrían mejorar las condiciones del pastizal principalmente durante el invierno, ya que es cuando la PPNA del pastizal es mínima. De la misma manera, estos conceptos pueden ser usados en otros sistemas ganaderos de la región, como los bubalinos, que tienen mejores capacidades para consumir forraje de baja calidad y alta productividad como el de las matas de los pajonales.

5.1.3. Líneas de investigación futuras

Dado que nuestros estudios fueron realizados sobre una sola comunidad dominada por *S. setosum*, sería conveniente replicar estos experimentos sobre otras comunidades que abarquen un área geográfica mayor y más diversa en cuanto a condiciones ambientales y edáficas. Por otro lado, las variaciones interanuales en las precipitaciones podrían enmascarar posibles diferencias en las productividades de los estratos en los períodos evaluados. Un ejemplo de esto último es que los últimos años de nuestros experimentos fueron más secos que los primeros y, si bien no se encontraron diferencias entre la PPNA estival de las matas de los sistemas con diferentes épocas de defoliaciones, hubo una tendencia a una reducción en la PPNA de las matas de los cortes en verano durante primavera-verano. Sería interesante conocer si tal reducción en la PPNA a lo largo del experimento se debió a la sequía o a los tratamientos aplicados. En efecto, de comprobarse la segunda opción estos resultados sugerirían que los cortes en verano además de mejorar la PPNA de la intermata en verano y en invierno, así como mejorar el porcentaje de biomasa verde durante todo el año en ambos estratos, también serían capaces de disminuir la dominancia de las matas durante la época de activo crecimiento con los consecuentes beneficios que eso conlleva. Por ello, repetir los experimentos en una mayor ventana temporal servirá para comprender la relación entre las variaciones ambientales y los sistemas evaluados.

Otro aspecto para evaluaciones futuras es el estudio de la respuesta frente a diferentes frecuencias de defoliación tanto de la PPNA de ambos estratos como de la productividad animal. Existen evidencias de que los pastos altos mejoran su calidad nutricional a mayores frecuencias de cortes debido a una mayor relación hoja/tallo, así como una reducción del contenido de pared celular y lignina en sus tejidos (Griffin & Jung, 1983; Forwood & Magai, 1992; Callaway, 1995). Sin embargo, no se conoce la frecuencia óptima de disturbios para

maximizar la PPNA de la intermata y, a la vez, mantener una presencia razonable de las matas.

Estudiar la plasticidad de las variables morfogénicas de ambos estratos cuando crecen en competencia a campo podría revelar los mecanismos utilizados por las plantas para competir por los recursos bajo determinadas condiciones ambientales. Asimismo, el estudio de la estructura y distribución de los sistemas radicales de ambos estratos en el perfil edáfico permitiría poner a prueba la hipótesis de que la mencionada asimetría en la competencia entre ambos módulos de vegetación obedecería a que las matas exploran estratos más profundos del suelo, en los cuales no coexisten con las raíces de la intermata, más superficiales. Además, como estos pastizales se caracterizan por tener una gran variabilidad interanual de las precipitaciones (Piipponen et al., 2022), la densidad de raíces de ambos estratos a distintas profundidades podría revelar la capacidad de tolerar de las plantas a ciclos de inundación y sequías. Esta información sería de gran utilidad a la hora de planificar el manejo del pastizal de manera de preservar a las especies con aptitudes de tolerancia a condiciones de sequía y anegamiento.

5.2 Conclusiones generales

En el presente trabajo comprobamos que existe competencia entre el tapiz intermata y las matas de *Sorghastrum setosum* y cuantificamos la eficiencia de cada módulo en el uso de los recursos liberados por la ausencia del otro. También caracterizamos la dinámica del crecimiento de las matas y la intermata luego de una defoliación intensa en los momentos de pico de floración y letargo, donde se demostró que las defoliaciones produjeron un aumento en la PPNA de la intermata, pero que fueron perjudiciales cuando se realizaban en invierno.

Por otro lado, estimamos las temperaturas básicas de crecimiento para *Sorghastrum setosum* y *Paspalum notatum*, así como sus variables morfogenéticas. Todos estos hallazgos son importantes para comprender el crecimiento de los pajonales de paja amarilla en relación con sus condiciones ambientales y de competencia bajo cierto régimen de disturbios. Sin embargo, las comunidades de *S. setosum* no son las únicas de interés para los productores ganaderos regionales ya que existen varios tipos de comunidades que crecen bajo diferentes condiciones ambientales. La dinámica de crecimiento de las diferentes comunidades dependerá no solo de las condiciones ambientales y edáficas sino también de las especies que las compongan. El conocimiento generado en este trabajo es de gran importancia para el desarrollo de modelos mecanísticos que predigan el crecimiento de pastos altos y cortos de los pastizales de la región del Chaco húmedo, de acuerdo a las condiciones ambientales, disturbios y situaciones de competencia que en cada uno se verifiquen.

BIBLIOGRAFÍA

- Adole, T., Dash, J., Rodriguez-Galiano, V., & Atkinson, P. M. (2019). Photoperiod controls vegetation phenology across Africa. *Communications Biology*, 2(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s42003-019-0636-7>
- Aiello, F., & Marino, G. D. (2015). *Manejo del agua superficial Hacia una Ganadería Sustentable de Pastizal*. www.ipcva.com.ar
- Alexandratos, N., & Bruinsma, J. (2012). World agriculture towards 2030/2050: the 2012 revision (12; 03). www.fao.org/economic/esa
- Aliscioni, S., Bell, H. L., Besnard, G., Christin, P. A., Columbus, J. T., Duvall, M. R., Edwards, E. J., Giussani, L., Hasenstab-Lehman, K., Hilu, K. W., Hodkinson, T. R., Ingram, A. L., Kellogg, E. A., Mashayekhi, S., Morrone, O., Osborne, C. P., Salamin, N., Schaefer, H., Spriggs, E., Zuloaga, F. (2012). New grass phylogeny resolves deep evolutionary relationships and discovers C 4 origins. *New Phytologist*, 193(2), 304–312. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03972.x>
- Altesor, A., Oosterheld, M., Leoni, E., & Lezama, F. (2005). Effect of Grazing on Community Structure and Productivity of a Uruguayan Grassland. *Plant Ecology*, 179(1), 83–91. <https://doi.org/10.1007/s>
- Amaral, M. F., Mezzalira, J. C., Bremm, C., Da Trindade, J. K., Gibb, M. J., Suñe, R. W. M., & Carvalho de Faccio, P. C. (2012). Sward structure management for a maximum short-term intake rate in annual ryegrass. *The Journal of the British Grassland Society/ The Official Journal of the European Grassland Federation*, 271–277. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2012.00898.x>
- Andueza, D., Rodrigues, A. M., Picard, F., Rossignol, N., Baumont, R., Cecato, U., & Farruggia, A. (2016). Relationships between botanical composition, yield and forage quality of permanent grasslands over the first growth cycle. *Grass and Forage Science*, 71(3), 366–378. <https://doi.org/10.1111/gfs.12189>
- Archer, S., Schimel, D. S., & Holland, E. A. (1995). Mechanisms of shrubland expansion: Land use, climate or CO₂? *Climatic Change*, 29, 91–99.
- Archibald, S., & Bond, W. J. (2004). Grazer movements: Spatial and temporal responses to burning in a tall-grass African savanna. *International Journal of Wildland Fire*, 13(3), 377–385. <https://doi.org/10.1071/WF03070>
- Arthan, W., Morales-Fierro, V., Vorontsova, M. S., Kellogg, E. A., Mitchley, J., & Lehmann, C. E. R. (2022). Heteropogon - Themeda grasses evolve to occupy either

- tropical grassland or wetland biomes. *Journal of Systematics and Evolution*, 60(3), 653–674. <https://doi.org/10.1111/jse.12846>
- Ash, A. J., McIvor, G., Corfield, P., & Winter, W. H. (1995). How land condition alters plant-animal relationships in Australia's tropical rangelands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 56, 77–92.
- Ash, A. J., McIvor, J. G., & Andrew, M. H. (1997). Building grass castles: Integrating ecology and management of Australia's tropical tallgrass rangelands. *Rangel. Journal*, 19(2), 123–167.
- Ash, A. J., & Corfield, J. P. (1998). Influence of pasture condition on plant selection patterns by cattle: its implications for vegetation change in a monsoon tallgrass rangeland. *Tropical Grasslands*, 32, 178–187.
- Ash, A. J., Gross, J., & Smith, M. S. (2004). Scale, heterogeneity and secondary production in tropical rangelands. *African Journal of Range & Forage Science*, 21(3), 137–145.
- Asner, G. P., Elmore, A. J., Olander, L. P., Martin, R. E., & Harris, T. (2004). Grazing systems, ecosystem responses, and global change. In *Annual Review of Environment and Resources* (Vol. 29, pp. 261–299). <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.29.062403.102142>
- Balbuena, O., Mcdowell, L. R., Luciani, C. A., Conrad, J. H., Wilkinson, N., & Martin, F. G. (2003). Estudios de la Nutrición Mineral de los Bovinos para carne del este de las provincias de Chaco y Formosa (Argentina). 1. Fosforo y Calcio. *Sitio Argentino de Producción Animal*, 3505, 1–8. www.produccion-animal.com.ar
- Barbosa, P. M., Stroppiana, D., Grégoire, J. M., & Pereira, J. M. C. (1999). An assessment of vegetation fire in Africa (1981-1991): Burned areas, burned biomass, and atmospheric emissions. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(4), 933–950. <https://doi.org/10.1029/1999GB900042>
- Bartholomew, P. W. (2014). Effect of Varying Temperature Regime on Phyllochron in Four Warm-Season Pasture Grasses. *Agricultural Sciences*, 05(11), 1000–1006. <https://doi.org/10.4236/as.2014.511108>
- Batista, W. B., Rolhauser, A. G., Biganzoli, F., Burkart, S. E., Goveto, L., Maranta, A., Pignataro, A. G., Morandeira, N. S., & Rabadán, M. (2014). Las comunidades vegetales de la sabana del Parque Nacional El Palmar (Argentina). *Darwiniana*, 2(1), 5–38. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2014.21.569>

- Baumont, R., Prache, S., Meuret, M., & Morand-Fehr, P. (2000). How forage characteristics influence behaviour and intake in small ruminants: a review. *Livestock Production Science*, 64, 15–28. www.elsevier.com/locate/livprodsci
- Bazzas, F. A. (1996). Plants in changing environments: linking physiological, population and community ecology. In Cambridge University Press (Vol. 17, Issue 7). Cambridge University Press. www.cambridge.org
- Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C. R. (1986). Ecology, Individuals, populations and communities. In M. Begon, J. L. Harper, & C. R. Townsend (Eds.), *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)* (Blackwell, Vol. 42). https://www.persee.fr/doc/revec_0249-7395_1987_num_42_2_6558_t1_0205_0000_2
- Begon, M., Mortimer, M., & Thompson, D. J. (2009). Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants: Third Edition. In J. Wiley & Sons (Eds.), *Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants: Third Edition*. <https://doi.org/10.1002/9781444313765>
- Behnke, R. H. (2021). Grazing into the anthropocene or back to the future? *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 5, 1–20. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.638806>
- Bélanger, G. (1995). Morphogenetic and structural characteristics of field-grown timothy cultivars differing in maturity. *Canadian Journal of Plant Science*, 277–282.
- Benson, E. J., & Hartnett, D. C. (2006). The role of seed and vegetative reproduction in plant recruitment and demography in tallgrass prairie. *Plant Ecology*, 187(2), 163–178. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-0975-y>
- Bernardis, A. C. (1998). Valor nutritivo de pasto *Elionurus muticus* (Spreng.) Kuntze. *Revista Internacional Información Tecnológica*, 9, 227–230.
- Bernardis, A. C., Roig, C. A., & Bennasar Vilches, M. (2005). Productividad y Calidad de los Pajonales de *Sorghastrum setosum* (Griseb.) Hitchc. en Formosa, Argentina. *Agricultura Técnica*, 65(2), 1–9. <https://doi.org/10.4067/S0365-28072005000200007>
- Bernardis, A. C., Villafañe, R., Pellerano, R. G., & Marchevky, E. (2017). Perfil mineral en los pastizales de *Andropogon lateralis* y *sorghastrum setosum* (gramineae) en corrientes, Argentina. *Revista de La Facultad de Ciencias Agrarias*, 49(2), 203–217.
- Biscarra-Bellio, J. C., de Oliveira, G. B., Marques, M. C. P., & Molento, C. F. M. (2023). Demand changes meat as changing meat reshapes demand: The great meat revolution. *Meat Science*, 196, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2022.109040>

- Bissio, J. C. (2014). Curva de producción del pastizal de cola de zorro , pasto horqueta y pasto macho. In *Publicación para extensión* (Vol. 59, pp. 1–6). Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- Boval, M., & Dixon, R. M. (2012). The importance of grasslands for animal production and other functions: A review on management and methodological progress in the tropics. *Animal*, 6(5), 748–762. <https://doi.org/10.1017/S1751731112000304>
- Brambilla, M., Casale, F., Bergero, V., Bogliani, G., Crovetto, G. M., Falco, R., Roati, M., & Negri, I. (2010). Glorious past, uncertain present, bad future? Assessing effects of land-use changes on habitat suitability for a threatened farmland bird species. *Biological Conservation*, 143(11), 2770–2778. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.07.025>
- Bricca, A., Tardella, F. M., Tolu, F., Goia, I., Ferrara, A., & Catorci, A. (2020). Disentangling the effects of disturbance from those of dominant tall grass features in driving the functional variation of restored grassland in a sub-mediterranean context. *Diversity*, 12(1), 1–12. <https://doi.org/10.3390/d12010011>
- Briske, D. D., & Heitschmidt, R. K. (1991). An ecological perspective. In R. K. Heitschmidt & J. W. Sthut (Eds.), *Grazing management: an ecological perspective* (Timber Press, pp. 11–26).
- Briske, D. D., & Richards, J. H. (1995). Plant responses to defoliation: a physiological, morphological and demographic evaluation [Doctoral Thesis]. University of California
- Brockway, D. G., Gatewood, R. G., & Paris, R. B. (2002). Restoring fire as an ecological process in shortgrass prairie ecosystems: Initial effects of prescribed burning during the dormant and growing seasons. *Journal of Environmental Management*, 65(2), 135–152. <https://doi.org/10.1006/jema.2002.0540>
- Buisson, E., Le Stradic, S., Silveira, F. A. O., Durigan, G., Overbeck, G. E., Fidelis, A., Fernandes, G. W., Bond, W. J., Hermann, J. M., Mahy, G., Alvarado, S. T., Zaloumis, N. P., & Veldman, J. W. (2019). Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands. *Biological Reviews*, 94(2), 590–609. <https://doi.org/10.1111/brv.12470>
- Buisson, E., Fidelis, A., Overbeck, G. E., Schmidt, I. B., Durigan, G., Young, T. P., Alvarado, S. T., Arruda, A. J., Boisson, S., Bond, W., Coutinho, A., Kirkman, K., Oliveira, R. S., Schmitt, M. H., Siebert, F., Siebert, S. J., Thompson, D. I., & Silveira, F. A. O. (2021). A research agenda for the restoration of tropical and subtropical grasslands and savannas. *Restoration Ecology*, 29(S1), 1–18. <https://doi.org/10.1111/rec.13292>

- Callaway, R. M. (1995). Positive Interactions among Plants. *The Botanical Review*, 61(4), 306–337.
- Carnevali, R. (1994). Fitogeografía de la provincia de Corrientes: cartas, escalas 1: 500.000 y 1: 1.000. 000 (pp. 324-324). Gobierno de la Provincia de Corrientes, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- Carvalho de Faccio, P. C., Ribeiro Filho, H. M. N., Poli, C. H. E. C., Delagarde, R., & Moraes, A. (2001). Importância da estrutura da pastagem na ingestão e seleção de dietas pelo animal em pastejo. XXXVIII Reunião Anual Da Sociedade Brasileira de Zootecnia, 2000, 853–871.
- Carvalho de Faccio, P. C., da Silva, S. C., Nabinger, C., Moraes, A. de, & Genro, T. C. M. (2008). Managing natural grasslands in a changing world: grazing ecology insights to accomplish re-oriented management expectations. *Multifunctional Grasslands and Rangelands in a Changing World*, 415–421.
- Carvalho de Faccio, P. C., Bremm, C., Mezalira, J. C., Da Trindade, J. K., & Nascimento Júnior, D. (2010). How can grazing behavior research at the bite to patch scales contribute to enhance sustainability of rangeland livestock production systems? In H. Schnyder, J. Isselstein, F. Taube, K. Auerswald, J. Schellberg, M. Wachendorf, A. Herrmann, M. Gierus, N. Wrage, & A. Hopkins (Eds.), *Grassland in a changing world* (pp. 565–571).
- Chapman, D. F., & Lemaire, G. (1993). Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation. In Keeling & Mundi (Eds.), *International Grassland Congress, 17* (pp. 95–104). New Zealand Grassland Association.
- Chen, B. J. W., Xu, C., Liu, M. S., Huang, Z. Y. X., Zhang, M. J., Tang, J., & Anten, N. P. R. (2020). Neighbourhood-dependent root distributions and the consequences on root separation in arid ecosystems. *Journal of Ecology*, 108(4), 1635–1648. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13360>
- Cingolani, A. M., Posse, G., & Collantes, M. B. (2005). Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 42(1), 50–59. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2004.00978.x>
- Conant, R. (2010). *Challenges and opportunities for carbon sequestration in grassland systems : a technical report on grassland management and climate mitigation* (R. Conant, Ed.; Vol. 9). Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO).
- Contreras, S. A., Contreras, F. I., Lutz, A. I., & Zucol, A. F. (2015). Contribución al conocimiento florístico del Chaco Oriental, sudeste de la provincia de Formosa, Argentina. *Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica*, 50(4), 531–574.

http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1851-23722015000400008&lng=es&nrm=iso&tlng=es

- Coupland, R. T. (1979). *Grassland ecosystems of the world: analysis of grasslands and their uses* (R. T. Coupland, Ed.; Vol. 18). Cambridge University Press.
- Craine, J. M., Wedin, D. A., Chapin, F. S., & Reich, P. B. (2003). Relationship between the structure of root systems and resource use for 11 north american grassland plants. *Plant Ecology*, 165(1), 85–100. <https://doi.org/10.1023/A:1021414615001>
- Craine, J. M., Wolkovich, E. M., Gene Towne, E., & Kembel, S. W. (2012). Flowering phenology as a functional trait in a tallgrass prairie. *New Phytologist*, 193(3), 673–682. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03953.x>
- Cruz, P., & Boval, M. (2000). Effect of Nitrogen on Some Morphogenetic Traits of Temperate and Tropical Perennial Forage Grasses. In G. Lemaire, J. Hodgson, A. de Moraes, C. Nabinger, & P. Carvalho de Faccio, P. C. (Eds.), *Sustainable Grazing Management of Natural Pastures* (pp. 151–168).
- Cuomo, G. J., Anderson, B. E., & Young, L. J. (1998). Harvest frequency and burning effects on vigor of native grasses. *Range Management*, 51, 32–36.
- D'Agostini, A. (1997). Los pastizales del parque chaqueño; manejo y productividad. *Sitio Argentino de Producción Animal*, 1–13.
- Dato, T. O. D., & Mullik, M. L. (2020). Incremental ratio of urea: Urease in alkaline hydrolysis of dried kume grass (*Sorghum plumosum* var. Timorensis) improves its nutritive values. *Journal of Physics: Conference Series*, 1469(1), 1–13. <https://doi.org/10.1088/1742-6596/1469/1/012020>
- Dávila, P. D. (1988). *Systematic revision of the genus Sorghastrum (Poaceae: Andropogoneae)* [Doctoral Thesis,]. Iowa State University <https://lib.dr.iastate.edu/rtd/9335>
- Derib, S. D., Descheemaeker, K., Haileslassie, A., & Amede, T. (2011). Irrigation water productivity as affected by water management in A small-scale irrigation scheme in the blue Nile basin, Ethiopia. *Experimental Agriculture*, 47(S1), 39–55. <https://doi.org/10.1017/S0014479710000839>
- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Cuadroda, M., & Robledo, C. W. (2008). *Infostat* (No. 2020). Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba.

- Dixon, A. P., Faber-Langendoen, D., Josse, C., Morrison, J., & Loucks, C. J. (2014). Distribution mapping of world grassland types. *Journal of Biogeography*, *41*(11), 2003–2019. <https://doi.org/10.1111/jbi.12381>
- Dwight, E. A. (1982). *Nutrient and biomass allocation strategies for five grass species in an Oklahoma tallgrass prairie* [Doctoral Thesis]. University of Oklahoma.
- Eggers, L. (1999). *Morfogênese e desfolhação de Paspalum notatum FI. e Coelorhachis selloana (Hack.) Camus em níveis de oferta de forragem* [Doutor em Zootecnia]. Universidade federal do Rio Grande do Sul - Faculdade de Agronomia.
- Eggers, L., Cadenazzi, M., Ilsi, , & Boldrini, I. (2004). Phyllochron of *P. notatum* Flugge and *C. selloana* (Hack.) CAMUS in natural pasture. *Sci. Agric*, *61*, 353–357.
- Ehleringer, J. R. (1978). Implications of Quantum Yield Differences on the Distributions of C₃ and C₄ Grasses. *Oecologia*, *31*(3), 255–267.
- Ehlers, W., Hamblin, A. P., Tennant, D., & Van Der Ploeg, R. R. (1991). Irrigation Root system parameters determining water uptake of field crops. *Irrigation Science*, *12*, 115–124.
- Engle, D. M., Mitchell, R. L., & Stevens, R. L. (1998). Late growing-season fire effects in mid-successional tall-grass prairies. *Range Manage*, *51*, 115–121.
- Epstein, H. E., Lauenroth, W. K., Burke, I. C., & Coffin, D. P. (1996). Ecological responses of dominant grasses along two climatic gradients in the Great Plains of the United States. *Journal of Vegetation Science*, *7*(6), 777–788. <https://doi.org/10.2307/3236456>
- Ewing, A. L., & Engle, D. M. (1988). Effects of Late Summer Fire on Tallgrass Prairie Microclimate and Community Composition'. *American Midland Naturalist*, *120*(1), 212–223.
- Faber-Langendoen, D., Keeler-Wolf, T., Meidinger, D., Tart, D., Hoagland, B., Josse, C., Navarro, G., Ponomarenko, S., Saucier, J.-P., Weakley, A., & Comer, P. (2014). EcoVeg: a new approach to vegetation description and classification. *Ecological Monographs*, *84*(4), 533–561. <http://landcover.usgs.gov/natl/landcover.php>
- Feldman, S. R., Bisaro, V., & Lewis, J. P. (2004). Photosynthetic and growth responses to fire of the subtropical-temperate grass, *Spartina argentinensis* Parodi. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, *199*(6), 491–499. <https://doi.org/10.1078/0367-2530-00177>

- Fernández, J. A., Schroeder, M. A., Goldfarb, M. C., & Bernardis, A. C. (2011). Efecto de la frecuencia de quema prescrita sobre la composición mineral de los pastizales en el nordeste Argentino. *Ecología Aplicada*, 10(1), 23–19.
- Fidelis, A., & Blanco, C. (2014). Does fire induce flowering in Brazilian subtropical grasslands? *Applied Vegetation Science*, 17(4), 690–699.
<https://doi.org/10.1111/avsc.12098>
- Fidelis, A., Daibes, L. F., & Martins, A. R. (2016). To resist or to germinate? The effect of fire on legume seeds in Brazilian subtropical grasslands. *Acta Botanica Brasilica*, 30(1), 147–151. <https://doi.org/10.1590/0102-33062015abb0187>
- Fischer, F. M., Bonnet, O. J. F., Cezimbra, I. M., & Pillar, V. D. (2019). Long-term effects of grazing intensity on strategies and spatial components of functional diversity in subtropical grassland. *Applied Vegetation Science*, 22(1), 39–47.
<https://doi.org/10.1111/avsc.12402>
- Forwood, J. R., & Magai, M. M. (1992). Clipping frequency and intensity effects on big bluestem yield, quality, and persistence. *Journal of Range Management*, 45(6), 554–559. <https://doi.org/10.2307/4002571>
- Fuhlendorf, S. D., & Engle, D. M. (2004). Application of the fire-grazing interaction to restore a shifting mosaic on tallgrass prairie. *Journal of Applied Ecology*, 41(4), 604–614. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00937.x>
- Fynn, R. W. S., Murray-Hudson, M., Dhliwayo, M., & Scholte, P. (2015). African wetlands and their seasonal use by wild and domestic herbivores. *Wetlands Ecology and Management*, 23(4), 559–581. <https://doi.org/10.1007/s11273-015-9430-6>
- Gardiner, T., & Hassall, M. (2008). Does microclimate affect grasshopper populations after cutting of hay in improved grassland? *Journal of Insect Conservation*, 13(1), 97–102.
<https://doi.org/10.1007/s10841-007-9129-y>
- Gastal, F., & Lemaire, G. (2015). Defoliation, Shoot Plasticity, Sward Structure and Herbage Utilization in Pasture: Review of the Underlying Ecophysiological Processes. *Agriculture (Switzerland)*, 5(4), 1146–1171.
<https://doi.org/10.3390/agriculture5041146>
- Gates, R. N., Quarin, C. L., & Pedreira, C. G. S. (2004). Bahiagrass. In L. E. Moser, B. L. Burson, & L. E. Sollenberger (Eds.), *Warm-Season (C₄) Grasses (Agronomy Monographs, Vol. 45, Issue 45, pp. 651–680)*. American Society of Agronomy.
- Gatti, M. L., Ayala Torales, A. T., Cipriotti, P. A., & Golluscio, R. A. (2012). Leaf and tiller dynamics in two competing C₃ grass species: Influence of neighbours and

- nitrogen on morphogenetic traits. *Grass and Forage Science*, 68(1), 151–164.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2012.00881.x>
- Gatti, M. L., Ayala Torales, A. T., Cipriotti, P. A., & Golluscio, R. A. (2013). Dynamics of structural traits in two competing C₃ grass species: Influence of neighbours and nitrogen. *Grass and Forage Science*, 70(1), 102–115.
<https://doi.org/10.1111/gfs.12099>
- GBIF.org. (2023a, January 23). *GBIF Occurrence Download*
<https://doi.org/10.15468/dl.44c93d>. Global Biodiversity Information Facility.
<https://doi.org/https://doi.org/10.15468/dl.ns6hav>
- GBIF.org. (2023b, February 19). *Paspalum notatum* Flügge in *GBIF Backbone Taxonomy*.
<https://doi.org/10.15468/39omei>.
- GBIF.org. (2023c, February 19). *Sorghastrum setosum* (Griseb.) Hitchc. in *GBIF Backbone Taxonomy*. <https://doi.org/10.15468/39omei>.
- GBIF.org. (2023d, September 26). *Steinchisma laxum* (Sw.) Zuloaga GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.hpak9v>
- GBIF.org. (2023e, September 26). *Eryngium ebracteatum* Lam. GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.tpmz7r>
- Ginzburg, R., & Adámoli, J. (2005). *Situación ambiental del Chaco húmedo*.
- Golluscio, R. A., Bottaro, H. S., & Oesterheld, M. (2015). Controls of Carrying Capacity: Degradation, Primary Production, and Forage Quality Effects in a Patagonian Steppe. *Rangeland Ecology and Management*, 68(3), 266–275.
<https://doi.org/10.1016/j.rama.2015.03.002>
- Gonçalves, E. N., Carvalho de Faccio, P. C., Kunrath, T. R., Carassai, I. J., Bremm, C., & Fischer, V. (2009). Relações planta- animal em ambiente pastoril heterogeneo: Processo de ingestão de forragem. *Revista Brasileira De Zootecnia*, 3598, 1655–1662.
<https://doi.org/10.1590/S1516-35982009000900003>
- Graham, P. L., Steiner, J. L., & Wiese, A. F. (1988). Light Absorption and Competition in Mixed Sorghum-Pigweed Communities. *Agronomy Journal*, 80(3), 415–418.
- Griffin, J. L., & Jung, G. A. (1983). Leaf and Stem Forage Quality of Big Bluestem and Switchgrass?. *Agronomy Journal*, 75, 723–726.
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6), 902–910. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>

- Hassell, M. P., & Tilman, D. (1984). Resource Competition and Community Structure. *The Journal of Animal Ecology*, 53(2), 697. <https://doi.org/10.2307/4549>
- Hempson, G. P., Archibald, S., Bond, W. J., Ellis, R. P., Grant, C. C., Kruger, F. J., Kruger, L. M., Moxley, C., Owen-Smith, N., Peel, M. J. S., Smit, I. P. J., & Vickers, K. J. (2015). Ecology of grazing lawns in Africa. *Biological Reviews*, 90(3), 979–994. <https://doi.org/10.1111/brv.12145>
- Heringer, I., & Ávala Jaques, A. V. (2001). Plants adaptation to burning: Forest - grassland transition. *Ciência Rural*, 31(6), 1085–1090.
- Heringer, I., Victor, A., & Jacques, Á. (2002). Qualidade da forragem de pastagem nativa sob distintas alternativas de manejo. *Pesq. Agropec. Bras*, 3, 399–406.
- Herrera, L., Nabinger; Carlo, Weyland; Federico, & Parera, A. (2014). *Índice de contribución a la conservación de pastizales naturales del cono Sur* (A. Parera, I. Paullier, & F. Weyland, Eds.). Aves Uruguay
- Hirata, M. (1993). Response of Bahiagrass (*Paspalum notatum* Flüggé) Sward to cutting height. *Japanese Society of Grassland Science*, 39(2), 196–205.
- Hirata, M. (1994). Response of Bahiagrass (*Paspalum notatum* FLÜGGÉ) Sward to Nitrogen Fertilization Rate and Cutting Interva. *Japanese Society of Grassland Science*, 40(3), 313–324.
- Hirata, M., & Pakiding, W. (2002). Dynamics in tiller weight and its association with herbage mass and tiller density in a bahia grass (*Paspalum notatum*) pasture. *Tropical Grasslands*, 36(1), 24–32.
- Howe, H. F. (1994). Response of early- and late-flowering plants to fire season in experimental prairies. *Ecological Applications*, 4(1), 121–133. <https://doi.org/10.2307/1942122>
- Huhta, A.-P. (1998). Evaluating the impacts of mowing: A case study comparing managed and abandoned meadow patches. *Annales Botanici Fennici*, 35, 85–99. <https://www.researchgate.net/publication/230595270>
- Hulbert, L. C. (1988). Causes of fire effects in tallgrass prairie. *Ecology*, 69(1), 46–58. <https://doi.org/10.2307/1943159>
- Insua, J. R. (2018). *Enfoque morfológico para mejorar la modelación biofísica de la calidad nutritiva de pasturas* [Tesis Doctoral]. Universidad Nacional de Mar del Plata.

- Irisarri, J. G. N., Oesterheld, M., Golluscio, R. A., & Paruelo, J. M. (2014). Effects of Animal Husbandry on Secondary Production and Trophic Efficiency at a Regional Scale. *Ecosystems*, *17*(4), 738–749. <https://doi.org/10.1007/s10021-014-9756-6>
- Irisarri, J. G. N., & Oesterheld, M. (2020). Temporal variation of stocking rate and primary production in the face of drought and land use change. *Agricultural Systems*, *178*. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2019.102750>
- Irisarri, J. G. N., Durante, M., Derner, J. D., Oesterheld, M., & Augustine, D. J. (2022). Remotely Sensed Spatiotemporal Variation in Crude Protein of Shortgrass Steppe Forage. *Remote Sensing*, *14*(854), 1–12. <https://doi.org/10.3390/rs14040854>
- Islam, M. A., & Hirata, M. (2005). Leaf appearance, death and detachment, and tillering in centipedegrass (*Eremochloa ophiuroides* (Munro) Hack.) in comparison with bahiagrass (*Paspalum notatum* Flüggé): A study at a small sod scale. *Grassland Science*, *51*(2), 121–127. <https://doi.org/10.1111/j.1744-697x.2005.00017.x>
- Jaurena, M., Baptista, R., Durante, M., Brum, F., & Llovet, P. (2021). El canutillo: de un problema de manejo a una oportunidad para intensificar la ganadería en campo natural. *Revista INIA*, *66*, 55–58.
- Javadian, M., Behrangi, A., Smith, W. K., & Fisher, J. B. (2020). Global trends in evapotranspiration dominated by increases across large cropland regions. *Remote Sensing*, *12*(1221), 1–18. <https://doi.org/10.3390/rs12071221>
- Junk, W. J., & da Cunha, C. N. (2012). Pasture clearing from invasive woody plants in the Pantanal: A tool for sustainable management or environmental destruction? *Wetlands Ecology and Management*, *20*(2), 111–122. <https://doi.org/10.1007/s11273-011-9246-y>
- Keddy, P. A., & Shipley, B. (1989). Competitive Hierarchies in Herbaceous Plant Communities. *Oikos*, *54*(2), 234–241. <http://www.jstor.org>
- Kephart, K. D., & Buxton, D. R. (1993). Forage Quality Responses of C 3 and C 4 Perennial Grasses to Shade . *Crop Science*, *33*(4), 831–837. <https://doi.org/10.2135/cropsci1993.0011183x003300040040x>
- Kiniry, J. R., Tischler, C. R., & Esbroeck, G. A. Van. (1999). Radiation use efficiency and leaf CO 2 exchange for diverse C 4 grasses. *Biomass and Bioenergy*, *17*, 95–115. www.elsevier.com/locate/biombioe
- Kitzes, J., Peller, A., Goldfinger, S., & Wackernagel, M. (2007). Current Methods for calculating National Ecological Footprint Accounts. *Science for Environment & Sustainable Society*, *4*, 1–9.

- Koncz, P., Vadász-Besnyői, V., Csathó, A. I., Nagy, J., Szerdahelyi, T., Tóth, Z., Pintér, K., Fóti, S., Papp, M., Balogh, J., Gecse, B., Kertész, P., Biró, M., Nagy, Z., & Bartha, S. (2020). Carbon uptake changed but vegetation composition remained stable during transition from grazing to mowing grassland management. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, *304*(107161), 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107161>
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., & Rubel, F. (2006). World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, *15*(3), 259–263. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
- Kruska, R. L., Reid, R. S., Thornton, P. K., Henninger, N., & Kristjanson, P. M. (2003). Mapping livestock-oriented agricultural production systems for the developing world. *Agricultural Systems*, *77*(1), 39–63. [https://doi.org/10.1016/S0308-521X\(02\)00085-9](https://doi.org/10.1016/S0308-521X(02)00085-9)
- Kucseva, C. D., & Balbuena, O. (2003). Efectos de la suplementación sobre el consumo de pastos tropicales. *Jornadas Proyecto Nacional de Nutrición Animal, Programa Nacional Carnes, Proyecto Integrado Nutrición*, 47–57.
- Kunst, C. (2011). *Ecología y uso del fuego en la región Chaqueña Argentina: una revisión. 1970*, 81–105. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=3870714>
- Kurtz, D. B. (2016). *Management of excess standing biomass in Argentinean grasslands to increase grass and livestock productivity* [Doctoral Thesis]. University of Hohenheim Institute of Agricultural Sciences in the Tropics (Hans-Ruthenberg-Institute).
- Kurtz, D. B., Giese, M., Asch, F., Windisch, S. H., & Goldfarb, M. C. (2018). Effects of high impact grazing on species diversity and plant functional groups in grasslands of Northern Argentina. *Sustainability*, *10*(3153), 1–18. <https://doi.org/10.3390/su10093153>
- Lara, M. A. S., Pedreira, C. G. S., Boote, K. J., Pedreira, B. C., Moreno, L. S. B., & Alderman, P. D. (2012). Predicting growth of *Panicum maximum*: An adaptation of the CROPGRO-Perennial Forage model. *Agronomy Journal*, *104*(3), 600–611. <https://doi.org/10.2134/agronj2011.0272>
- Lauenroth, W. K. (1979). Grassland Primary Production: North American Grasslands in Perspective. In N. R. French (Ed.), *Perspectives in Grassland Ecology* (Vol. 32, pp. 3–24). Springer-Verlag New York, Inc
- Le Stradic, S., Hernandez, P., Fernandes, G. W., & Buisson, E. (2018). Regeneration after fire in campo rupestre: Short- and long-term vegetation dynamics. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, *238*, 191–200. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.12.001>

- Ledesma, L. L., & Zurita, J. (1995). Los Suelos de la E.E.A Colonia Benítez “Dr. Augusto G. Schulz” Provincia del Chaco. In *Carta de suelos de la República Argentina* (pp. 1–38). Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- Lemaire, G., & Chapman, D. F. (1996). Tissue flows in grazed communities. In J. Hodgson & A. W. Illius (Eds.), *The Ecology and Management of Grazing Systems* (pp. 3–37). CABInternational.
- Lemaire, G., & Millard, P. (1999). An ecophysiological approach to modelling resource fluxes in competing plants. *Journal of Experimental Botany*, *50*(330), 15–28. <https://academic.oup.com/jxb/article/50/330/15/456184>
- Lemaire, G., Hodgson, J., de Moraes, A., Nabinger, C., & Carvalho de Faccio, P. C. (2000). Grassland Ecophysiology and grazing Ecology. In G. Lemaire, J. Hodgson, A. D. Moraes, C. Nabinger, & Carvalho de Faccio, P. C. (Eds.), *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology* (CABI Publishing). CABI Publishing.
- Lemaire, G., & Agnusdei, M. (2000). Leaf Tissue Turnover and Efficiency of Herbage Utilization. In G. Lemaire, J. Hodgson, A. de Moraes, C. Nabinger, & P. C. de F. Carvalho (Eds.), *Sustainable Grazing Management of Natural Pastures* (pp. 265–288). CABI.
- Lemaire, G., Da Silva, S. C., Agnusdei, M., Wade, M., & Hodgson, J. (2009). Interactions between leaf lifespan and defoliation frequency in temperate and tropical pastures: A review. *Grass and Forage Science*, *64*(4), 341–353. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2009.00707.x>
- Leonard, S., Kirkpatrick, J., & Marsden-Smedley, J. (2010). Variation in the effects of vertebrate grazing on fire potential between grassland structural types. *Journal of Applied Ecology*, *47*(4), 876–883. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01840.x>
- Liang, Z., Zhang, F., Shao, M., & Zhang, J. (2002). The relations of stomatal conductance, water consumption, growth rate to leaf water potential during soil drying and rewatering cycle of wheat (*Triticum aestivum*). *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, *43*(3), 187–192.
- Lieth, H., & Whittaker, R. H. (1975). Modeling the Primary Productivity of the World. In H. Lieth & R. H. Whittaker (Eds.), *Primary Productivity of the Biosphere* (Ecological Studies, Vol. 14, pp. 236–263). Springer.
- Loveland, T. R., Reed, B. C., Ohlen, D. O., Brown, J. F., Zhu, Z., Yang, L., & Merchant, J. W. (2000). Development of a global land cover characteristics database and IGBP

- DISCover from 1 km AVHRR data. *International Journal of Remote Sensing*, 21(6–7), 1303–1330. <https://doi.org/10.1080/014311600210191>
- Luisoni, L. H. (2010). Tecnología de utilización de pajonales para el mejoramiento de la cría y recría. *3º Jornada IPCVA En Campo Hardy*, 1–5.
- MacDougall, A. S., & Turkington, R. (2007). Does the type of disturbance matter when restoring disturbance-dependent grasslands? *Restoration Ecology*, 15(2), 263–272. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00209.x>
- MacDougall, A. S., Gilbert, B., & Levine, J. M. (2009). Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology*, 97(4), 609–615. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01514.x>
- Machado, J. M., da Rocha, M. G., de Quadros, F. L. F., Confortin, A. C. C., dos Santos, A. B., Sichonany, M. J. de O., Ribeiro, L. A., & da Rosa, A. T. N. (2013). Morphogenesis of native grasses of pampa biome under nitrogen fertilization. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 42(1), 22–29. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982013000100004>
- MAGyP. (2022). *Estación Meteorológica INTA - Colonia Benitez*. <Http://Siga.Inta.Gob.Ar/#/Data>.
- Marchetti, Z. Y., & Aceñolaza, P. G. (2011). Evaluation of the relationships between floristic heterogeneity of *Panicum prionitis* Ness tall grasslands and the fire history, hidrological regime and soil texture in the Paraná river floodplain, Argentina. *Interciencia*, 36(8), 600–608.
- Marcón, F., Di Lorenzo, E. L., Peichoto, M. C., & Acuña, C. A. (2023). Cattle preference in *Paspalum atratum* and its relationship with morphological and anatomical leaf characteristics. *Crop Science*, 63(3), 1659–1673. <https://doi.org/10.1002/csc2.20970>
- Massa, E. S., Feldman, S. R., & Prado, D. E. (2014). *Producción y calidad forrajera de un pajonal de Panicum prionitis Nees bajo distintas alternativas de manejo, quema y corte* [Tesis Magister]. Universidad Nacional de Rosario.
- Mathis, C. P., Cochran, R. C., Heldt, J. S., Woods, B. C., Abdelgadir, I. E. O., Olson, K. C., Titgemeyer, E. C., & Vanzant, E. S. (2000). Effects of supplemental degradable intake protein on utilization of medium- to low-quality forages. *Journal of Animal Science*, 78(1), 224–232. <https://doi.org/10.2527/2000.781224x>

- Maturo, H. M., Oakley, L. J., Prado, D. E., Di Giacomo, A. G., & Krapovickas, S. F. (2005). *Vegetación y posición fitogeográfica de la Reserva 'El Bagual* (pp. 61–73). <https://www.researchgate.net/publication/255722223>
- McIvor, J. G. (2007). Pasture management in semiarid tropical woodlands: improving the herbage quality of stylos and grasses. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 47(11), 1359–1367. <https://doi.org/10.1071/EA06291>
- McKendrick, J. D., Owensby, C. E., & Hyde, R. M. (1975). Big bluestem and indiagrass vegetative reproduction and annual reserve carbohydrate and nitrogen cycles. *Agro-Ecosystems*, 2(1), 75–93. [https://doi.org/10.1016/0304-3746\(75\)90007-4](https://doi.org/10.1016/0304-3746(75)90007-4)
- McNaughton, S. I., Oesterheld, M., Frank, D. A., & Williams, K. I. (1991). Primary and Secondary Production in Terrestrial Ecosystems. *Comparative Analyses of Ecosystems*, 120–139. https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3122-6_7
- Milano, R. (2011). El nuevo escenario de la ganadería en Argentina. *Revista de La Bolsa de Comercio de Rosario*, 24–30.
- Montanarella, L., Baptista, I., McKenzie, N. J., & Yemefack, M. (2015). World's Soils are under threat. *Soild Discussions*, 2, 1263–1272. <https://doi.org/10.5194/soild-2-1263-2015>
- Monteith, J. L. (1972). Solar Radiation and Productivity in Tropical Ecosystems. *The Journal of Applied Ecology*, 9(3), 747–766. <https://doi.org/10.2307/2401901>
- Moreno, L. S. B., Pedreira, C. G. S., Boote, K. J., & Alves, R. R. (2014). Base temperature determination of tropical Panicum spp. grasses and its effects on degree-day-based models. *Agricultural and Forest Meteorology*, 186, 26–33. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.09.013>
- Mueggler, W. F. (1967). Response of Mountain Grassland Vegetation to Clipping in Southwestern Montana. *Ecology*, 48(6), 942–949. <https://doi.org/10.2307/1934538>
- Mueller-Dombois, D., & Ellenberg, H. (1974). Community Sampling: The Relevé Method. In J. Wiley & Sons (Eds.), *Aims and methods of vegetation ecology* (pp. 45–66). Library of Congress Cataloging in Publication Data.
- Mulisa, F., Gezahagn, K., Fekede, F., Kedir, M., Muluneh, M., Solomon, M., & Aschelew, T. (2021). Evaluation of ten perennial forage grasses for biomass and nutritional quality. *Tropical Grasslands - Forrajes Tropicales*, 9(3), 292–299. [https://doi.org/10.17138/TGFT\(9\)292-299](https://doi.org/10.17138/TGFT(9)292-299)

- Nabinger, C., de Moraes, A., & Maraschin, G. E. (2000). Campos in Souther Brasil. In G. Lemaire, J. Hogdson, A. de Moraes, C. Nabinger, & P. Carbalho de Faccio (Eds.), *Sustainable Grazing Management of Natural Pastures* (pp. 355–376). CABI Publishing.
- Nasca, J. A., Berone, G., Arroquy, J. I., Feldkamp, C., & Colombatto, D. (2020). Evaluación de un modelo de producción de pasturas mediante pruebas empíricas. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 46(1), 88–95.
- Nelson, C. J., & Moser, L. E. (1994). Plant factors efecting forage quality. In C. George & Jr. Fahey (Eds.), *Forage Quality, Evaluation, and Utilization* (pp. 115–154). American Society of Agronomy. <https://doi.org/10.2134/1994.foragequality>
- Neves, F. P., Carvalho de Faccio, P. C., Nabinger, C., Ávila Jacques, A. V., Carassai, I. J., & Tentardini, F. (2009). Estrategias de manejo da oferta de forragem para recria de novilhas em pastagem natural. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 38(8), 1532–1542. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982009000800018>
- Neves, F. P., Carvalho de Faccio, P. C., Nabinger, C., Carassai, I. J., Texeira dos Santos, D., & Velasquez da Veiga, G. (2009). Caracterização da estrutura da vegetação numa pastagem natural do Bioma Pampa submetida a diferentes estratégias de manejo da oferta de forragem. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 38(9), 1685–1694. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982009000900007>
- Novak, E. N., Bertelsen, M., Davis, D., Grobert, D. M., Lyons, K. G., Martina, J. P., McCaw, W. M., O’Toole, M., & Veldman, J. W. (2021). Season of prescribed fire determines grassland restoration outcomes after fire exclusion and overgrazing. *Ecosphere*, 12(9), 1–19. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3730>
- Oosterheld, M., Sala, O. E., & McNaughton, S. J. (1992). Effect of animal husbandry on herbivore carrying capacity at a regional scale. *Nature*, 356, 234–236.
- Ojeda, J. J., Caviglia, O. P., Agnusdei, M. G., & Errecart, P. M. (2018). Forage yield, water- and solar radiation-productivities of perennial pastures and annual crops sequences in the south-eastern Pampas of Argentina. *Field Crops Research*, 221, 19–31. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.02.010>
- Oldeman, L. R. (1991). Global Extent of Soil Degradation. *ISRIC Bi-Annual Report*, 19–36.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. v., Underwood, E. C., D’Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao,

- P., & Kassem, K. R. (2001). Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on earth. *BioScience*, *51*, 933–938.
- O'Mara, F. P. (2012). The role of grasslands in food security and climate change. *Annals of Botany*, *110*(6), 1263–1270. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs209>
- Oyarzábal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., Maturo, H. M., Aragón, R., Campanello, P. I., Prado, D., Oesterheld, M., & León, R. J. C. (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*, *28*(1), 040–063. <https://doi.org/10.25260/ea.18.28.1.0.399>
- Oyarzábal, M. (2022, November 18). *Observatorio Forrajero Nacional*. <Http://Produccionforrajes.Org.Ar/>.
- Oyarzábal, M., & Oesterheld, M. (2022). Assessing multiple limiting factors of seasonal biomass production and N content in a grassland with a year-round production. *Research Square*, 1–22. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1906038/v1>
- Pakiding, W., & Hirata, M. (2001). Leaf appearance, death and detachment in a bahia grass (*Paspalum notatum*) pasture under cattle grazing. *Tropical Grasslands*, *35*(2), 114–123.
- Parsons, A. J., & Penning, P. D. (1988). The effect of the duration of regrowth on photosynthesis, leaf death and the average rate of growth in a rotationally grazed sward. *Grass and Forage Science*, *43*(1), 15–27. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.1988.tb02137.x>
- Pavlovic, N. B., Leicht-Young, S. A., & Grundel, R. (2011). Short-term effects of burn season on flowering phenology of savanna plants. *Plant Ecology*, *212*(4), 611–625. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9851-5>
- Pedreira, B. C., Pedreira, C. G. S., Boote, K. J., Lara, M. A. S., & Alderman, P. D. (2011). Adapting the CROPGRO perennial forage model to predict growth of *Brachiaria brizantha*. *Field Crops Research*, *120*(3), 370–379. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.11.010>
- Pemadasa, M. A. (1990). Tropical grasslands of sri lanka and India. *Journal of Biogeography*, *17*(4/5), 395–400. <https://doi.org/10.2307/2845368>
- Perelman, S. B., Batista, W. B., & León, R. J. C. (2005). El estudio de la heterogeneidad de la vegetación. Fitosociología y técnicas relacionada. In M. Oesterheld, M. Aguilar, C. Ghersa, & J. M. Paruelo (Eds.), *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas, un homenaje a Rolando JC Leon* (FA-UBA, pp. 321–350).

- Piipponen, J., Jalava, M., de Leeuw, J., Rizayeva, A., Godde, C., Cramer, G., Herrero, M., & Kummu, M. (2022). Global trends in grassland carrying capacity and relative stocking density of livestock. *Global Change Biology*, 28(12), 3902–3919. <https://doi.org/10.1111/gcb.16174>
- Pírez, F., & Aldabe, J. (2022). Comparison of the bird community in livestock farms with continuous and rotational grazing in eastern Uruguay. *Ornithology Research*, 31(1), 41–50. <https://doi.org/10.1007/s43388-022-00113-1>
- Pizzio, R. M., & Royo Pallarés, O. (1994). Utilización y manejo de los pastizales del ecosistema Campos de Argentina. In J. P. Puignau (Ed.), *Dialogo XL-Utilización y manejo de pastizales* (pp. 115–126). Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA).
- Prăvălie, R., Patriche, C., Borrelli, P., Panagos, P., Roșca, B., Dumitrașcu, M., Nita, I. A., Săvulescu, I., Birsan, M. V., & Bandoc, G. (2021). Arable lands under the pressure of multiple land degradation processes. A global perspective. *Environmental Research*, 194(110697), 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2020.110697>
- Preliasco, P. M. (2013). *Quemas en la estación de crecimiento : su efecto sucesional en el corto plazo en un pajonal de paja amarilla y colorada* . [Trabajo Final de Especialidad en Manejo de Sistemas Pastoriles]. Universidad de Buenos Aires.
- R Core Team. (2022). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing (4.1.3). <https://www.R-project.org/>.
- Ramankutty, N., Evan, A. T., Monfreda, C., & Foley, J. A. (2008). Farming the planet: 1. Geographic distribution of global agricultural lands in the year 2000. *Global Biogeochemical Cycles*, 22(1), 1–19. <https://doi.org/10.1029/2007GB002952>
- Richards, J. H., & Caldwell, M. M. (1985). Soluble carbohydrates, concurrent photosynthesis and efficiency in regrowth following defoliation: a field study with *Agropyron* species. *Journal of Applied Ecology*, 22, 907–920.
- Ritchie, H., & Roser, M. (2013). *Land Use*. Our World in Data . <https://ourworldindata.org/land-use>
- Ritchie, H., Rosado; Pablo, & Roser, M. (2017). *Meat and dairy production*. Our World in Data. <https://ourworldindata.org/meat-production>
- Rymph, S. J. (2004). *Modeling growth and composition of perennial tropical forage grasses* [Doctoral Thesis]. University of Florida.

- SAGyP. (2022). Series de Stock Bovino y Mapas. In https://www.magyp.gob.ar/sitio/areas/bovinos/informacion_interes/informes/index.php.
- Sala, O. E., Oesterheld, M., León, E. J. C., & Soriano, A. (1986). Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio*, *67*, 27–32.
- Sala, O. E., Parton, W. J., Joyce, L. A., & Lauenroth, W. K. (1988). Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, *69*(1), 40–45.
- Sala, O. E., Golluscio, R. A., Lauenroth, W. K., & Soriano, A. (1989). Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonia steppe. *Oecologia*, *81*, 501–505.
- Sala, O., & Austin, A. T. (2000). Methods Of Estimating Aboveground Net Primary Productivity. *Methods in Ecosystem Science*, 31–43.
- Sampedro, D., Vogel, O., & Celser, R. (2004). Suplementación de vacunos en pastizales naturales. *Sitio Argentino de Producción Animal*, *34*, 1–11.
- Sampson, F., & Knopf, F. (1994). Prairie conservation in North America. *BioScience*, *44*(6), 418–421. <https://digitalcommons.unl.edu/icwdmother>
- Sánchez-Sabate, Badilla-Briones, & Sabaté. (2019). Understanding attitudes towards reducing meat consumption for environmental reasons. A qualitative synthesis review. *Sustainability*, *11*(22), 1–38. <https://doi.org/10.3390/su11226295>
- Sanderson, M. A., & Wedin, W. F. (1989). Phenological Stage and Herbage Quality Relationships in Temperate Grasses and Legumes. *Agronomy Journal*, *81*(6), 864–869. <https://doi.org/10.2134/agronj1989.00021962008100060005x>
- Santos, A. B. Dos, Quadros, F. L. F. De, Soares, L. S. U., Rocha, M. G. Da, Machado, J. M., & Martini, A. P. M. (2013). Características morfogênicas de gramíneas nativas do Sul do Brasil sob níveis de nitrogênio. *Ciência Rural*, *43*(3), 503–508. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782013000300021>
- Scheirs, J., de Bruyn, L., & Verhagen, R. (2001). A test of the c 3 – C 4 hypothesis with two grass miners . *Ecology*, *82*(2), 410–421. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0410:atotcc\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0410:atotcc]2.0.co;2)
- Scholes, R. J., & Archer, S. R. (1997). Tree-Grass interactions in savannas. *Annual Reviews Ecology System*, *28*, 517–561. www.annualreviews.org

- Schulz, R. R., Zilli, A. L., Brugnoli, E. A., Marcón, F., & Acuña, C. A. (2023). Structural and morphogenetic characteristics in *paspalum notatum*: responses to nitrogen fertilization, season, and genotype. *Plants*, *12*(14), 1–19. <https://doi.org/10.3390/plants12142633>
- Sinclair, T. R., Mislevy, P., & Ray, J. D. (2001). Short photoperiod inhibits winter growth of subtropical grasses. *Planta*, *213*(3), 488–491. <https://doi.org/10.1007/s004250100611>
- Skerman, P. J., & Riveros, F. (1989). *Tropical Grasses* (Vol. 23). Food & Agriculture Org.
- Skinner, R. H., & Nelson, C. J. (1995). Elongation of the Grass Leaf and its Relationship to the Phyllochron. *Crop Science*, *35*(1), 4–10. <https://doi.org/10.2135/cropsci1995.0011183x003500010002x>
- Slanac, A. L., Kucseva, C. D., Balbuena, O., & Rochinotti, D. (2011). Degradación ruminal en bovinos de la materia seca de *Sorghastrum setosum* a diferentes edades en época otoñal. *Revista Veterinaria*, *22*(2), 105–108.
- Smith, E. (1960). Effects of Burning and Clipping at Various Times During the Wet Season on Tropical Tall Grass Range in Northern Australia. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives*, *13*(4), 197–203.
- Soper, D. (2006). *Free Statistics Calculators*. <https://www.danielsoper.com/statcalc/calculator.aspx?id=103>.
- Sowell, B. F., Mosley, J. C., & Bowman, J. G. P. (2000). Social behavior of grazing beef cattle: Implications for management. *Journal of Animal Science*, *77*(E-Suppl), 1–7. <https://doi.org/10.2527/jas2000.00218812007700es0021x>
- Sternberg, M., Gutman, M., Perevolotsky, A., Ungar, E. D., & Kigel, J. (2000). Vegetation Response to Grazing Management in a Mediterranean Herbaceous Community: A Functional Group Approach. *Journal of Applied Ecology*, *37*(2), 224–237. <http://www.jstor.orgURL:http://www.jstor.org/stable/2655905>
- Still, C. J., Berry, J. A., Ribas-Carbo, M., & Helliker, B. R. (2003). The contribution of C 3 and C 4 plants to the carbon cycle of a tallgrass prairie: an isotopic approach. *Oecologia*, *136*(3), 347–359. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1274-8>
- Sugiyama, S. (1995). The Relationship between Growth and Development of Vegetative Shoots in Genotypes of Tall Fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Annals of Botany*, *76*(6), 553–558. <https://doi.org/10.1006/anbo.1995.1132>

- Sussini, P. A. (2021a). *Desarrollo de Cámara de Cultivo Controlado*.
https://github.com/paolito30/Camara-de-Cultivo-Controlado/blob/main/CamaraConRiego_con_correcciones.ino.
- Sussini, P. A. (2021b). *Data Logger wifi para monitorear y registrar la temperatura y humedad dentro de la cámara de cultivo*. https://github.com/paolito30/Data-logger/blob/main/Datallogger_Temperatura_y_Humedad.ino
- Suttie, James. M., Reynolds, Stephen. G., & Batello, Caterina. (2005). *Grasslands of the world* (J. M. Suttie, S. G. Reynolds, & C. Batello, Eds.; Vol. 34). Food & Agriculture Organization for United Nations (FAO). <https://www.fao.org/3/y8344e/y8344e00.htm>
- Tallowin, J. R. B., Brookman, S. K. E., & Santos, G. L. (1995). Leaf growth and utilization in four grass species under steady state continuous grazing. *Journal of Agricultural Science*, 124, 403–417.
- Tessi, T. (2021). Aportes para el uso pastoril sustentable de los pastizales de altura de las [Tesis Doctoral]. Universidad de Buenos Aires.
- Thapa, S. K., de Jong, J. F., Subedi, N., Hof, A. R., Corradini, G., Basnet, S., & Prins, H. H. T. (2021). Forage quality in grazing lawns and tall grasslands in the subtropical region of Nepal and implications for wild herbivores. *Global Ecology and Conservation*, 30(e01747), 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01747>
- Tilman, D. (1990). Mechanisms of Plant Competition for Nutrients: The Elements of a Predictive Theory of Competition. In J. Grace & David Tilman (Eds.), *Perspectives on plant competition* (pp. 117–141).
- Tilman, D., & Wedin, D. (1991). Dynamics of nitrogen competition between successional grasses. *Ecology*, 72(3), 1038–1049. <https://doi.org/10.2307/1940604>
- Tilman, D. (2007). Resource competition and plant traits: A response to Craine et al. 2005: Forum. *Journal of Ecology*, 95(2), 231–234. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01201.x>
- Tommasone, F. (2006). Con poco, mucho; mejor alimentación en el norte argentino. *Gran Nacional Brangus*, 52, 68–71.
- Townsend, C. R. (2008). *Características productivas de gramíneas nativas do genero Paspalum, em resposta a disponibilidade de nitrogenio* [Doutor em Zootecnia]. Universidade Federal do Rio Grande do Sul - Faculdade de Agronomia.

- Ugherughe, P. O. (1986). Relationship Between Digestibility of *Bromus inermis* Plant Parts. *Journal of Agronomy and Crop Science*, *157*(2), 136–143.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.1986.tb00060.x>
- UN. (2022). *World Population Prospects 2020: Summary of Results* (Vol. 27). United Nations.
- Veldman, J. W., Buisson, E., Durigan, G., Fernandes, G. W., Le Stradic, S., Mahy, G., Negreiros, D., Overbeck, G. E., Veldman, R. G., Zaloumis, N. P., Putz, F. E., & Bond, W. J. (2015). Toward an old-growth concept for grasslands, savannas, and woodlands. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *13*(3), 154–162.
<https://doi.org/10.1890/140270>
- Wan, S., Luo, Y., & Wallace, L. L. (2002). Changes in microclimate induced by experimental warming and clipping in tallgrass prairie. *Global Change Biology*, *8*(8), 754–768. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00510.x>
- Wang, D., Liu, C., Yang, Y., Liu, P., Hu, W., Song, H., Miao, C., Chen, J., Yang, Z., & Miao, Y. (2023). Clipping decreases plant cover, litter mass, and water infiltration rate in soil across six plant community sites in a semiarid grassland. *The Science of the Total Environment*, *861*(160692), 1–12.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.160692>
- Watcharamongkol, T., Christin, P. A., & Osborne, C. P. (2018). C₄ photosynthesis evolved in warm climates but promoted migration to cooler ones. *Ecology Letters*, *21*(3), 376–383. <https://doi.org/10.1111/ele.12905>
- Weaver, T., & Grime, J. P. (1980). Plant Strategies and Vegetation Processes. *Journal of Range Management*, *33*(2), 159. <https://doi.org/10.2307/3898436>
- Weiser, R. L., Asrar, G., Miller, G. P., & Kanemasu, E. T. (1986). Assessing Grassland Biophysical Characteristics from Spectral Measurements. *Remote Sensing of Environment*, *20*, 141–152.
- Whittington, H. R., Tilman, D., Wragg, P. D., & Powers, J. S. (2015). Phenological responses of prairie plants vary among species and year in a three-year experimental warming study. *Ecosphere*, *6*(10), 1–15. <https://doi.org/10.1890/ES15-00070.1>
- Wilhelm, W. W., & McMaster, G. S. (1995). Importance of the Phyllochron in Studying Development and Growth in Grasses. *Crop Science*, *35*(1), 1–3.
<https://doi.org/10.2135/cropsci1995.0011183x003500010001x>
- Wilmer, H., Augustine, D. J., Derner, J. D., Fernández-Giménez, M. E., Briske, D. D., Roche, L. M., Tate, K. W., & Miller, K. E. (2018). Diverse Management Strategies

- Produce Similar Ecological Outcomes on Ranches in Western Great Plains: Social-Ecological Assessment. *Rangeland Ecology and Management*, 71(5), 626–636. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2017.08.001>
- Wilson, S. D., & Tilman, D. (1993). Plant Competition and Resource Availability in Response to Disturbance and Fertilization. *Ecology*, 74(2), 599–611. <https://doi.org/10.2307/1939319>
- Winter, W. H., Mott, J. J., Mclean, R. W., & Ratcliff, D. (1989). Evaluation of management options for increasing the productivity of tropical savanna pastures 1. Fertiliser. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 29, 613–635. <https://doi.org/https://doi.org/10.1071/EA9890613>
- Yang, Y., Fang, J., Ma, W., & Wang, W. (2008). Relationship between variability in aboveground net primary production and precipitation in global grasslands. *Geophysical Research Letters*, 35(23), 1–4. <https://doi.org/10.1029/2008GL035408>
- Yin, H., Brandão, A., Buchner, J., Helmers, D., Iuliano, B. G., Kimambo, N. E., Lewińska, K. E., Razenkova, E., Rizayeva, A., Rogova, N., Spawn, S. A., Xie, Y., & Radeloff, V. C. (2020). Monitoring cropland abandonment with Landsat time series. *Remote Sensing of Environment*, 246(111873), 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2020.111873>
- Zhang, Y. K., & Schilling, K. E. (2006). Effects of land cover on water table, soil moisture, evapotranspiration, and groundwater recharge: A Field observation and analysis. *Journal of Hydrology*, 319(1–4), 328–338. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2005.06.044>
- Zuazo, V. H. D., & Pleguezuelo, C. R. R. (2008). Soil-erosion and runoff prevention by plant covers. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 28(1), 65–86. <https://doi.org/10.1051/agro:2007062>

APÉNDICE

Macro Clases	Clase	Descripción
Tropicales	Af	Tropical lluvioso
	Am	Tropical monzónico
	Aw	Tropical con invierno seco
Templados	Cfa	Templado lluvioso con veranos calurosos
	Cfb	Templado lluvioso con veranos calidos
	Cfc	Templado lluvioso con veranos fríos
	Csb	Templado con veranos secos y calidos
	Csh	Templado con veranos secos áridos y calurosos
	Cwa	Templado con inviernos secos y veranos calurosos
Áridos	Bsh	Árido con verano seco y caluroso
	Bsk	Estepa árida fría
	BWh	Desierto árido caluroso
	BWk	Desierto árido frío
Continetales	Dfb	Nevado lluvioso con veranos calidos
	Dfc	Nevado lluvioso con veranos fríos
	Dwc	Nevado con inviernos secos y veranos fríos
Polar	ET	Estepa polar

Apéndice 1: Grupos climáticos de Köppen y su descripción.

Nutrientes	Concentración
N nítrico	6,30%
N amoniacal	7,70%
N Total	14%
P ₂ O ₂	9%
K ₂ O	15%
MgO	2%
SO ₃	10%
B	0,03%
Cu	0,02%
Fe	0,40%
Mn	0,40%
Mo	0,02%
Zn	0,05%
Sustrato etereo	35%

Fertilizante NPK (MgS): 14-9-15-(2-1c) y Micronutrientes
 Marca Comercial: Plantacote
 Características: Granulos de liberación lenta

Apéndice 2: Cuadro con la concentración de nutrientes del fertilizante de liberación lenta (3 meses según el fabricante) utilizado para la propagación y cultivo de *Sorghastrum setosum* y *Paspalum notatum* en el experimento para la estimación de las temperaturas bases de crecimiento y de las tasas de crecimiento.