

Respuestas fenológicas de dos gramíneas C₃ y dos C₄, del pastizal natural de San Luis (Argentina), a variaciones de agua y temperatura

*Tesis presentada para optar al título de Magister de la Universidad de
Buenos Aires.*

Área: Recursos Naturales

Martín S. Chichahuala

Ingeniero Agrónomo

Facultad de Ingeniería y Ciencias Económico Sociales

Universidad de San Luis

2001

Recursos Naturales - EEA INTA San Luis



Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano

Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires

COMITÉ CONSEJERO

Director de Tesis

Diego F. Steinaker

Biólogo (Universidad de Córdoba)

Ph. D (Universidad de Regina)

Consejero de estudios

Esteban G. Jobbágy

Ingeniero Agrónomo, M.Sc. (Universidad de Buenos Aires)

Ph.D. (Universidad de Duke)

JURADO DE TESIS

Diego F. Steinaker

Biólogo (Universidad de Córdoba)

Ph. D (Universidad de Regina)

Sandra Janet Bucci

Licenciada en Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

Doctora en Biología (Universidad de Buenos Aires)

Pablo Ariel Cipriotti

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Fecha de aprobación de la tesis: **5 de marzo de 2013**

Agradecimientos

A mi director Diego Steinaker por brindarme el soporte y orientación en la labor científica e inculcarme el placer por la investigación. Al aporte en el diseño y escritura de mi codirector Esteban Jobbágy.

Las críticas de los profesionales Jorge Veneciano, Ruth Rauber, Manuel Demaría, Oscar Terenti, José Luis Riedel y el apoyo estadístico de Karina Frigerio y Elizabeth Rojas fueron fundamentales para mejorar aspectos de la investigación y de la escritura.

Al equipo de pastizales: Daniel, Juan Pablo, Alberto y Marcelo por la amistad y ayuda invaluable en el campo y en los invernáculos. A otros compañeros de trabajo como Guillermo, Paula, Jesica, Laura y Marina entre otros por sus consejos oportunos de aliento y amistad.

Al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) por darme la oportunidad laboral y económica de llevar a cabo este trabajo.

A la EPG por la dedicación de todo el personal y conocimientos inconmensurables brindados durante mi etapa de alumno.

Dedico este esfuerzo a mi esposa Valeria y a mi hijo Matías por el apoyo, sacrificio y paciencia empeñado durante el tiempo de este estudio, y a mis padres Miguel y Gloria por enseñarme que la mejor manera de honrar a la patria es trabajando y a mi hermana y amiga Anahí.

...finalmente le dedico el esfuerzo de este trabajo a Facu y Sergio que se me adelantaron en el camino, a los que están día a día junto a mí y a la memoria de los que ya no están.

...porque también somos lo que hemos perdido.

ÍNDICE

Capítulo I: Introducción General

- 1.1. Marco Conceptual..... 1
- 1.2. Objetivo General..... 4
- 1.3. Objetivos Específicos..... 4
- 1.4. Esquema General de la tesis..... 4

Capítulo II: Cambios fenológicos en gramíneas nativas durante 35 años: Relaciones con variaciones en las precipitaciones y la temperatura.

- 2.1. Introducción..... 7
- 2.2. Métodos
 - 2.2.1. Área de Estudio..... 9
 - 2.2.2. Datos fenológicos históricos (1976-1986)..... 9
 - 2.2.3. Datos fenológicos actuales (2008-2010)..... 10
 - 2.2.4. Datos climáticos (1976-2010)..... 10
 - 2.2.5. Análisis de los datos..... 11
- 2.3. Resultados
 - 2.3.1. Fenología..... 11
 - 2.3.2. Fenología y clima..... 13
- 2.4. Discusión y Conclusiones..... 20
- 2.5 Consideraciones generales..... 22

Capítulo III: Efecto del agua y la temperatura sobre la producción y la fenología de gramíneas C₃ y C₄

- 3.1. Introducción..... 25
- 3.2. Materiales y métodos..... 28
 - 3.2.1. Tratamientos y diseño experimental..... 28
 - 3.2.2. Producción Primaria Neta Aérea..... 31
 - 3.2.3. Fenología..... 33
- 3.3. Resultados
 - 3.3.1. Producción Primaria Neta Aérea..... 33
 - 3.3.2. Fenología..... 37
- 3.4. Discusión y Conclusiones..... 40

Capítulo IV: Conclusiones generales

• 4.1. Consideraciones generales.....	42
• 4.2. Conclusiones sobre las respuestas individuales de las especies.....	42
• 4.3. Discusión final.....	45
• 4.4. Implicancias ecológicas y productivas.....	46
• 4.5. Futuras líneas de investigación.....	47
Bibliografía Citada.....	49

ÍNDICE DE TABLAS

Capítulo II

- Tabla 2.1: Estacionalidad del ciclo reproductivo para las cuatro especies. Se indican fechas promedio y rango para el inicio y fin del ciclo reproductivo, y cantidad de días (d) para el largo. Ref: GF: grupo funcional, DE: desvío estándar, EE: error estándar, Eus Ret: *Eustachys retusa*, Sch Con: *Schizachyrium condensatum*, Pip Nap: *Piptochaetium napostaense*, Poa Lig: *Poa ligularis*..... 12
- Tabla 2.2: Correlaciones (Pearson) y probabilidades (en cursiva) entre el inicio, fin y largo de un ciclo reproductivo, y el inicio, fin y largo del ciclo anterior. Celdas sombreadas muestran correlaciones estadísticamente significativas ($p < 0.05$)..... 12
- Tabla 2.3: Correlaciones directas e indirectas mediante senderos para las fenofases de *Piptochaetium napostaense*: Se indica ajuste total del modelo (R^2) y efectos residuales (E)..... 15
- Tabla 2.4 Correlaciones directas e indirectas mediante senderos para las fenofases de *Poa ligularis*: Se indica ajuste total del modelo (R^2) y efectos residuales (E)..... 17
- Tabla 2.5: Correlaciones directas e indirectas mediante senderos para las fenofases de *Eustachys retusa*: Se indica ajuste total del modelo (R^2) y efectos residuales (E)..... 18
- Tabla 2.6: Correlaciones directas e indirectas mediante senderos para las fenofases de *Schizachyrium condensatum*: Se indica ajuste total del modelo (R^2) y efectos residuales (E)..... 19

Capítulo III

- Tabla 3.1: Producción de las fracciones vegetativa, reproductiva, total y relación reproductivo/total, para los factores temperatura y agua. ANOVA donde se indican valores significativos ($p < 0.10$) en negrita. Pip Nap: *Piptochaetium napostaense*, Poa Lig: *Poa ligularis*, Eus Ret: *Eustachys retusa*, Sch Con: *Schizachyrium condensatum*..... 34

- Tabla 3.2: Comparación de medias mediante un test de t para las fracciones vegetativas, reproductivas y total para los tratamientos baja temperatura- mayor riego (B>) versus alta temperatura – menor riego (A<). Se indica n para cada tratamiento, diferencias de medias y p valor..... 36
- Tabla 3.3: Comparación de medias mediante un test de t para las fenofases inicio, fin y largo para los tratamientos baja temperatura- mayor riego (B>) versus alta temperatura – menor riego (A<). Se indica n para cada tratamiento, diferencias de medias y p valor..... 38
- Tabla 3.4: ANOVA de la fenología reproductiva para los factores temperatura y agua. Se indican valores significativos en negrita ($p < 0.10$). Pip Nap: *Piptochaetium napostaense*, Poa Lig: *Poa ligularis*, Eus Ret: *Eustachys retusa*, Sch Con: *Schizachyrium condensatum*..... 39

Capítulo IV

- Tabla 4.1: Respuestas fenológicas en los estudios observacional (Obs.) y controlado (Contr.) y respuestas vegetativas y reproductivas del estudio controlado y para los factores temperatura y agua. Entre paréntesis se indican el signo de la asociación. GF: grupo funcional, ns: no significancia estadística..... 43

Apéndice

- Tabla 2.7: Correlaciones (Pearson) y probabilidades (en cursiva) entre el inicio, fin y largo del ciclo reproductivo y las temperaturas mensuales (mínimas, medias y máximas) para los 12 años. Ref.; Rango: fechas extremos para cada fenofase. Celdas oscuras correlaciones estadísticamente significativas Pip Nap: *Piptochaetium napostaense*, Poa Lig: *Poa ligularis*, Eus Ret: *Eustachys retusa*, Sch Con: *Schizachyrium condensatum*..... 56
- Tabla 2.8: Correlaciones (Pearson) y probabilidades (en cursiva) entre el inicio, fin y largo del ciclo reproductivo y las precipitaciones mensuales, bimensuales y estacionales para los 12 años. Ref.; Rango: fechas extremos para cada fenofase. Celdas oscuras correlaciones estadísticamente significativas Pip Nap: *Piptochaetium napostaense*, Poa Lig: *Poa ligularis*, Eus Ret: *Eustachys retusa*, Sch Con: *Schizachyrium condensatum*..... 57

ÍNDICE DE FIGURAS

Capítulo I

- Figura 1.1: Ubicación del área de estudio dentro de la región Bosque de Caldén (Anderson *et al.* 1970) en la Provincia de San Luis, Argentina..... 5
- Figura 1.2.: Secuencia fenológica para un individuo de la especie *Eustachys retusa*. a) prefloración, b) floración, c) fructificación, d) diseminación de semillas..... 6
- Figura 1.3.: Gramíneas C₃ y C₄ con el detalle de sus inflorescencias. a) *Piptochaetium napostaense*; b) *Poa ligularis*; c) *Eustachys retusa*; d) *Schizachyrium condensatum*..... 6

Capítulo II

- Figura 2.1: Estacionalidad de la fenología reproductiva. En celdas coloreadas marcan el rango de fecha para el inicio y fin, y en números la fecha promedio. Rango y promedio (entre paréntesis) en días para el largo. Eus Ret: *Eustachys retusa*, Sch Con: *Schizachyrium condensatum*, Pip Nap: *Piptochaetium napostaense*, Poa Lig: *Poa ligularis*..... 13
- Figura 2.2.: a) Temperatura y precipitación (media anual, media móvil tomada cada diez años, y tendencias lineales) durante el período 1976 a 2010, para el área de estudio. b) Relación entre la temperatura y precipitación media anual para el mismo período..... 14
- Figura 2.3: Relaciones fenológicas para *Piptochaetium napostaense* mediante senderos. Ref: Flechas llenas y números en negrita indican relaciones directas, flechas punteadas y números sin negrita indican relaciones indirectas. Flechas dobles indican correlaciones climáticas. En cursiva la residualidad del modelo (E) en porcentaje. 15
- Figura 2.4: Relaciones fenológicas para *Poa ligularis* mediante senderos. Ref: Flechas llenas y números en negrita indican relaciones directas, flechas punteadas y números sin negrita indican relaciones indirectas. Flechas dobles indican correlaciones climáticas. En cursiva la residualidad del modelo (E) en porcentaje..... 17
- Figura 2.5: Relaciones fenológicas para *Eustachys retusa* mediante senderos. Ref: Flechas llenas y números en negrita indican relaciones directas, flechas punteadas y números sin negrita indican relaciones indirectas. Flechas dobles

indican correlaciones climáticas. En cursiva la residualidad del modelo (E) en porcentaje..... 19

- Figura 2.6: Relaciones fenológicas para *Schizachyrium condensatum* mediante senderos. Ref: Flechas llenas y números en negrita indican relaciones directas, flechas punteadas y números sin negrita indican relaciones indirectas. Flechas dobles indican correlaciones climáticas. En cursiva la residualidad del modelo (E) en porcentaje..... 20

Capítulo III

- Figura 3.1.: a) invernáculos; b) paredes laterales en sector de mayor temperatura c) macetones enterrados conteniendo las especies; d) sector de mayor temperatura al frente, sector de menor temperatura atrás, con apertura cenital, e) flujo de temperatura dentro del invernáculo..... 29
- Figura 3.2.: Marcha horaria de las temperaturas para el menor nivel (<Temp), mayor nivel (>Temp) y del ambiente (Exterior) para tres días típicos de invierno (a) y tres de verano (b), registradas cada una hora mediante termocuplas conectadas a *data loggers* automáticos (Onset-Hobo)..... 30
- Figura 3.3: Tratamientos de riego: régimen seco (1er cuartil, 358 mm) y régimen húmedo (3er cuartil, 864 mm). Se indica además el promedio histórico (1960-2010) para la región..... 31
- Figura 3.4.: a) Detalle de corte de producción, b) separación de la fracción vegetativa y reproductiva..... 32
- Figura 3.5: Efecto del tratamiento temperatura sobre la PPNA de la fracción vegetativa, reproductiva y total (promedio de los tres cortes). Los asteriscos indican efectos significativos ($^{\wedge}p$ 0.05-0.10, * p 0.01-0.05, ** p 0.001-0.01, *** p <0.001), barras indican el error estándar..... 35
- Figura 3.6: Efecto del tratamiento agua sobre la PPNA de la fracción vegetativa, reproductiva y total (promedio de los tres cortes). Los asteriscos indican efectos significativos ($^{\wedge}p$ 0.05-0.10, * p 0.01-0.05, ** p 0.001-0.01, *** p <0.001), barras indican el error estándar..... 36
- Figura 3.7.: Porcentaje de la producción total destinada a los componentes reproductivos (R/T * 100). Para el factor temperatura (a) y para el factor agua (b)..... 37

- Figura 3.8: Largo del ciclo reproductivo de *Poa ligularis*. Las barras indican error estándar. La tabla en el ángulo superior indica el ANOVA para la interacción de los factores agua y temperatura. Letras distintas indica diferencias significativas entre medias ($p \leq 0.10$). Combinaciones de niveles de factor: letras A y B, y signos + y -, para alto y bajo nivel de temperatura y agua respectivamente..... 38
- Figura 3.9: Estacionalidad del ciclo reproductivo (prefloración a diseminación) para dos niveles de disponibilidad hídrica en las cuatro especies estudiadas. Se indica el largo del ciclo reproductivos (en días), y con flechas el momento en que las especies alcanza la máxima cantidad de estructuras reproductivas (M Max). En cursiva la diferencia en días para el comienzo floral. Los asteriscos indican efectos significativos ($\wedge p 0.05-0.10$, * $p 0.01-0.05$, ** $p 0.001-0.01$, *** $p < 0.001$); ns: no significativo)..... 39

Declaración:

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

Martín Santos Chicahuala

DNI: 24.234.463

ABREVIATURAS

Eus Ret: *Eustachys retusa*

GF: grupo funcional

I-P: (Invierno-Primavera)

MMax: Momento en el cual se alcanza el máximo de estructuras reproductivas

ns: no significancia estadística.

O Ant: (Otoño anterior)

Pip Nap: *Piptochaetium napostaense*

Poa Lig: *Poa ligularis*

Sch Con: *Schizachyrium condensatum*

V-O: (Verano-Otoño)

“Respuestas fenológicas de dos gramíneas C₃ y dos C₄, del pastizal natural de San Luis (Argentina), a variaciones de agua y temperatura”

RESUMEN

La temperatura y las precipitaciones son factores claves en la fenología de especies vegetales y su productividad. Los pastizales de la provincia de San Luis son especialmente interesantes porque coexisten gramíneas con vías metabólicas C₃ (invernales) y C₄ (estivales). Para evaluar cómo se relacionan la producción y la fenología reproductiva de las especies frente a cambios de temperatura y disponibilidad de agua, evalué cuatro gramíneas representativas de la región (dos C₃ y dos C₄) en dos estudios: 1) observacional a campo, y 2) manipulativo en invernáculo con dos niveles de temperatura y dos niveles de agua. En el estudio observacional comparé diez años de relevamientos fenológicos históricos realizados entre 1976 y 1986, con relevamientos fenológicos propios entre 2008 y 2010, todos llevados a cabo sobre el mismo sitio de estudio. En esta comparación encontré que una de las cuatro especies (*Poa ligularis*), atrasó significativamente su ciclo reproductivo (38 días la floración y 16 días la diseminación de semillas). La temperatura tuvo menor efecto sobre la producción, pero reflejó un claro control sobre la fenología en las cuatro especies estudiadas. En general, altas temperaturas estivales atrasaron el fin y aumentaron el largo del ciclo reproductivo de todas las especies. En cambio, primaveras más cálidas adelantaron el inicio reproductivo de las C₄, pero retrasaron el de las C₃. Por otra parte, la mayor disponibilidad de agua incrementó la producción, adelantó el comienzo floral y extendió entre 15 y 30 días el ciclo reproductivo de las cuatro especies. Inviernos lluviosos adelantaron el inicio floral de las especies C₃, mientras que años con elevadas precipitaciones estivales retrasaron y extendieron el ciclo reproductivo de las C₄. Estos resultados aportan valiosa información sobre las respuestas de la vegetación al clima, y pueden servir de insumo en el diseño de estrategias de manejo sustentable de estos pastizales.

Palabras claves: *gramíneas C₃ y C₄, pastizales semiáridos templados, relación fenología-clima, productividad y fenología de gramíneas, respuestas fenológicas al agua y la temperatura, fenología reproductiva, cambio climático.*

“Phenological responses of two C₃ and two C₄ grasses, the natural grassland of San Luis (Argentina), to changes in water and temperature”

ABSTRACT

Temperature and precipitations are key factors in plant phenology and productivity. Modifications on growth and reproductive cycles, and variations in production may affect the relative fitness of the species, altering their interactions and thus, the ecosystem functions. The native grasslands of San Luis province are especially interesting because on them coexist C₃ (cold-season) and C₄ (warm-season) grasses. In this thesis I evaluated how production and phenology of four native grasses (two C₃ and two C₄) respond to changes in temperature and water availability. I conducted two studies, an *in situ* observational study at the field, and a manipulative experiment in greenhouses with two levels of temperature and water. In the observational study I compared ten years of phenological data collected between 1976 and 1986, with my own phenological data collected between 2008 and 2010, all surveys performed at the same study site. From this comparison I found that one of the four species (*Poa ligularis*) significantly delayed its reproductive cycle (38 days the flowering and 16 days the seed dispersal). Temperature had minor effect on production, but it showed a clear control on phenology of the four species. In general, higher summer temperatures have delayed the offset, and increased the length of the reproductive cycle in all four species. In contrast, warmer springs anticipated the flowering of C₄ grasses but delayed the flowering of C₃ ones. Additionally, greater water availability increased grass production, anticipated the flowering and delayed 15-30 days the reproductive cycle for all four species. Years with rainy winters advanced the flowering of C₃ species, while rainy summers delayed and extended the reproductive cycle of C₄ grasses. These results provide valuable information about vegetation responses to climate, and may be used for rangeland stakeholders working for productive and sustainable grasslands.

Key words: *C₃ and C₄ grasses, temperate semiarid rangelands, phenology-climate relationship, productivity and phenology of grasses, phenological responses to water and temperature, reproductive phenology and climate change.*

CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 Marco conceptual

En ecosistemas áridos y semiáridos templados la temperatura y las precipitaciones son los principales controladores de la productividad primaria aérea (Webb *et al.* 1983, Jobbágy y Sala 2000, Verón *et al.* 2005) y la estacionalidad de estos factores controla la fenología (Huete 2006, Steinaker y Wilson 2008). Así, la fenología es uno de los atributos del ecosistema que más rápidamente responde al cambio climático, responsable de la modificación de los patrones globales de temperatura y precipitación (McCarty 2001, Badeck *et al.* 2004, Menzel *et al.* 2006).

El cambio climático puede deberse tanto a la variabilidad natural del clima como a la actividad humana, pero lo cierto es que la temperatura global se ha incrementado 0.7 °C durante el siglo pasado, y se predice un incremento entre 1.1 y 6.4 °C para este siglo dependiendo de los escenarios socio-económico considerados y de la emisión de gases de efecto invernadero resultante. Los mayores aumentos de temperatura se esperan en los meses fríos de las zonas situadas en latitudes altas, lo que produciría inviernos más suaves y primaveras más cálidas (IPCC 2007).

Los modelos climáticos, sin embargo, tienen mucha más dificultad para prever cómo se verán afectadas las precipitaciones en las próximas décadas. En regiones como el este de América del Norte y Sudamérica, norte de Europa, y norte y centro de Asia, se han observado aumentos en las últimas décadas. Por el contrario, en otras zonas como la del Sáhel africano, en el Mediterráneo, el sur de África y algunas partes del sur de Asia se han observado reducciones en las precipitaciones (IPCC 2007). Algunos modelos de simulación predicen una mayor frecuencia de fenómenos meteorológicos extremos (sequías más largas e intensas en trópicos y subtropicos, precipitaciones fuertes y olas de calor), los cuales pueden tener mayores efectos sobre la vegetación que pequeños cambios graduales (Peñuelas y Filella 2001).

Los impactos del cambio climático pueden ser examinados en muchos sistemas físicos y biológicos, en particular en los sistemas terrestres. Las respuestas de la vegetación al largo plazo frente al cambio climático son generalmente evaluadas usando modelos de simulación, pero las relaciones asumidas entre las plantas y los factores abióticos afectarán las salidas de los modelos (Jackson *et al.* 2000). En este sentido, la fenología es uno de los indicadores más utilizados debido a su alta resolución temporal, facilidad de observación y evaluación (Jackson *et al.* 1966, Badeck *et al.* 2004, Menzel *et al.* 2006).

La estacionalidad de la temperatura y la disponibilidad de agua afectan la fenología de la vegetación (Huete 2006, Steinaker y Wilson 2008), modificando los eventos fenológicos entre años, dependiendo de las condiciones climáticas. Las especies difieren en sus respuestas al clima, y un mejor entendimiento de las diferencias entre especies y sus relaciones con la disponibilidad de agua y calor mejorará nuestras predicciones sobre los cambios en la composición de las comunidades (Archer 1996, Cleland *et al.* 2006, Aldridge *et al.* 2011).

En ecosistemas templados el aumento de la temperatura afecta positivamente a la productividad primaria neta, tanto directa como indirectamente, por ejemplo, a través del aumento en la disponibilidad de nutrientes en suelo debido a un incremento en la tasa de descomposición y mineralización de la materia orgánica (Peñuelas *et al.* 2004). Sin embargo, en los ecosistemas donde el agua es limitante, el aumento de la temperatura puede tener un efecto negativo sobre la producción, debido a la mayor evapotranspiración y menor ciclado de nutrientes (Larcher 2000).

Además, un aumento de la temperatura puede extender el largo de la estación de crecimiento, y los ciclos de crecimientos diarios (Peñuelas y Filella 2001, Sherry *et al.* 2007, Yu *et al.* 2010). En regiones boreales y templadas la ruptura de la dormición de los meristemas aéreos puede ser predicha con gran exactitud mediante la cantidad de horas de calor acumulados durante la primavera (Chapin y Shaver 1996, Cannell 1997, Price y Waser 1998). Variaciones en la disponibilidad estacional de agua y calor pueden afectar la funcionalidad de los ecosistemas (McCarty 2001) a través del adelanto o retraso del rebrote y senescencia de la vegetación, y en consecuencia la productividad primaria neta anual. Por ejemplo, modelos de simulación indican que la prolongación por 5 a 10 días en la estación de crecimiento puede incrementar hasta un tercio la productividad primaria neta de bosques templados (Jackson *et al.* 2001).

Muchos estudios destacan la necesidad de considerar los cambios en las precipitaciones y temperatura como promotores importantes de cambios fenológicos, y de la función del ecosistema (Peñuelas y Filella 2001, Fitter y Fitter 2002, Peñuelas *et al.* 2004, Shuli *et al.* 2005, Yu *et al.* 2010, Aldridge *et al.* 2011). En las últimas décadas, la necesidad de información sobre la respuesta de los ecosistemas al calentamiento global ha promovido un gran número de experimentos manipulativos alrededor del mundo (Rustad *et al.* 2001, Peñuelas *et al.* 2004, Shuli *et al.* 2008, Sherry *et al.* 2007, Ward *et al.* 2008). Antle y colaboradores (2001) reunieron datos de 2500 estudios sobre los efectos del clima y encontraron que el 80% de las especies estudiadas cambian en el sentido esperado con el calentamiento global y el 20% en sentido opuesto.

La mayoría de los estudios que evalúan las relaciones entre clima y fenología son llevados a cabo sobre especies arbóreas de bosques templados (Aerts *et al.* 2004, Cleland *et al.* 2007) y sobre ecosistemas en los cuales el suelo se encuentra bajo nieve la mayor parte del tiempo (Marion *et al.* 1997, Price y Waser 1998, Kudo y Hirao 2006, Yu *et al.* 2010). Sin embargo falta información acerca del modo en que variaciones

climáticas pueden afectar a otras formas de vida, como por ejemplo gramíneas en pastizales semiáridos (Lesica y Kittelson 2010). Las poáceas constituyen el aproximadamente el 25-45% de la cubierta vegetal de la tierra. Estas son el grupo de plantas vasculares que dominan el estrato herbáceo de estepas, sabanas y praderas (Hilu 1985). Los pastizales ocupan una superficie muy importante del territorio sudamericano los cuales incluyen ecosistemas de pastizales puros dominados por plantas herbáceas y sabanas, o mezclas de herbáceas con especies leñosas, arbustivas y pequeños árboles aislados. Dentro del territorio argentino, San Luis es la provincia que concentra la mayor cantidad de pastizales con 13.000 km², siendo estos naturales el recurso forrajero más importante ocupando aproximadamente el 80% de la superficie (Rosa *et al.* 2005). Dentro de estos, son especialmente interesantes los pastizales donde coexisten gramíneas con vías metabólicas diferentes, como plantas C₃ y C₄, en las cuales el primer compuesto de asimilación fotosintética es respectivamente una molécula de 3 o 4 carbonos. La coexistencia de estos dos grupos funcionales (C₃ y C₄) dentro de una comunidad puede ser explicada (al menos parcialmente), por la separación temporal de sus nichos ecológicos (Parelo y Laurenroth 1996, Shuli *et al.* 2005, Shuli *et al.* 2008). En este tipo de comunidades vegetales, como son los pastizales mixtos de la región semiárida-central argentina, pequeñas diferencias entre especies en sus respuestas al clima pueden afectar las relaciones competitivas, y al mediano o largo plazo, cambiar la composición de la comunidad (Fitter y Fitter 2002).

Muchos autores remarcan la importancia de identificar tipos funcionales de plantas al encarar estudios del funcionamiento de los ecosistemas (Chapin 1993, Hooper y Vitousek 1997), y muchas veces las respuestas de las plantas al ambiente varían considerablemente entre tipos funcionales. Especies que presentan distintas vías metabólicas difieren en la eficiencia en el uso del agua (EUA), y por lo tanto es esperable que difieran también en sus respuestas fenológicas a la estacionalidad de precipitaciones y temperatura. Por sus características fotosintéticas, la pérdida de agua bajo condiciones de estrés por unidad de CO₂ ingresado, es 2 a 4 veces más grande en especies C₃ que en C₄. Otro rasgo ventajoso de las C₄ es que no presentan fotorespiración detectable (Gibson 2009), lo que determina en las plantas C₃ una pérdida de carbono por la respiración que puede llegar a ser de hasta un 40% de la fotosíntesis bruta. Sin embargo, en condiciones favorables de humedad, plantas con mecanismo fotosintético C₄ tiene mayor costo energético por gramo de carbono fijado que plantas con mecanismo C₃ (Lambers *et al.* 1998). Por lo tanto, en ambientes con restricciones hídricas (constantes o estacionales), las plantas C₄ funcionarían como especialistas de gran éxito, debido a la mayor EUA que las especies C₃. Así, veranos secos y calurosos favorecerían en mayor medida a los pastos C₄ y el comienzo del rebrote podría retrasarse en los pastos C₃. En cambio, primaveras lluviosas y de baja demanda evapotranspiratoria podrían favorecer competitivamente los pastos C₃ frente a los pastos C₄ (Parelo y Laurenroth 1996).

1.2 Objetivo General

El objetivo de este trabajo fue evaluar las respuestas productivas y fenológicas de cuatro gramíneas nativas de alto valor forrajero que varían en sus vías metabólicas (plantas C₃ y C₄), frente a variaciones en la temperatura y el agua. Esto brindará información de base para predecir mejor las respuestas de estas especies frente al cambio climático o variaciones climáticas.

1.3 Objetivos específicos

- Estudiar las relaciones temporales *in situ* que existen entre la fenología de cuatro gramíneas y el clima (temperatura y precipitaciones), durante trece ciclos de crecimiento distribuidos en un periodo de 35 años (Capítulo II).
- Evaluar las respuestas productivas y fenológicas de cuatro gramíneas frente a variaciones de agua y temperatura, en un experimento controlado (Capítulo III).

1.4 Esquema general de la tesis

Para poder cumplir estos objetivos se realizaron dos estudios complementarios: 1) estudio observacional a campo (Capítulo II) y, 2) estudio manipulativo bajo condiciones controladas en invernáculo (Capítulo III). La complementariedad de estos estudios me permitió evaluar las respuestas de cuatro especies dominantes del pastizal de San Luis frente a variaciones en factores climáticos claves como las precipitaciones y la temperatura.

En el estudio observacional a campo (Capítulo II) comparé 10 años de relevamientos fenológicos históricos realizados entre 1976 y 1986, con relevamientos fenológicos propios realizados entre 2008 y 2010, todos realizados sobre las mismas especies y un mismo sitio de bosque de Caldén (*Prosopis caldenia*) en la provincia de San Luis (Figura 1.1). Estos datos fenológicos fueron a su vez relacionados con factores climáticos importantes: las precipitaciones y la temperatura.

En el estudio manipulativo (Capítulo III) examiné las respuestas fenológicas y productivas de las mismas especies evaluadas a campo en el estudio observacional, pero ahora bajo condiciones controladas de temperatura y agua. Este estudio me permitió controlar otros factores (por ejemplo, herbivoría, variaciones edáficas, etc.) que pueden afectar la fenología y la producción vegetativa y reproductiva de estas gramíneas.

Para los dos estudios evalué cuatro gramíneas que difieren en sus vías metabólicas, dos de crecimiento otoño-primaveral y ciclo metabólico C₃, *Piptochaetium*

napostaense “flechilla negra” y *Poa ligularis* “pasto poa”, (Figura 1.3. a y b), y dos de crecimiento primavero-estival y ciclo metabólico C₄, *Eustachys retusa* “pata de gallo” y *Schizachyrium condensatum* “pasto escoba”, (Figura 1.3. d y c).

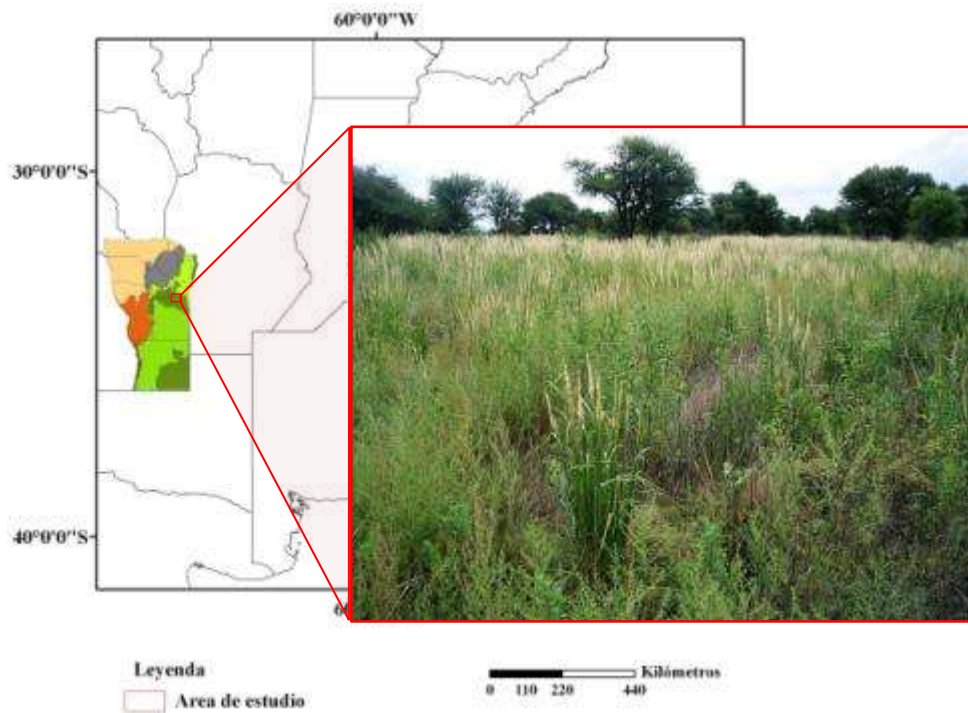


Figura 1.1: Ubicación del área de estudio dentro de la región Bosque de Caldén (Anderson *et al.* 1970) en la Provincia de San Luis, Argentina.

Estudios experimentales, tanto en invernáculos como a campo, ayudan a entender las consecuencias ecológicas del cambio climático (Yahdjian y Sala 2008). Los experimentos que manipulan la temperatura lo hacen, casi en su totalidad, aumentando este factor (Price y Waser 1998, Peñuelas *et al.* 2002, Sherry *et al.* 2007). Las precipitaciones, por ser uno de los principales factores que controlan el funcionamiento de los ecosistemas dentro del rango de climas áridos-subhúmedos, es una de las variables mayormente evaluadas en experimentos manipulativos. Las manipulaciones en las lluvias generalmente involucran cambios en la cantidad total, en la distribución estacional, o en la frecuencia (Golluscio *et al.* 1998, Yahdjian y Sala 2002, Peñuelas *et al.* 2004, Shuli *et al.* 2008).

Finalmente en el Capítulo IV sintetizo los resultados más relevantes y los patrones en común que las especies mostraron en ambos estudios, y se planteó algunas líneas de trabajo que responderían nuevas preguntas que surgen de este trabajo.



Figura 1.2.: Secuencia fenológica para un individuo de la especie *Eustachys retusa*. a) prefloración, b) floración, c) fructificación, d) diseminación de semillas.

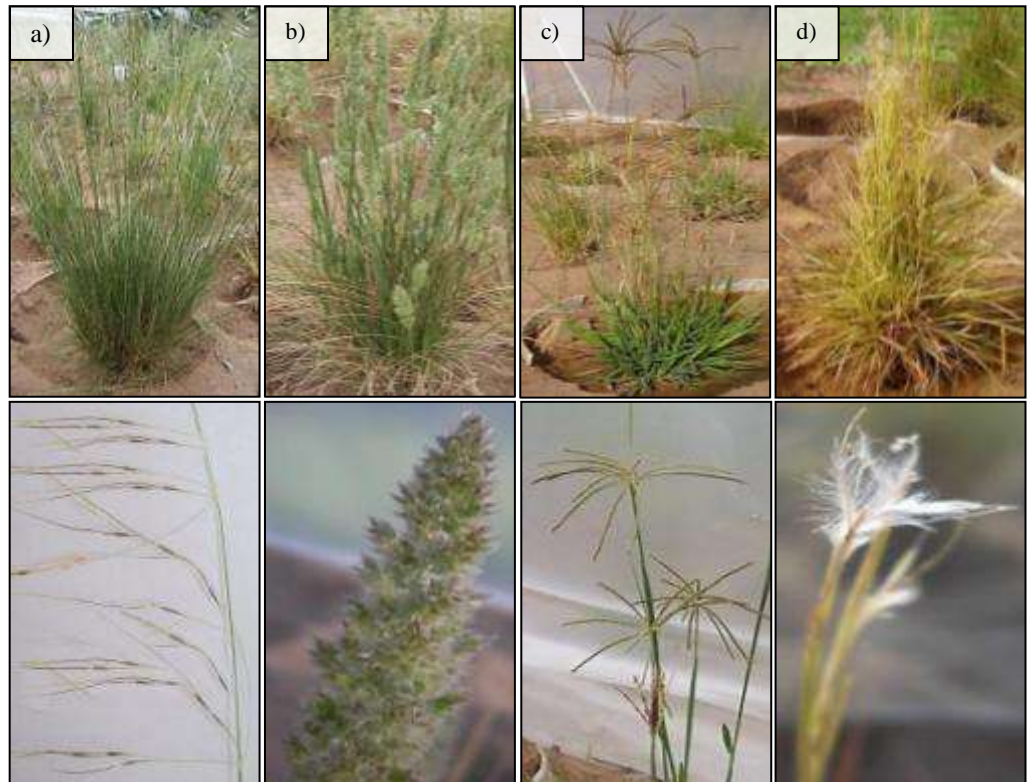


Figura 1.3.: Gramíneas C_3 y C_4 con el detalle de sus inflorescencias. a) *Piptochaetium napostaense*; b) *Poa ligularis*; c) *Eustachys retusa*; d) *Schizachyrium condensatum*.

CAPÍTULO II

CAMBIOS FENOLÓGICOS EN GRAMÍNEAS NATIVAS DURANTE 35 AÑOS: RELACIONES CON VARIACIONES EN LAS PRECIPITACIONES Y LA TEMPERATURA.

2.1. Introducción

Las plantas pueden ajustarse a los cambios en la estacionalidad del clima a través de cambios en su fenología, pero no todas las especies lo hacen del mismo modo. Las respuestas fenológicas de los organismos al cambio climático ha recibido mucha atención durante las últimas décadas, principalmente en el caso de la fenología reproductiva de las plantas por ser uno de los componentes más sensibles a los cambios de precipitación y temperatura, y ser a su vez, un atributo de fácil observación y evaluación (Badeck *et al.* 2004, Menzel *et al.* 2006, Khanduri 2008, Gordo y Sanz 2010). Los estudios de largo plazo son fundamentales para evaluar las respuestas fenológicas al cambio climático (Hughes 2000, Parmesan y Yohe 2003, Menzel *et al.* 2006, Yu *et al.* 2010, Aldridge *et al.* 2011). Sin embargo, este tipo de investigaciones son particularmente escasas.

Modelos de simulación difieren considerablemente en sus estimaciones con respecto a la intensidad y dirección de los cambios climáticos, debido a que estos se retroalimentan afectándose entre ellos (Epstein 2002). Dentro de esta incertidumbre, la confianza en las proyecciones es mayor para las temperaturas que para las precipitaciones.

De este modo, el entendimiento de los impactos del clima sobre los ecosistemas en general y las especies en particular se ve limitada por la incertidumbre en torno a las proyecciones del cambio climático, particularmente de la precipitación a nivel regional (IPCC 2007). Lo cierto es que debido tanto a la variabilidad natural del clima como a la actividad humana, la temperatura global se ha incrementado 0.6 °C durante el siglo pasado, y se predice un incremento de entre 1.1 °C y 6.4 °C para este siglo dependiendo de los escenarios socio-económico considerados y de las emisiones de gases de efecto invernadero resultantes (IPCC 2007).

Es esperable que el cambio climático altere la estacionalidad de los fenómenos biológicos como el crecimiento y la floración de las plantas, los cuales están fuertemente determinados por los factores ambientales (Khanduri 2008). En las regiones

con marcada estacionalidad, la temperatura es el mayor controlador de los principales procesos de desarrollo en las plantas (Sparks *et al.* 2000, Peñuelas *et al.* 2004, Khanduri 2008). Por ejemplo, el tiempo de floración en el 90% sobre un total de 243 especies estudiadas en Inglaterra se relacionó significativamente y presentó sincronía con la temperatura (Fitter *et al.* 1995), y un trabajo con más de 20 años de datos realizado en bosques de zonas frías y templadas de Europa mostró incrementos en el largo de la estación de crecimiento con el incremento de la temperatura (Menzel y Fabian 1999).

Cambios en los regímenes pluviométricos asociados al cambio climático pueden también afectar de manera diferencial a los distintos grupos funcionales de plantas. Por ejemplo, especies con metabolismo C_4 poseen una eficiencia en el uso del agua (EUA) más alta que las C_3 bajo condiciones de estrés, pero mayor costo energético por gramo de carbono fijado que plantas con mecanismo C_3 (Lambers *et al.* 1998). Por lo tanto, en ambientes con restricciones hídricas (constantes o estacionales) como en la región pampeana semiárida argentina, las plantas C_4 serían menos afectadas por cambios estacionales en las precipitaciones, con respecto a las especies C_3 .

Pequeñas diferencias en las respuestas de las especies a las temperaturas y precipitaciones pueden afectar las relaciones competitivas (Khochmer 1986, Shuli *et al.* 2005), y al mediano o largo plazo cambiar la composición de una comunidad (Peñuelas y Filella 2001). Por lo tanto, estos cambios pueden, por ejemplo, favorecer procesos relacionados con invasiones biológicas (Alward *et al.* 1999), o afectar negativamente relaciones de mutualismo con polinizadores, vía disminución de la abundancia de flores o alteración de los picos florales (Aldridge *et al.* 2011), pudiendo comprometer la fecundidad y reproducción de las especies (Price y Waser 1998).

El efecto del cambio climático sobre la funcionalidad de los ecosistemas terrestres son significativos y se encuentran bien documentados (IPCC 2007, Peñuelas 2001, Root *et al.* 2003, Menzel *et al.* 2006, Gordo y Sanz 2010). Pero la mayoría de los estudios que evalúan las relaciones entre clima y fenología son llevados a cabo sobre especies arbóreas de bosques templados (Menzel y Fabian 1999, Aerts *et al.* 2004, Kudo y Hirao 2006, Cleland *et al.* 2007) y sobre ecosistemas en los cuales el suelo se encuentra cubierto por nieve la mayor parte del año (Marion *et al.* 1997, Price y Waser 1998, Aldridge *et al.* 2011). Además, un trabajo de revisión muestra que hay un sesgo en la información por la pérdida de evidencias de trabajos realizados en lugares donde no se observó cambios en el sistema (sobre todo en la temperatura), o cuando los cambios son en sentido opuesto a lo esperado, y por lo tanto los trabajos tienen menor probabilidad de ser publicados (Menzel *et al.* 2006). Por otra parte, se encuentra muy poca documentación sobre comunidades vegetales en donde coexisten gramíneas con vías metabólicas C_3 y C_4 , como son los pastizales mixtos de la región semiárida-central argentina.

En este trabajo examino los cambios fenológicos ocurridos durante más de tres décadas en gramíneas C₃ y C₄, comparando relevamientos fenológicos existentes (1976-1986) y actuales (2008 a 2010) obtenidos *in situ* sobre el mismo sitio de estudio (bosque de *Prosopis caldenia*). Mi principal objetivo fue evaluar cómo se relacionan los cambios fenológicos con cambios en las precipitaciones y la temperatura. Conocer los principales controles climáticos sobre la fenología de especies claves de una comunidad es fundamental para predecir las respuestas a nivel ecosistémico (Price y Waser 1998). A escala predial, el conocimiento de los factores que controlan el inicio de la floración y el final de la diseminación, ayudará a mejorar el manejo ganadero de los pastizales.

¿De qué forma se encuentran asociadas las distintas fases reproductivas a las precipitaciones? ¿Cómo afecta el cambio de temperatura a la estacionalidad del ciclo reproductivo? ¿Una primavera seca y calurosa afecta más a las gramíneas C₃ que a las C₄? ¿De qué modo? Preguntas como estas intentaré contestar en el desarrollo de este capítulo.

2.2. Métodos

2.2.1 Área de Estudio

El área de estudio se encuentra ubicada al noreste de la ciudad de Villa Mercedes, San Luis (S 33° 40' 02'' - O 65° 23' 12''), en un área de bosque de Caldén (*Prosopis caldenia*), dentro del predio de la Estación Agropecuaria del INTA San Luis. El estrato arbóreo se encuentra dominado por *P. caldenia* y presenta un estrato gramíneo mixto dominado por pastos perennes C₃ (*Stipa eriostachya*, *Stipa tenuissima*, *Piptochaetium napostaense*, *Poa ligularis*), C₄ (*Digitaria californica*, *Setaria leiantha*, *Eustachys retusa*, *Schizachyrium condensatum*, *Setaria leucopila*, *Pappophorum pappipherum*), y latifoliadas anuales (*Heteroteca latifolia*, *Chenopodium spp.*). La temperatura media anual del sitio es de 15.8 °C y la precipitación anual de la zona es de 669 mm con un coeficiente de variación interanual del 21%, siendo el invierno la estación más seca y variable del año (74%) y el verano la más lluviosa y menos variable (31%). El suelo es un *Entisol Ustipsamente típico*, con textura arenosa franco gruesa.

2.2.2 Datos fenológicos históricos (1976-1986)

Se utilizaron registros fenológicos históricos cada 15 días realizados entre los años 1976 y 1986 por el equipo de pastizales naturales de INTA de la Estación Experimental Agropecuaria San Luis (Anderson *et al.* 1976). En aquella oportunidad, los registros formaban parte de una red de relevamientos en la provincia de San Luis, con el objetivo de conocer la fenología de las especies del pastizal natural. Para este estudio se tomaron los datos correspondientes a cuatro especies: dos de crecimiento otoño-primaveral y ciclo metabólico C₃ (*Poa ligularis* “pasto poa” y *Piptochaetium*

napostaense “flechilla negra”) y dos de crecimiento primavero-estival y ciclo C₄ (*Eustachys retusa* “pata de gallo” y *Schizachyrium condensatum* “pasto escoba”). Estas especies fueron descriptas en el Capítulo 1.

Para la evaluación de la fase reproductiva de estas especies solo se trabajó con las fenofases prefloración, floración, fructificación, diseminación de semillas (Anderson *et al.* 1976) las cuales fueron sintetizadas a los fines de este trabajo, en tres variables: inicio, fin y largo del ciclo reproductivo. El inicio y fin corresponden a la prefloración y diseminación de semillas respectivamente, mientras que el largo del ciclo reproductivo es el número de días transcurridos entre el inicio y fin. Una especie se encuentra en una fenofase determinada cuando más del 50% de los individuos evaluados de esa especie la han alcanzado. Los registros de rebrote y reposo vegetativo, estuvieron incompletos en la mayoría de los años para las cuatro especies. Por lo tanto, para este estudio solo consideré las fenofases reproductivas.

2.2.3 Datos fenológicos actuales (2008-2010)

Sobre el mismo sitio donde se obtuvieron los datos fenológicos históricos (1976-1986), y siguiendo la misma metodología, realicé los relevamientos actuales. Dentro de un lote de 57 ha, Se eligieron tres sitios de 2.4, 1.7 y 0.6 hectáreas separados por 200-700 m entre sí, los cuales fueron evaluados cada quince días desde enero de 2008 a junio de 2010.

2.2.4 Datos climáticos (1976-2010)

Los datos de precipitaciones y temperatura fueron obtenidos de la estación meteorológica del INTA (EEA San Luis), ubicada a 1.9 km del sitio de estudio. Los datos utilizados fueron resúmenes diarios de precipitación, y de temperatura mínima, media y máxima. Las variables climáticas fueron registradas cada una hora de 1976 a 2000 con una estación meteorológica convencional, de 2000 a 2004 con una estación automática METWIN II versión 2.01E, y de 2004 a la actualidad con una estación automática DAVIS Ventage Pro 2.

2.2.5 Análisis de los datos

Para los fines de este estudio, se consideró el 1 de julio como el comienzo del año fenológico (día 1), y el 31 de junio del siguiente año calendario como el fin (día 365). Las variables fenológicas (inicio, fin y largo del ciclo reproductivo de cada especie) y las variables climáticas temperaturas (mínimas, medias y máximas), y precipitaciones (mensuales, bimensuales y estacionales) se analizaron primero por separado, y luego relacionándolas entre sí, en ambos casos a través de regresiones lineales, correlaciones de *Pearson* (Tablas 2.7 y 2.8).

Aquellas correlaciones que habían resultado significativas ($p < 0,05$) fueron analizadas mediante correlaciones por senderos (*Path análisis*), para conocer la contribución real de un grupo de variables independientes (p.ej. precipitaciones, temperatura) sobre una variable dependiente (p.ej. inicio de la floración) por medio de sus efectos directos e indirectos. El análisis de senderos permitió modelar los controles sobre el inicio, fin y largo reproductivo, obteniéndose un valor de ajuste (R^2) para cada sistema que forma el modelo, resultado del producto de todos los efectos directos multiplicado por el r de cada sistema y un valor residual (E), que explica la fracción exógena al modelo que no es explicada por ese modelo ($E = 1 - R^2$) (Abbott 2007).

Las regresiones lineales se utilizaron para examinar las tendencias de las variables climáticas y fenológicas durante el período de estudio completo (1976-2010). Por último también se evaluó si ocurrieron cambios fenológicos durante el período de estudio, comparando para cada especie, inicio, fin y largo del ciclo reproductivo entre los períodos 1976-1985 y 2008-2010 (test de t). No se cuenta con relevamientos fenológicos para el año 1984 para las cuatro especies, y para *Poa ligularis* tampoco se cuenta con datos del año 1985.

2.3. Resultados

2.3.1 Fenología

Las especies C_3 *Piptochaetium napostaense* y *Poa ligularis* comenzaron su ciclo reproductivo (floración) a principios de primavera (mediados de octubre), mientras que las especies C_4 *Eustachys retusa* y *Schizachyrium condensatum* lo hicieron casi dos meses después, a fines de primavera (mediados de diciembre, Tabla 2.1.). A su vez, como el ciclo reproductivo fue más corto en las especies C_3 que en las C_4 (85 vs. 122 días), el final de la reproducción dado por la diseminación de semillas, fue casi cuatro meses anterior en las C_3 (mediados de enero) que en las C_4 (mediados de abril). (Figura 2.1).

En general, el inicio del ciclo reproductivo (floración) fue menos variable que el final (diseminación). A su vez, el inicio y largo del ciclo reproductivo fue más variable en las especies C_4 que en las C_3 (Tabla 2.1). El largo del ciclo reproductivo en las cuatro

especies estuvo explicado más por el fin que por el momento de inicio de dicho ciclo (Tabla 2.2). Sólo en *E. retusa*, el largo estuvo determinado por el inicio y por el fin.

Tabla 2.1: Estacionalidad del ciclo reproductivo para las cuatro especies. Se indican fechas promedio y rango para el inicio y fin del ciclo reproductivo, y cantidad de días (d) para el largo. Ref: GF: grupo funcional, DE: desvío estándar, EE: error estándar, Eus Ret: *Eustachys retusa*, Sch Con: *Schizachyrium condensatum*, Pip Nap: *Piptochaetium napostaense*, Poa Lig: *Poa ligularis*.

GF	Especie	Variable	Media	Rango		D.E.	E.E.
				Minimo	Máximo		
C ₃	PipNap	Inicio	18-Oct	01-Oct	01-Nov	12,4	3,6
		fin	09-Ene	01-Dic	12-Mar	27,5	7,9
		largo (d)	83	44	131	26,9	7,8
	PoaLig	Inicio	15-Oct	01-Oct	01-Nov	12,8	3,9
		fin	11-Ene	15-Dic	01-Mar	25,2	7,6
		largo (d)	88	44	120	22,9	6,9
C ₄	EusRet	Inicio	10-Dic	15-Oct	15-Ene	25,4	7,3
		fin	31-Mar	01-Mar	01-Jun	29,1	8,4
		largo (d)	111	59	229	43,8	12,6
	SchCon	Inicio	13-Dic	13-Nov	15-Ene	21,1	6,1
		fin	24-Abr	01-Mar	15-Jun	36,9	10,7
		largo (d)	133	76	201	40,2	11,6

Tabla 2.2: Correlaciones (Pearson) y probabilidades (en cursiva) entre el inicio, fin y largo de un ciclo reproductivo, y el inicio, fin y largo del ciclo anterior. Celdas sombreadas muestran correlaciones estadísticamente significativas ($p < 0,05$).

	PipNap	Inicio	Fin	Largo	Lar Ant	PoaLig	Inicio	Fin	Largo	Larg Ant
C ₃	Inicio	1	0,29	-0,16	-0,64	Inicio	1	0,39	-0,12	0,3
		<i>1</i>	<i>0,36</i>	<i>0,61</i>	<i>0,05</i>		<i>1</i>	<i>0,23</i>	<i>0,71</i>	<i>0,41</i>
	Fin	1	0,9	-0,64	Fin	1	0,86	0,43		
		<i>1</i>	<i>0,0001</i>	<i>0,05</i>		<i>1</i>	<i>0,001</i>	<i>0,21</i>		
Largo	1	-0,45	Largo	1	0,3					
	<i>1</i>	<i>0,2</i>		<i>1</i>	<i>0,41</i>					
C ₄	Inicio	1	-0,26	-0,76	-0,12	Inicio	1	0,18	-0,44	0,12
		<i>1</i>	<i>0,42</i>	<i>0,005</i>	<i>0,74</i>		<i>1</i>	<i>0,57</i>	<i>0,15</i>	<i>0,75</i>
	Fin	1	0,83	0,15	Fin	1	0,8	-0,68		
		<i>1</i>	<i>0,001</i>	<i>0,67</i>		<i>1</i>	<i>0,0002</i>	<i>0,03</i>		
Largo	1	0,17	Largo	1	-0,69					
	<i>1</i>	<i>0,65</i>		<i>1</i>	<i>0,03</i>					

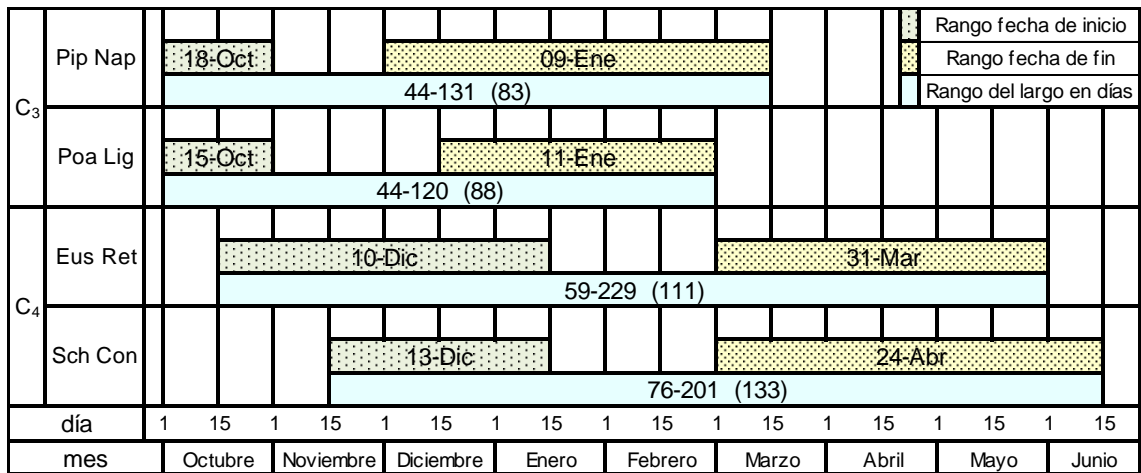


Figura 2.1: Estacionalidad de la fenología reproductiva. En celdas coloreadas marcan el rango de fecha para el inicio y fin, y en números la fecha promedio. Rango y promedio (entre paréntesis) en días para el largo. Eus Ret: *Eustachys retusa*, Sch Con: *Schizachyrium condensatum*, Pip Nap: *Piptochaetium napostaense*, Poa Lig: *Poa ligularis*.

El fin y el largo del ciclo reproductivo de *S. condensatum* están relacionados en forma negativa con el largo del ciclo anterior (Tabla 2.2). Es decir, cuanto más largo fue un ciclo reproductivo, más corto fue el siguiente, y viceversa. En forma similar, para *P. napostaense* el inicio y fin del ciclo reproductivo estuvo negativamente relacionados con el largo del ciclo anterior. Esto es, cuanto más largo fue un determinado ciclo reproductivo, más temprano empezó el siguiente ciclo. Por último, los ciclos reproductivos de *E. retusa* y *P. ligularis* no se relacionaron significativamente con la fenología de los ciclos anteriores.

Comparando los períodos 1976-1986 vs. 2008-2010, de las cuatro especies analizadas sólo *P. ligularis* presentó cambios fenológicos significativos a través del tiempo donde el inicio se retrasó 38 días (p valor= 0.05) y el fin del ciclo reproductivo lo hizo en 16 días (p valor= 0.03). El largo del ciclo reproductivo de *P. ligularis* se extendió 19 días, pero este cambio no fue estadísticamente significativo.

2.3.2 Fenología y clima

Durante el período analizado en este trabajo (1976-2010), la precipitación media anual en el área de estudio aumentó 37,4 mm (p valor=0,59), mientras que la temperatura media anual disminuyó 0,007 °C (p valor=0,99) (Figura 2.2.a). Si bien estas tendencias no fueron cambios significativos en estos 35 años, ambos factores se relacionaron negativamente entre sí ($p=0,005$; Figura 2.2.b). Este patrón refleja lo sucedido en toda la región en los últimos 40 años (Demaría 2008) y puede ser explicado

por el hecho de que la mayor nubosidad de períodos más lluviosos sea acompañada por temperaturas más bajas (Nuñez *et al.* 2008). La fenología (inicio, fin y largo) del ciclo reproductivo se relacionó con las precipitaciones y temperatura, de diferentes maneras para cada una de las cuatro especies estudiadas.

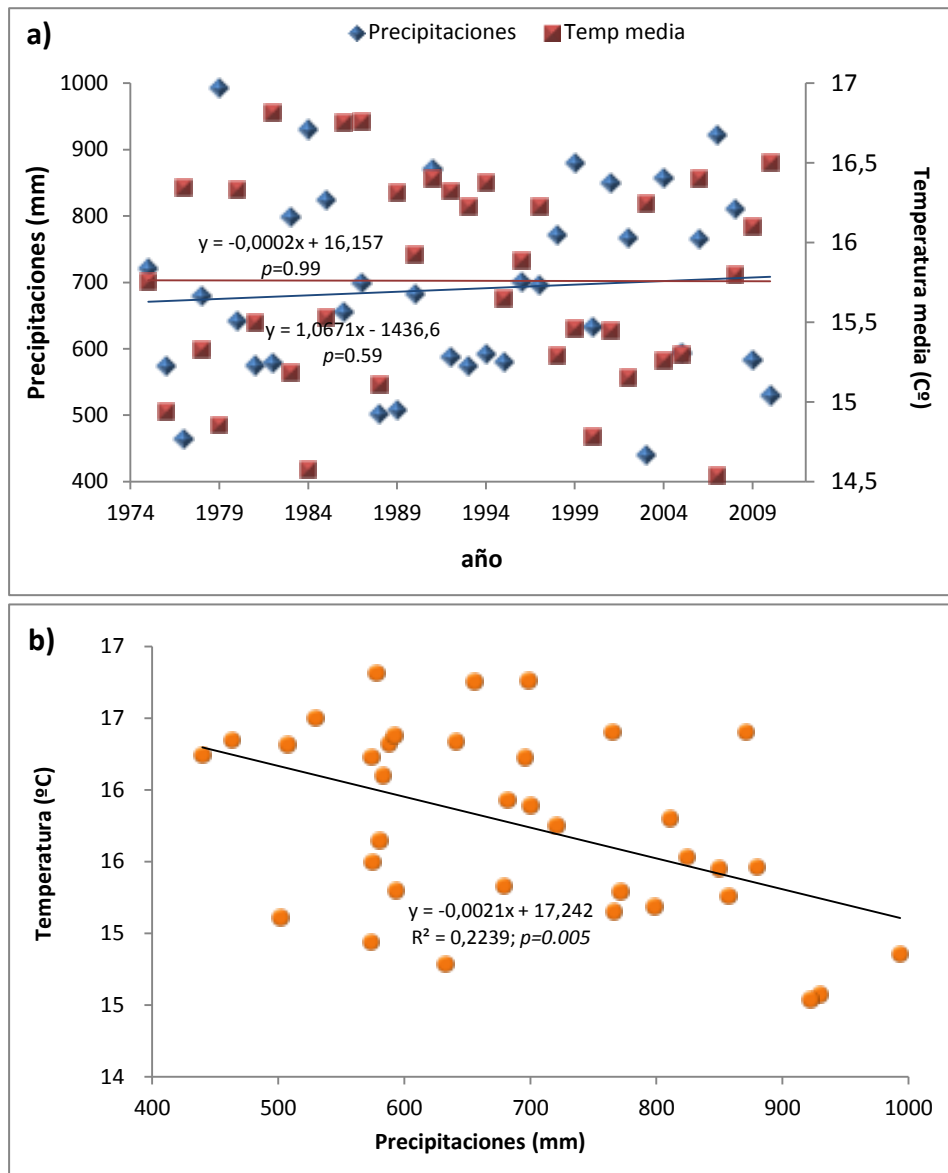


Figura 2.2.: a) Temperatura y precipitación (media anual, media móvil tomada cada diez años, y tendencias lineales) durante el período 1976 a 2010, para el área de estudio. b) Relación entre la temperatura y precipitación media anual para el mismo periodo.

Piptochaetium napostaense

El inicio de la reproducción estuvo negativamente relacionado a las lluvias de julio (-0.61; $p=0.04$) y positivamente con las temperaturas máximas de octubre (0.50; $p=0.01$). El análisis por senderos (*Path Analysis*, tabla 2.3) muestra que la mitad de la relación precipitaciones de Julio-inicio es vía indirecta (-0.31) a través de las temperaturas máximas de octubre (Figura 2.3).

El fin reproductivo de *P. napostaense* se encontró positivamente asociado a la temperatura de diciembre (0.36) y precipitaciones de octubre (0.43), y negativamente a las precipitaciones de noviembre (-0.38, Figura 2.3).

Tabla 2.3: Correlaciones directas e indirectas mediante senderos para las fenofases de *P. napostaense*: Se indica ajuste total del modelo (R^2) y efectos residuales (E).

Especie: <i>Piptochaetium napostaense</i>												
Variable dependiente: Inicio; n=12				Variable dependiente: Fin; n=12				Variable dependiente: Largo; n=12				
Efecto	Vía	Coeficientes	p-valor	Efecto	Vía	Coeficientes	p-valor	Efecto	Vía	Coeficientes	p-valor	
ppJul	Directa	-0,29		ppOct	Directa	0,43		ppOct	Directa	0,26		
ppJul	T>Oct	-0,31		ppOct	ppNov	1,10E-01		ppOct	Fin	0,48		
r total		-0,61	0,0368	ppOct	TxDic	0,12		r total		0,74	0,0058	
				r total		0,66	0,0183					
T>Oct	Directa	0,5						Fin	Directa	0,72		
T>Oct	ppJul	0,18		ppNov	Directa	-0,38		Fin	ppOct	0,17		
r total		0,68	0,014	ppNov	ppOct	-0,13		r total		0,9	0,0001	
				ppNov	TxDic	-0,08						
R^2		51,7		r total		-0,59	0,0449	R^2		84,0		
E		48,3						E		16,0		
				TxDic	Directa	0,36						
				TxDic	ppOct	0,14						
				TxDic	ppNov	8,00E-02						
				r total		0,58	0,0485					
				R^2		71,7						
				E		28,3						

El modelo de correlaciones positivas para el largo del ciclo reproductivo con las lluvias de octubre presento un buen ajuste ($R^2=84$, Tabla 2.3) del cual el mayor efecto es vía indirecta a través del fin (0.48) y muy bajo vía directa sobre el largo del ciclo reproductivo (0.26). Debido a la alta correlación del fin con el largo (0.72), el efecto de las precipitaciones de octubre sobre el fin fue de 0.74 ($p=0.006$)

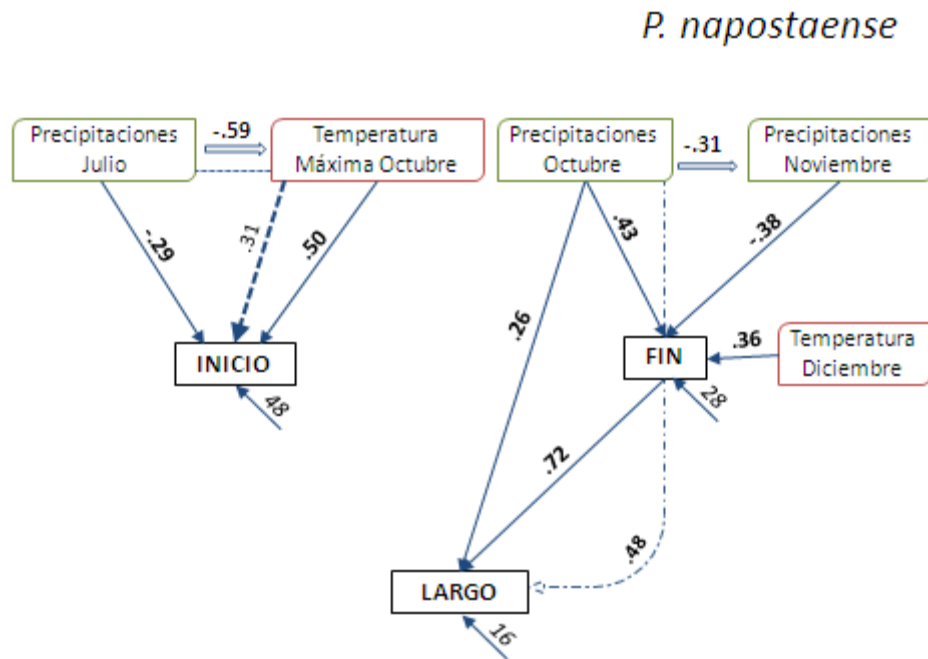


Figura 2.3: Relaciones fenológicas para *P. napostaense* mediante senderos. Ref: Flechas llenas y números en negrita indican relaciones directas, flechas punteadas y números sin negrita indican relaciones indirectas. Flechas dobles indican correlaciones climáticas. En cursiva la residualidad del modelo (E) en porcentaje.

Poa ligularis

Esta fue la única especie en que el ciclo reproductivo no presentó ninguna correlación con las precipitaciones. El Inicio reproductivo se correlacionó positivamente con las temperaturas máximas del mes de agosto (Tabla 2.4) pero con bajo valor de correlación directa (0.38) y también se relacionó con las temperaturas máximas de octubre (0.53). El ajuste del modelo para el inicio con estas dos temperaturas fue aceptable ($R^2=60,3$). El fin se correlacionó positivamente con las temperaturas mínimas de febrero (0.65) y llamativamente también lo hizo (y en sentido opuesto) con a las mínimas de julio (-0.46, Tabla 2.4). Al analizar estos dos factores climáticos se observa (Figura 2.4) una alta correlación entre los mismos (-0.63; $p<0.001$). El fin del ciclo a su vez estuvo relacionado con el largo del ciclo reproductivo (0.73), y su única relación climática fue vía indirecta con las mínimas temperaturas de febrero (0.58).

Tabla 2.4: Correlaciones directas e indirectas mediante senderos para las fenofases de *P. ligularis*: Se indica ajuste total del modelo (R^2) y efectos residuales (E).

Especie: <i>Poa ligularis</i>											
Variable dependiente: Inicio; n=11				Variable dependiente: Fin; n=11				Variable dependiente: Largo; n=11			
Efecto	Vía	Coefficientes	p-valor	Efecto	Vía	Coefficientes	p-valor	Efecto	Vía	Coefficientes	p-valor
T>Ag	Directa	0,38		T<Jul	Directa	-0,21		Fin	Directa	0,73	
T>Ag	T>Oct	0,23		T<Jul	T<Feb	-0,42		Fin	T<Feb	0,13	
r total		0,61	0,044	r total		-0,63	0,0377	r total		0,86	0,0007
T>Oct	Directa	0,53		T<Feb	Directa	0,65		T<Feb	Directa	0,16	
T>Oct	T>Ag	0,17		T<Feb	T<Jul	0,14		T<Feb	Fin	0,58	
r total		0,7	0,0162	r total		0,79	0,0042	r total		0,74	0,0094
R^2		60,3		R^2		64,6		R^2		74,6	
E		39,7		E		35,4		E		25,4	

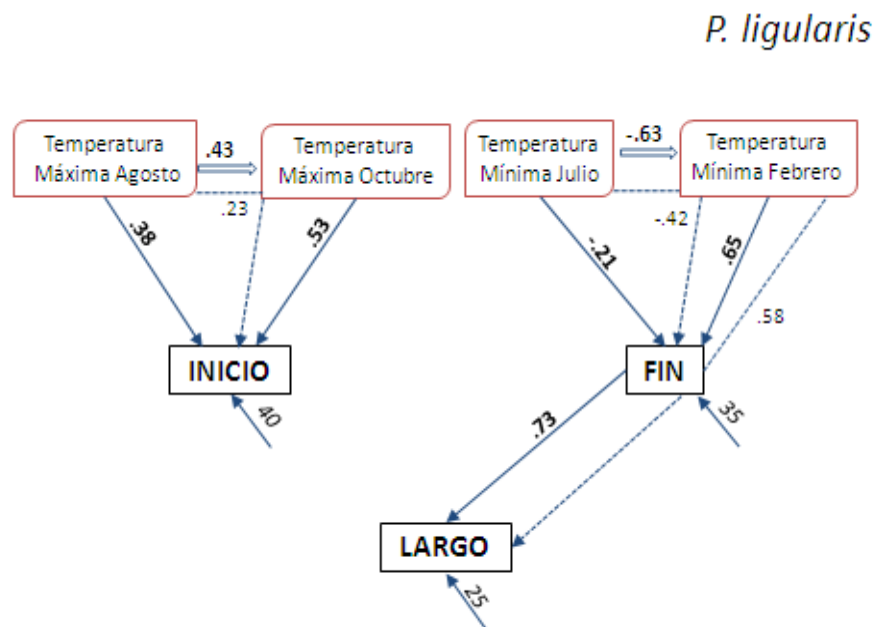


Figura 2.4: Relaciones fenológicas para *P. ligularis* mediante senderos. Ref: Flechas llenas y números en negrita indican relaciones directas, flechas punteadas y números sin negrita indican relaciones indirectas. Flechas dobles indican correlaciones climáticas. En cursiva la residualidad del modelo (E) en porcentaje.

Eustachys retusa

Las lluvias de junio (-0.50) y las temperaturas mínimas de septiembre (-0.42) explicaron muy bien el inicio del ciclo reproductivo de *E. retusa*. El fin se correlacionó positivamente con las temperaturas mínimas del mes de enero (0.65). *E. retusa* fue la única especie en la cual el largo del ciclo reproductivo estuvo relacionado por el fin (0.67) y por el inicio (-0.58, Figura 2.5). Las correlaciones con las temperaturas y las

precipitaciones no fueron por vía directa, sino por vía indirecta: el inicio con las precipitaciones de junio (-0.41) y las temperaturas mínimas de septiembre (0.39), y el fin del ciclo reproductivo con las temperaturas mínimas de enero (0.37, Tabla 2.5). El ajuste del modelo para el largo con estas correlaciones fue del 100% (E=0).

Tabla 2.5: Correlaciones directas e indirectas mediante senderos para las fenofases de *E. retusa*: Se indica ajuste total del modelo (R^2) y efectos residuales (E).

Especie:		<i>Eustachys retusa</i>									
Variable dependiente: Inicio; n=12				Variable dependiente: Largo; n=12							
Efecto	Vía	Coefficientes	p-valor	Efecto	Vía	Coefficientes	p-valor	Efecto	Vía	Coefficientes	p-valor
T<Sep	Directa	-0,42		Inicio	Directa	-0,58					
T<Sep	ppjuni	-0,25		Inicio	Fin	-0,19		ppjuni	Directa	0,00	
r total		-0,67	0,0181	Inicio	ppEne	0,00		ppjuni	Inicio	0,41	
				Inicio	ppjuni	0,00		ppjuni	Fin	0,19	
ppjuni	Directa	-0,5		Inicio	T<Sep	0,00		ppjuni	ppEne	0,00	
ppjuni	T<Sep	-0,21		r total		-0,77	0,0033	ppjuni	T<Sep	0,00	
r total		-0,71	0,0099					r total		0,60	0,0384
				Fin	Directa	0,67					
R^2		63,6		Fin	Inicio	0,17		T<Sep	Directa	0,00	
E		36,4		Fin	ppEne	0,00		T<Sep	Inicio	0,39	
				Fin	ppjuni	0,00		T<Sep	Fin	0,33	
				Fin	T<Sep	0,00		T<Sep	ppEne	0,00	
				r total		0,83	0,0008	T<Sep	ppjuni	0,00	
ppEne	Directa	0,65	0,023					r total		0,72	0,0085
				ppEne	Directa	0,00					
				ppEne	Inicio	0,43		R^2		100,0	
				ppEne	Fin	0,37		E		0,0	
				ppEne	ppjuni	0,00					
				ppEne	T<Sep	0,00					
				r total		0,80	0,0017				

Schizachyrium condensatum

El inicio del ciclo reproductivo de *S. condensatum* no estuvo relacionado con las precipitaciones (Tabla 2.6), pero si con las temperaturas mínimas de octubre y noviembre (-0.54 y -0.51 respectivamente).

El fin del ciclo reproductivo solo estuvo determinado por las lluvias de enero (0.59), lo que lleva a que solo el 34% pueda ser explicado mediante este modelo (Figura 2.6). Si bien el largo del ciclo reproductivo está en gran medida determinado por el fin (0.80; $p < 0.001$), también está relacionado en forma directa a las precipitaciones estivales (0.38).

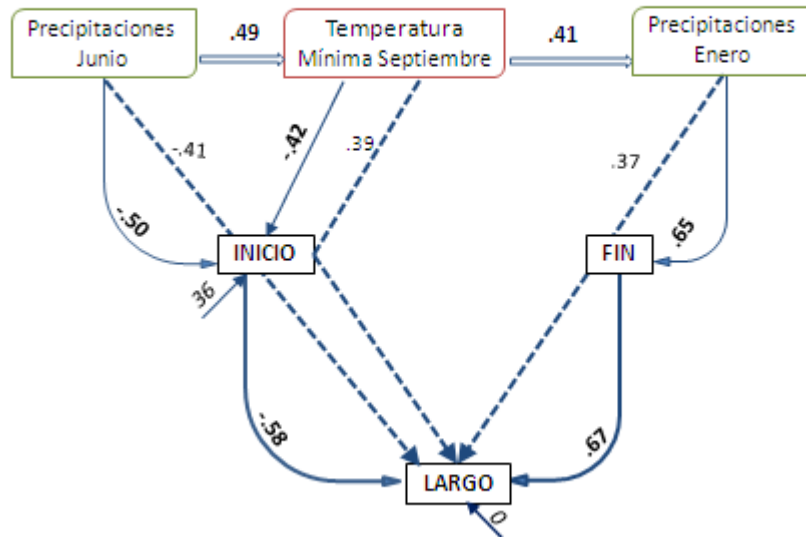
E. retusa

Figura 2.5: Relaciones fenológicas para *E. retusa* mediante senderos. Ref: Flechas llenas y números en negrita indican relaciones directas, flechas punteadas y números sin negrita indican relaciones indirectas. Flechas dobles indican correlaciones climáticas. En cursiva la residualidad del modelo (E) en porcentaje.

Tabla 2.6: Correlaciones directas e indirectas mediante senderos para las fenofases de *S. condensatum*: Se indica ajuste total del modelo (R^2) y efectos residuales (E).

Especie: <i>Schizachyrium condensatum</i>											
Variable dependiente: Inicio; n=12				Variable dependiente: Largo; n=12				Variable dependiente: Largo; n=12			
Efecto	Vía	Coefficientes	p-valor	Efecto	Vía	Coefficientes	p-valor	Efecto	Vía	Coefficientes	p-valor
T<Oct	Directa	-0,54		ppEne	Directa	0,59		Fin	Directa	0,72	
T<Oct	TxNov	-0,06		r total		0,58	0,0493	Fin	PVer	0,13	
r total		-0,61	0,036					r total		0,85	0,0004
TxNov	Directa	-0,51						PVer	Directa	0,38	
TxNov	T<Oct	-0,07						PVer	Fin	0,25	
r total		-0,58	0,0491					r total		0,63	0,0281
R^2		62,4		R^2		34,2		R^2		85,1	
E		37,6		E		65,8		E		14,9	

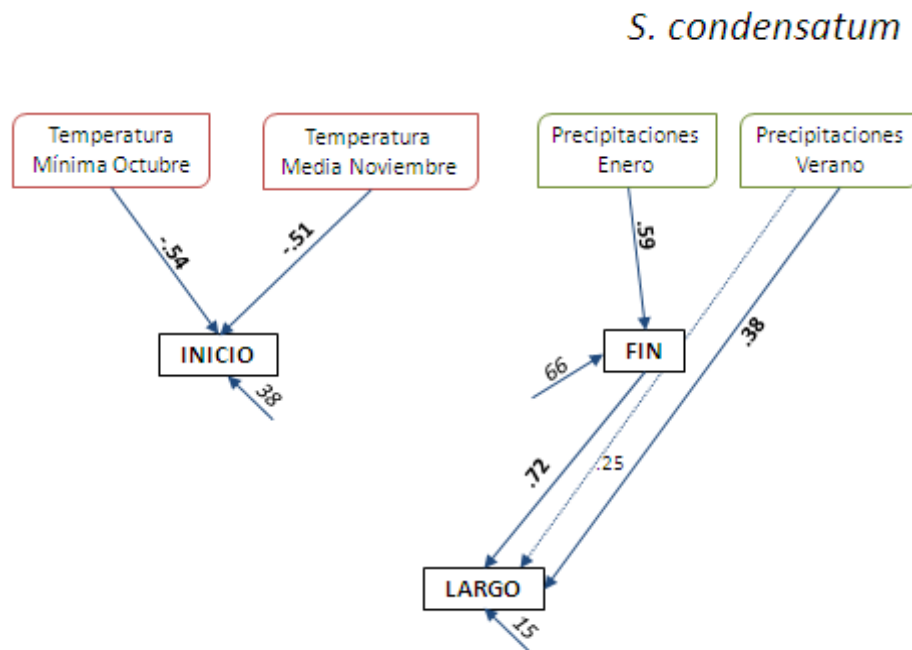


Figura 2.6: Relaciones fenológicas para *S. condensatum* mediante senderos. Ref: Flechas llenas y números en negrita indican relaciones directas, flechas punteadas y números sin negrita indican relaciones indirectas. Flechas dobles indican correlaciones climáticas. En cursiva la residualidad del modelo (E) en porcentaje.

2.4 Discusiones y Conclusiones

Piptochaetium napostaense

El inicio de esta especie presentó una alta residualidad (lo que no es explicado por el modelo sobre del 48% se infiere que existe otros factores externos durante el mes de octubre (posiblemente el fotoperiodo), los cuales serían poco variables entre años, que en combinación con las precipitaciones de julio, adelantan o atrasan el inicio floral durante el mes de octubre. Esto dos factores climáticos están correlacionados estrechamente entre sí ($0.59; p < 0.001$), indicando que a julios lluviosos o más húmedos que la media, lo siguen octubres más fríos (Figura 2.3). En el año 1985 por ejemplo, las lluvias del mes de julio fueron extremadamente altas (188 mm vs. 17 mm de media), y el inicio de la floración sucedió 16 días antes, mientras que años en los que no se registraron lluvias en julio como en 1976 y 1980, las estructuras florales se formaron 15 días más tarde que el promedio o cuando la máxima de octubre fue muy elevada (p. ej. +3 °C, año 1977 y 2009) el inicio del ciclo reproductivo se atrasó 15 días.

La diferencia en sentido con las precipitaciones de octubre (0.43) y noviembre (-0.38) sobre el fin de esta especie junto con la correlación entre estos dos meses (-0.31; $p=0.03$) indicaría que los aumentos en las precipitaciones durante el comienzo floral retrasan la finalización, posiblemente aumentando el número de estructuras reproductivas, mientras que en noviembre las plantas están en fructificación acelerando la formación de semillas y por consiguiente la diseminación (Figura 2.3). En el ciclo 08-09, donde en el mes de octubre llovió 62% menos que el promedio, el ciclo reproductivo concluyó 7 días antes, y el largo total de la etapa se acortó 22 días.

En el año 1979 la temperatura media de diciembre fue 2 °C menor a la media, el final se adelantó 24 días y el largo de la etapa reproductiva se acortó 8 días, mientras que en el año 1982 donde las temperaturas medias de diciembre fueron más elevadas, estas dos fases se retrasaron y se extendió 18 y 20 días (fin y largo respectivamente).

Poa ligularis

Esta especie fue la única que presentó un atraso del inicio y fin de su ciclo reproductivo de las cuatro especies de este estudio, a través del tiempo (1976-2010), al comparar los dos períodos estudiados (1976-86 y 2008-10). Cabe aclarar que el atraso del ciclo reproductivo no significó cambios en el largo del mismo. Este atraso podría ser explicado por el incremento de las temperaturas máximas de Octubre de 2.8 °C en los últimos 35 años durante el periodo estudiado (Figura 2.4), cuya variable se relaciona negativamente con el inicio reproductivo. Este atraso en el ciclo reproductivo coincide con el 3 al 10% de los resultados obtenidos en trabajos realizados a mayor escala espacial y temporal (McCarty 2001, Fitter y Fitter 2002), pero se contrapone al rango del 30 al 72 % de las especies evaluadas en otros trabajos en los cuales la floración se adelantó con el aumento de la temperatura (McCarty 2001, Cleland *et al.* 2006, Khanduri 2008).

Un resultado poco esperado que el ciclo reproductivo de esta especie no presentó ninguna respuesta a las precipitaciones (Figura 2.4). El inicio respondió a las temperaturas máximas (agosto y octubre) y el fin con las mínimas (julio y febrero). En 1978 en que la temperatura máxima de agosto fue 3°C menor que la media y el inicio de la floración se adelantó 14 días, mientras que en el 2009 la temperatura máxima fue 4 °C superior que el promedio y el inicio se retrasó 17 días.

Si bien las mínimas que controlan el fin se encuentran muy separadas temporalmente (Figura 2.4), se correlacionan muy bien (-0.63; $p<0.001$), por lo que podrían usarse las mínimas de julio para predecir indirectamente a través de las mínimas de febrero la finalización y extensión del ciclo reproductivo. Las mínimas de julio de 2009 estuvieron 4 °C por debajo de la media, y en febrero siguiente (2010) estuvieron 2.4 °C por encima de la media el fin se atrasó 50 días lo que extendió el largo en 32 días.

Eustachys retusa

Las correlaciones encontradas para esta especie demostró en primer lugar, la importancia de las precipitaciones de junio cuando quizás lo más esperado era que las precipitaciones de algún mes de primavera tuviesen mayor efecto sobre el comienzo floral (Figura 2.5). La alta correlación climática entre los factores que controlan el inicio (0.49; $p < 0.001$) sumado a la correlación entre las mínimas de septiembre y enero (0.41; $p = 0.004$), pueden ser usados en buena medida como predictores de la fase reproductiva de esta especie a la hora de planificar descansos y rotaciones. En 1982 se registraron 26 mm (casi tres veces la media) y las temperaturas mínimas de septiembre fueron 4 °C superiores al promedio, y el inicio de la fenofase reproductiva comenzó 56 días antes, luego la mínima de enero de 1983 fue de 3 °C más elevada que el promedio de los últimos 48 años, el fin se retrasó 62 días y el largo se incrementó en 118 días.

Schizachyrium condensatum

Fue la única especie en la cual dos patrones bien marcados controlaron las distintas fases reproductivas. Las temperaturas de octubre y noviembre controlaron el inicio y las precipitaciones de enero el final y las estivales el largo reproductivo (Figura 2.6). Si bien las precipitaciones de enero son parte de las de verano, estas últimas no se correlacionaron con el fin pero si extendieron el largo total del ciclo (Figura 2.6), indicando la importancia de las precipitaciones acumuladas en esa estación sobre la extensión del ciclo reproductivo. En 1982 por ejemplo, las temperaturas mínimas de octubre y noviembre fueron 2 °C menor que el promedio histórico, y el inicio de la floración se vio retrasada en 33 días respecto a la media. En enero de 1983 llovió 125% más que la media, y el fin del ciclo reproductivo se extendió en 38 días respecto a la media. En el verano de 1979 llovió un 77% más de la media, y esta especie registró un incremento de 68 días en su ciclo reproductivo.

2.5 Consideraciones generales

En las cuatro especies aquí estudiadas, el inicio del ciclo reproductivo fue menos variable que el final, por lo que este último definió más fuertemente el largo total del ciclo en las cuatro especies (Tabla 2.2). Esto sugiere que el inicio estaría controlado por factores externos poco variables entre años, como por ejemplo las horas de luz, o controladores internos (p.ej. fitohormonas) de regulación genotípica. Por el contrario, el fin, y por lo tanto el largo de la estación reproductiva podrían estar regulados en mayor medida por factores que varían entre años, como las precipitaciones y las temperaturas. En este estudio

también encontré que el ciclo reproductivo de las dos especies C_4 fue más tardío y extenso que el de las especie de C_3 . Este desfase temporal entre gramíneas C_3 y C_4 coincide con lo observado en pastizales templados de Kansas, EEUU (Craine *et al.* 2011).

En dos de las cuatro especies (*P. napostaense* y *S. condensatum*) el fin y largo del ciclo reproductivo mostraron una relación negativa con el largo del ciclo anterior (Tabla 2.2). Esto indicaría de algún modo cierta compensación interanual de los recursos destinados por las plantas a la reproducción (un año de gran inversión energética seguido por otro de escasa).

El fin del ciclo reproductivo en todas especies se relacionó positivamente con su largo (Tabla 2.2). Un patrón interesante que puede estar reflejando las diferencias metabólicas que existen entre especies, es que el inicio del ciclo reproductivo de las C_3 se relacionó en forma positiva con las temperaturas de primavera, pero las dos especies C_4 lo hicieron en forma negativa (primaveras “frías” demoran el comienzo reproductivo, y viceversa. Este patrón posiblemente se deba a que las C_4 aumentan considerablemente la tasa fotosintética con altas temperaturas (Shuli *et al.* 2005) quedando más tempranamente fotosintatos disponibles para el inicio de la floración en años con primaveras cálidas.

Un resultado no esperado es que el inicio de la floración estuvo relacionado con las precipitaciones de invierno, y no con las de primavera. En dos especies (*P. ligularis* y *E. retusa*), el inicio del ciclo reproductivo se adelantó en años con inviernos lluviosos (y viceversa). En otros estudios realizados en el hemisferio norte, las precipitaciones de invierno también actúan como principales controles de la abundancia de gramíneas (Paruelo y Laurenroth 1996, Shuli *et al.* 2008).

Las diferencias observadas en este trabajo entre estos dos tipos metabólicos pueden tener consecuencias en un contexto de cambio climático más acentuado para esta región. Si nos basamos en las predicciones de modelos climáticos, un aumento de las temperaturas de invierno disminuiría la vernalización de las especies aumentando las posibilidades de daños severos por heladas (Yu *et al.* 2010). Debido a que las gramíneas C_3 y C_4 responden diferencialmente a las temperaturas de primavera, un aumento en la temperatura puede adelantar la floración en las C_4 y atrasarla en las C_3 , solapando los ciclos reproductivos de ambos grupos funcionales (Shuli *et al.* 2008). Además, aumentos en la temperatura en pastizales mixtos puede favorecer la expansión de las C_4 en detrimento de las C_3 (Epstein 2002, Winslow *et al.* 2003). Este reemplazo de pastos C_3 por C_4 puede tener efectos en la funcionalidad de ecosistemas, como por ejemplo la ocupación de nuevos nichos ecológicos (Shuli *et al.* 2008), el relajamiento de la competencia (Shuli *et al.* 2005), e incluso conducir a alteraciones en los ciclos del agua, del carbono y nitrógeno (Epstein 2002).

Esta falta de respuestas a largo plazo (35 años), en contraposición a las numerosas respuestas fenológicas encontradas a corto plazo (Tablas 2.3, 2.4, 2.5 y 2.6),

puede deberse al alto coeficiente de variación interanual de las precipitaciones entre estaciones (71% invierno, 30% verano) en contraposición a la baja variabilidad interanual total (21%).

Cambios en los momentos que comienza y termina la floración, fructificación, producción y diseminación de semillas implica cambios en la reproducción de la especie y en la funcionalidad del ecosistema (Craine *et al.* 2011). La modificación de estos eventos puede afectar la fenología y ecología de otros organismos relacionados, como por ejemplo hongos, micro y meso fauna (p.ej. nematodos, colémbolos) o aquellos que se alimentan de flores (o partes de ellas) y de semillas (Aizen 2003). Cambios en interacciones mutualistas entre las plantas y sus polinizadores pueden derivar a la extinción de especies, no sólo vegetales, sino a otros organismos con distintos grados de asociación con ellas (Aizen 2007). Si bien este trabajo no evaluó la fenología vegetativa (p.ej. rebrote, reposo), ésta guarda una estrecha relación con la fenología reproductiva (Shuli *et al.* 2005). De este modo, los resultados obtenidos en este capítulo pueden servir de base a la formulación de hipótesis en trabajos que examinen fenología vegetativa, como así también para alimentar modelos dinámicos fenológicos de vegetación.

Si bien algunas correlaciones climáticas entre algunos factores que controlaron las distintas fases son una reciprocidad meramente climática, pueden ser usadas con aceptable probabilidad como predictores de la fecha de inicio y finalización a la hora de programar rotaciones sobre el pastizal con estas especies cuando el objetivo sea por ejemplo, el aumento de cobertura de esa especie.

El mayor conocimiento de las respuestas fenológicas reproductivas de especies claves del pastizal natural a las temperaturas y precipitaciones, aporta herramientas de vital importancia para el manejo, uso y conservación de los mismos. Por ejemplo, un aspecto a tener en cuenta en el manejo ganadero de estos pastizales es que en general los productores desestiman a las lluvias de invierno por su bajo impacto sobre la producción forrajera. Sin embargo, los resultados de este estudio muestran (en algunas especies) que para el inicio de la floración, son más importantes las lluvias de invierno que las de primavera su consideración puede mejorar la planificación del pastoreo y descanso de los potreros para favorecer la floración en la primavera aumentando el éxito reproductivo de nuevas plantas.

CAPITULO III

EFFECTO DEL AGUA Y LA TEMPERATURA SOBRE LA PRODUCCIÓN Y LA FENOLOGÍA DE GRAMÍNEAS C₃ Y C₄

3.1 Introducción

La fenología y la productividad primaria pueden ser afectadas por diferentes factores ambientales (Cleland *et al.* 2006). Variaciones en la disponibilidad estacional de agua y en la temperatura pueden afectar la funcionalidad de los ecosistemas a través del adelanto o retraso del rebrote o senescencia de la vegetación, y esto afectaría la productividad primaria neta anual (PPNA) (Jackson *et al.* 2001). En las últimas décadas se han observado cambios en la fenología de las plantas, lo cual podría deberse a una respuesta de las especies y los ecosistemas frente al cambio climático (Price y Waser 1998, Peñuelas y Filella 2001, Cleland *et al.* 2006, Sherry *et al.* 2007, Khanduri 2008, Gordo y Sanz 2010).

Los efectos de la temperatura sobre los organismos se encuentran bien documentados, al igual que muchos de los mecanismos de acción (Price y Waser 1998, Peñuelas *et al.* 2004, Sherry *et al.* 2007). Se ha observado que el adelanto del ciclo fenológico de muchas especies está asociado al incremento de la temperatura de las últimas décadas (Parmesan y Yole 2003, Menzel 2003). Particularmente el rebrote anticipado, las floraciones tempranas y la extensión de la estación de crecimiento, han sido interpretados en el hemisferio norte como respuesta al calentamiento global (Sherry *et al.* 2007, Parmesan 2007, Yu *et al.* 2010, Aldridge *et al.* 2011). Sin embargo este patrón no es universal, ya que algunas especies han demostrado retrasos en las últimas décadas (Fitter y Fitter 2002), o cambios no significativos (McCarty 2001). Por lo tanto, son necesarios mayores esfuerzos y mayor cantidad de experimentos a diferentes escalas que estudien esta problemática (White *et al.* 2012).

En zonas templadas los ciclos reproductivos de las plantas están controlados en gran medida por la temperatura y por la cantidad diaria de horas de luz (Menzel 2002). El aumento de la temperatura afecta positivamente a la productividad primaria neta, tanto directamente debido a la mayor actividad metabólica y extensión de la estación de crecimiento, como indirectamente, a través del aumento en la disponibilidad de nutrientes en el suelo causado por el incremento en la tasa de descomposición y mineralización de la materia orgánica (Peñuelas y Filella 2001, Peñuelas *et al.* 2004, Chapin *et al.* 2012). Sin embargo, en los ecosistemas donde el agua es limitante el

aumento de la temperatura puede tener un efecto negativo sobre la producción debido a la mayor evapotranspiración y menor ciclado de nutrientes (Larcher 2000).

Los modelos de cambio climático actuales predicen para Sudamérica un incremento en la temperatura de hasta 2°C para el 2020, aunque este valor varía de acuerdo a los escenarios que emplean los diversos modelos de circulación general atmósfera/océano/hielo marino (MCGAO), utilizados por el IPCC (2007). Las proyecciones además indican un mayor calentamiento durante el verano que durante el invierno. Con respecto a las precipitaciones, los modelos presentan mayor dificultad para predecir la magnitud y dirección de las mismas. Los sistemas naturales en general, y las plantas en particular, pueden cambiar rápidamente en respuesta a cambios en la precipitación (McCarty 2001). La producción primaria neta aérea (PPNA) es afectada por la disponibilidad de agua (Winslow *et al.* 2003). Se ha demostrado que la PPNA aumenta linealmente a lo largo de un gradiente árido-húmedo de 150 a 1500 mm de precipitación media anual (Sala *et al.* 1988), con un incremento de producción anual entre 0.5 y 0.7 g/m² por cada milímetro de lluvia (McNaughton *et al.* 1993). Por otra parte, la variabilidad interanual en la disponibilidad de agua es también un determinante importante de la PPNA. Las precipitaciones del año explican el 39% de la PPNA, y un tercio de la no explicada está relacionada con las precipitaciones del año anterior (Oesterheld *et al.* 2001). En los pastizales pampeanos incrementos en las precipitaciones anuales conducen a incrementos en la producción del 7% (Yahdjian y Sala 2008). Por otro lado, experimentos manipulativos en la estepa Patagónica mostraron que una sequía de gran intensidad (80% de reducción de la lluvia) causó un 40% de disminución de la productividad primaria respecto de sitios que no sufrieron sequía (Yahdjian y Sala 2006). La frecuencia e intensidad de los eventos extremos como sequías pueden ser más comunes y pronunciados en los próximos 20 años y se espera que aumente la variabilidad anual de las precipitaciones (IPCC 2007) con impactos negativos en la producción primaria (Yahdjian y Sala 2006) y en la estabilidad de la producción secundaria.

Sin embargo, las respuestas de las especies frente a cambios en la cantidad de lluvias anuales y en su distribución a lo largo del año son muy variadas. En algunos casos, cambios en la disponibilidad de agua han determinado la separación de nichos para especies con vías metabólicas diferentes (Shuli *et al.* 2008), o han afectado la abundancia relativa de estos grupos (Paruelo y Lauenroth 1996). En otros casos, las respuestas fenológicas frente a estos cambios resultaron ser muy específicas para cada especie (Peñuelas *et al.* 2004), o incluso no se observaron efectos fenológicos en las plantas (Khanduri *et al.* 2008). Cualquiera de estas alteraciones en las respuestas de las plantas podría representar un impacto importante sobre la producción primaria, y consecuentemente sobre el resto de los niveles tróficos del ecosistema (McCarty 2001, Oesterheld *et al.* 2001, Peñuelas *et al.* 2004).

Muchos estudios destacan la necesidad de considerar los cambios en las precipitaciones y temperatura como promotores importantes de cambios fenológicos, y de la función del ecosistema (Peñuelas y Filella 2001, Peñuelas *et al.* 2004, Shuli *et al.* 2005). En las últimas décadas, la necesidad de información sobre la respuesta de los ecosistemas al calentamiento global ha promovido un gran número de experimentos manipulativos alrededor del mundo (Rustad *et al.* 2001, Peñuelas *et al.* 2004, Yahdjian y Sala 2006). Estos experimentos, tanto en invernáculos como a campo, ayudan a entender las consecuencias ecológicas del cambio climático. Los experimentos que manipulan la temperatura lo hacen, casi en su totalidad, mediante el aumento de este factor (Price y Waser 1998, Peñuelas *et al.* 2002, Wan *et al.* 2004, Sherry *et al.* 2007). Las precipitaciones, por ser uno de los principales factores que controlan el funcionamiento de los ecosistemas dentro del rango de climas áridos-subhúmedos, es una de las variables mayormente evaluadas en experimentos manipulativos y estas a su vez pueden involucrar cambios en la cantidad total, en la distribución estacional, o en la frecuencia (Golluscio *et al.* 1998, Peñuelas *et al.* 2004, Yahdjian y Sala 2006, Shuli *et al.* 2008).

En los pastizales mixtos de la región semiárida-central argentina coexisten gramíneas con vías metabólicas C_3 y C_4 . Debido a diferencias marcadas en la eficiencia en el uso del agua (EUA) entre especies con distintas vías metabólicas C_3 y C_4 , es esperable que estas difieran en sus respuestas a cambios en la temperatura y en la disponibilidad de agua (Winslow *et al.* 2003, Gibson 2009). En ambientes con restricciones hídricas estacionales, las plantas C_4 funcionarían como especialistas de gran éxito, con mayor EUA que las especies C_3 . Así, veranos secos y calurosos favorecerían (o afectarían menos) a los pastos C_4 que a los pastos C_3 . Por el contrario, primaveras lluviosas y de baja demanda evapotranspiratoria podrían favorecer competitivamente los pastos C_3 frente a los C_4 (Paruelo y Laurenroth 1996). Existe muy poca información acerca de la respuesta de las especies de este tipo de comunidades a variaciones climáticas, y casi se desconocen los mecanismos involucrados en estas respuestas (Winslow *et al.* 2003).

Frente a una sequía ¿Priorizan estas gramíneas la producción de componentes reproductivos (ejemplo inflorescencias) sobre los vegetativos (ejemplo hojas)? ¿Cómo se ve modificada la estacionalidad del ciclo reproductivo frente al incremento de la temperatura? ¿De qué modo? ¿Acortando el largo del ciclo reproductivo? Preguntas como estas intentará responder este trabajo, en la búsqueda de entender mejor el funcionamiento de los pastizales y brindar herramientas para el uso sustentable de este tipo de pastizales.

En este capítulo se evalúa las respuestas de la producción y la fenología reproductiva de cuatro gramíneas nativas del bosque de Caldén que difieren en sus vías metabólicas (C_3 y C_4) frente al aumento de temperatura y disponibilidad extrema de agua (sequía y alta humedad), en un experimento manipulativo en invernáculos.

Tres hipótesis direccionarán el presente capítulo:

H1: En relación a las dos especies C_4 evaluadas, las especies C_3 se verán más favorecidas frente a la mayor disponibilidad hídrica y menor temperatura, pero más perjudicadas frente a la menor disponibilidad de agua y mayor temperatura (ejemplo, menor producción y ciclo reproductivo más corto).

H2: El mayor nivel de temperatura adelanta y acorta el ciclo reproductivo de las cuatro especies.

H3: La mayor disponibilidad de agua incrementa la producción total, adelanta y extiende el ciclo reproductivo de las cuatro especies.

3.2. Materiales y métodos

3.2.1. Tratamientos y diseño experimental

Se realizó un experimento manipulativo con exclusión total de las lluvias, donde se aplicaron dos niveles de temperatura y dos niveles de precipitación. Este experimento se llevó a cabo en tres invernáculos que representan bloques o repeticiones (Figura 3.1.a), ubicados en la Estación Experimental Agropecuaria San Luis del INTA, en la ciudad de Villa Mercedes (Provincia de San Luis). Entre el 14 y 17 de Noviembre de 2007 se trasplantaron desde un pastizal natural cercano a los invernáculos, las plantas de cuatro especies de gramíneas nativas: *Poa ligularis*, *Piptochaetium napostaense*, *Eustachys retusa* y *Schizachyrium condensatum*. Las dos primeras tienen ciclo metabólico C_3 y las dos últimas C_4 .

Los invernáculos fueron construidos en 1993 los cuales fueron modificados para llevar a cabo este estudio. Están construidos de caños (6 m de largo por 3.8 m de ancho) con paredes y techo de plástico transparente (*Agropol cristal*) de 200 μm , para evitar las precipitaciones y diferencias de calidad de luz entre tratamientos (Figura 3.1.b). La altura del techo (a “dos aguas”) varía entre 0,7 a 1,4 m (Figura 3.1.c).

Se utilizaron tambores plásticos de 0,5 m de diámetro por 0,8 m de profundidad (0,7 m^3) a modo de macetones donde se trasplantaron las especies, los cuales contenían suelo representativo del área de estudio (Ustortente típicos, textura franco-arenosa). Estos macetones evitan la competencia radical entre plantas con distintos tratamientos, y aseguran un mejor control sobre las condiciones de riego de cada tambor (Figura 3.1.c).

Se trasplantaron al azar 270 individuos de las cuatro especies. Estas especies fueron descritas detalladamente en el capítulo I. Cada invernáculo contiene 44 tambores (132 en total) en los cuales se trasplantaron en algunos,

especies individuales y en otros las cuatro especies juntas, esto fue con el objetivo de estudiar las especies en condiciones similares a la del pastizal natural, de las cuales la mitad son sometidos a dos niveles de temperatura dentro de estos dos niveles riego.

Se utilizó un diseño experimental de parcelas divididas en bloques completamente aleatorizados, donde la parcela principal es temperatura con dos niveles (alta y baja), y la sub-parcela es riego con dos niveles (húmedo y seco).



Figura 3.1.: a) invernáculos; b) paredes laterales en sector de mayor temperatura c) macetones enterrados conteniendo las especies; d) sector de mayor temperatura al frente, sector de menor temperatura atrás, con apertura cenital, e) flujo de temperatura dentro del invernáculo.

Los dos niveles del factor temperatura fueron generados mediante un sistema pasivo, es decir sin la generación de calor artificial. Para esto se modificó la altura de los techos, y se quitó o dejó las paredes laterales según corresponda. Para la parcela de menor temperatura el techo se ubicó 40 cm más alto que el de baja temperatura y se retiraron las paredes laterales, logrando de esta forma aberturas cenitales y laterales para favorecer, junto al plano inclinado del techo, la evacuación de aire más caliente (Figura 3.1. d y e). En el sector de mayor temperatura la presencia de paredes laterales y techo

más bajo y menos inclinado (Figura 3.1.b) redujo la pérdida de temperatura. De esta manera se obtuvo una diferencia promedio diaria anual cercana a los $0,7\text{ }^{\circ}\text{C}$ entre tratamientos, aunque en ambos tratamientos la temperatura fue superior a la ambiental ($2,4\text{ }^{\circ}\text{C}$ en promedio anual para la menor temperatura, Figura 3.2.). Este incremento es incluso superior al pronosticado por calentamiento global para las próximas décadas en la región ($0,4$ a $1,3\text{ }^{\circ}\text{C}$, Labraga 1998, IPCC 2007, Yahdjian y Sala 2008).

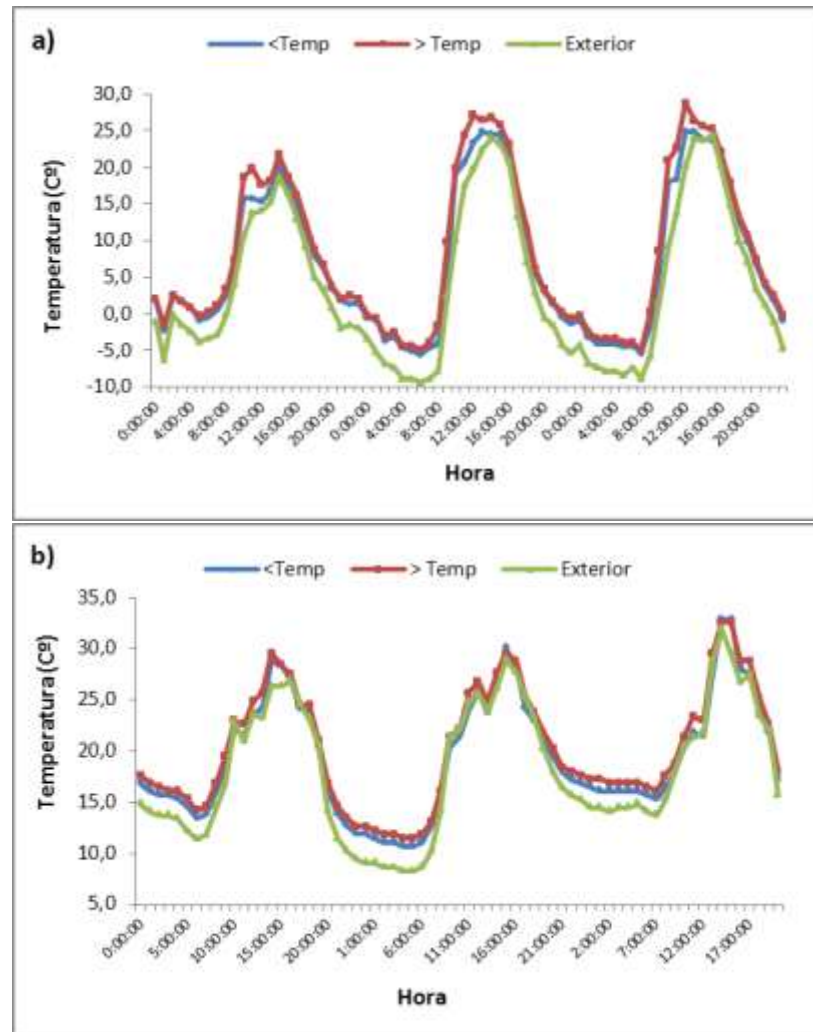


Figura 3.2.: Marcha horaria de las temperaturas para el menor nivel (<Temp), mayor nivel (>Temp) y del ambiente (Exterior) para tres días típicos de invierno (a) y tres de verano (b), registradas cada una hora mediante termocuplas conectadas a *data loggers* automáticos (*Onset-Hobo*).

A nivel de sub-parcela se aplicaron dos niveles de disponibilidad de agua completamente aleatorizado para las especies. Se consideró la estacionalidad promedio en las precipitaciones para el área de estudio (se tuvo en cuenta la serie histórica mensual de los últimos 50 años). De esta serie histórica mensual, los

datos del primer cuartil fueron considerados año seco (358 mm) y los del tercer cuartil año húmedo (864 mm), (Figura 3.3).¹

El riego se realizó semanalmente en forma manual con agua de lluvia previamente recolectada. El porcentaje del contenido volumétrico de agua medido en las 132 macetas reflejó diferencias significativas entre los niveles de agua aplicados (medidos con TDR), con 6,8 y 8,9 % en promedio para menos y más agua respectivamente. Como una idea de la EUA (a grandes rasgos) fue estimada como la tasa entre biomasa y el agua aplicada. Esta fue de 2,15 y 2,38 para los niveles más y menos respectivamente.

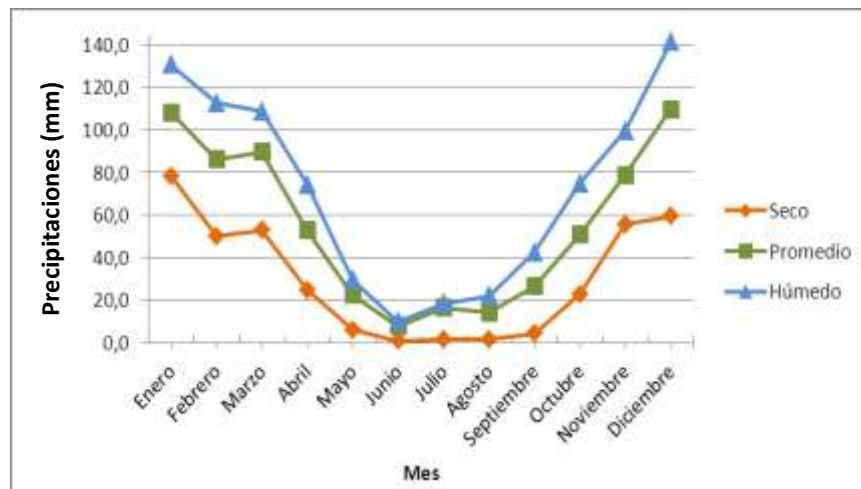


Figura 3.3: Tratamientos de riego: régimen seco (1er cuartil, 358 mm) y régimen húmedo (3er cuartil, 864 mm). Se indica además el promedio histórico (1960-2010) para la región.

3.2.2 Producción Primaria Neta Aérea

Para evaluar productividad aérea se realizó el corte, secado y pesado de biomasa en tres momentos estratégicos (enero de 2009, junio de 2009 y junio de 2010), luego de un corte inicial o enrase de las plantas en junio de 2008. El corte inicial o enrase tuvo el objetivo de asegurar que la producción medida responda a los tratamientos aplicados, como así también poder utilizar los valores de biomasa inicial como covariables en los análisis posteriores (Kikvidze *et al.* 2006).

¹ Año seco y húmedo son términos subjetivos definidos así para la simplificación de los tratamientos.

Durante el primer ciclo de crecimiento (junio 2008 – junio 2009) se realizó un corte intermedio en enero de 2009, simulando el pastoreo que estos pastizales generalmente reciben en verano. El material allí colectado fue considerado para la producción total de ese ciclo. Para el segundo ciclo de crecimiento (junio 2009-junio 2010) no se llevó a cabo este corte de biomasa intermedio. Todos los cortes (inicial y de producción) se realizaron a 5 cm de altura (Figura 3.4.a). El material colectado se secó en estufa a 60°C durante 48 hs. El material vegetal secado de cada individuo se separó a mano en los componentes vegetativos (hojas y tallos) y reproductivos (varas florales, inflorescencias), y luego fue pesado (Figura 3.4.b).

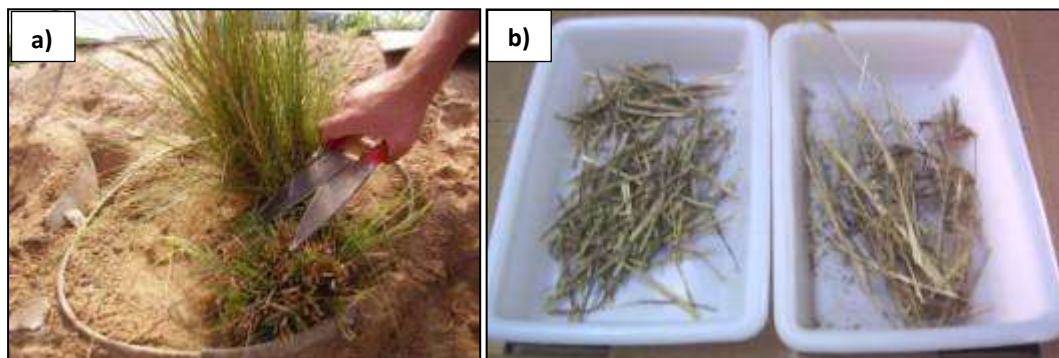


Figura 3.4.: a) Detalle de corte de producción, b) separación de la fracción vegetativa y reproductiva.

Además de obtener la producción de la fracción vegetativa (V), reproductiva (R), y producción total (T: suma de los dos anteriores), se calculó el porcentaje de la producción total destinado al componente reproductivo ($R/T * 100$).

Para eliminar el efecto de las diferencias iniciales en el tamaño de las plantas, se utilizó la biomasa inicial del corte de enrase (junio de 2008) como covariable (Kikvidze *et al.* 2006) en los análisis de la varianza. Del mismo modo, la biomasa total del segundo corte (enero de 2009) se utilizó como covariable del tercer corte (junio 2009), y la del tercer corte para el cuarto (junio 2010).

Para poner a prueba la hipótesis I, se evaluaron los tratamientos extremos mediante una prueba “*t*” de media, es decir la combinación más estresante (alta temperatura -menor riego) versus el más favorable (baja temperatura-mayor riego), para los dos grupos funcionales. Los datos de productividad se transformaron en raíz cuadrada para cumplir los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza.

3.2.3 Fenología

En junio de 2008, luego de siete meses de adaptación de las plantas a los tratamientos, se iniciaron las evaluaciones de fenología cada 15 días durante dos ciclos de crecimiento continuos (junio de 2008-junio de 2010).

Para las cuatro especies se registró el inicio, fin y largo del ciclo reproductivo. El inicio y fin corresponden a la prefloración y diseminación de semillas respectivamente, mientras que el largo del ciclo reproductivo es el número de días transcurridos entre el inicio y fin. Se consideró inicio del ciclo reproductivo cuando cada individuo alcanzó el 20% del total de estructuras de toda la etapa reproductiva. Del mismo modo, un individuo alcanzó el fin del ciclo reproductivo cuando el 20% de las varas florales finalizaron la diseminación de semillas. Además se registró el número de varas reproductivas (inflorescencias) para determinar el momento en que ocurre el máximo número.

Debido a que las especies estudiadas comienzan su ciclo reproductivo en primavera y se extiende hasta el otoño del año siguiente, se consideró la estación de crecimiento comenzando el 1 de julio (día fenológico 1), hasta el 31 de junio del año siguiente (día fenológico 365). Los datos fenológicos fueron transformados en logaritmo base 10 para cumplir con los requisitos de normalidad y homogeneidad de varianza.

3.3. Resultados

3.3.1 Producción Primaria Neta Aérea

En ningún caso se encontró interacción entre los factores agua y temperatura (Tabla 3.1). Por lo tanto se presentarán los resultados como efectos simples.

Cuando se comparó la combinación de tratamientos más estresante (A<) versus la combinación más favorable (B>), solo las plantas C₃ respondieron significativamente. La producción de las fracciones vegetativas, reproductivas y total en las plantas C₃ fue mayor con la combinación de tratamientos más favorables es decir, baja temperatura-mayor riego (Tabla 3.2).

La temperatura tuvo mayor efecto sobre la producción de las dos especies C₄ que sobre las especies C₃. Con mayor temperatura, *E. retusa* y *S. condensatum* duplicaron la producción (Figura 3.5). En contraste, la producción vegetativa y reproductiva de las dos especies C₃ no se vio modificada por los dos niveles de temperatura (Tabla 3.1).

Como es lógico, el tratamiento agua estuvo relacionado positivamente con la producción tanto vegetativa como reproductiva, pero con distinta magnitud y significancia en las cuatro especies. Con mayor disponibilidad de agua, la invernal *P. ligularis* y la estival *E. retusa* duplicaron la producción vegetativa, reproductiva y total.

Sin embargo solo la fracción reproductiva de la otra invernada, *P. napostaense* respondió significativamente al tratamiento “año húmedo”. Por último, en *S. condensatum* los aumentos de producción para el tratamiento año húmedo fueron marginalmente significativos ($p = 0.11$, Tabla 3.1, Figura 3.6).

Tabla 3.1: Producción de las fracciones vegetativa, reproductiva, total y relación reproductivo/total, para los factores temperatura y agua. ANOVA donde se indican valores significativos ($p < 0.10$) en negrita. (Pip Nap: *Piptochaetium napostaense*, Poa Lig: *Poa ligularis*, Eus Ret: *Eustachys retusa*, Sch Con: *Schizachyrium condensatum*).

C3						C4					
Sp	Fracción	Tratamiento	SC	F	p-valor	Sp	Fracción	Tratamiento	SC	F	p-valor
P i p N a p	Vegetativa	Temp	0,07	0,13	0,753	E u s R e t	Vegetativa	Temp	1,47	11,4	0,078
		Agua	0,18	0,15	0,695			Agua	9,24	8,41	0,004
		Temp*Agua	0,23	0,2	0,653			Temp*Agua	1,97	1,8	0,183
	Reproductiva	Temp	1,58	6,57	0,125		Reproductiva	Temp	0,23	0,13	0,756
		Agua	9,98	3,42	0,067			Agua	8,96	5,84	0,017
		Temp*Agua	0,9	0,31	0,581			Temp*Agua	2,42	1,58	0,211
	Total	Temp	1,33	4,18	0,178		Total	Temp	1,9	2,21	0,276
		Agua	3,05	1,21	0,274			Agua	17,79	8,31	0,005
		Temp*Agua	1,41	0,56	0,456			Temp*Agua	3,91	1,83	0,179
	R/T	Temp	0,04	1,71	0,321		R/T	Temp	0,01	0,03	0,888
		Agua	0,14	1,13	0,290			Agua	0,01	0,08	0,778
		Temp*Agua	0,000017	0,00013	0,991			Temp*Agua	0,01	0,11	0,744
P o a L i g	Vegetativa	Temp	3,76	4,65	0,164	S c h C o n	Vegetativa	Temp	0,75	1,48	0,348
		Agua	33,87	19,91	<0,0001			Agua	2,13	2,77	0,100
		Temp*Agua	0,15	0,09	0,766			Temp*Agua	0,01	0,02	0,899
	Reproductiva	Temp	0,14	0,33	0,626		Reproductiva	Temp	0,91	38,22	0,025
		Agua	4,28	3,04	0,083			Agua	2	2,57	0,112
		Temp*Agua	0,35	0,25	0,616			Temp*Agua	0,6	0,77	0,381
	Total	Temp	4,24	5,08	0,153		Total	Temp	1,69	6,3	0,129
		Agua	41,05	18,66	<0,0001			Agua	3,78	2,67	0,106
		Temp*Agua	0,0036	0,0016	0,968			Temp*Agua	0,43	0,3	0,585
	R/T	Temp	0,00029	0,02	0,911		R/T	Temp	0,02	1,51	0,344
		Agua	0,05	0,67	0,414			Agua	0,21	1,99	0,162
		Temp*Agua	0,01	0,1	0,750			Temp*Agua	0,12	1,14	0,289

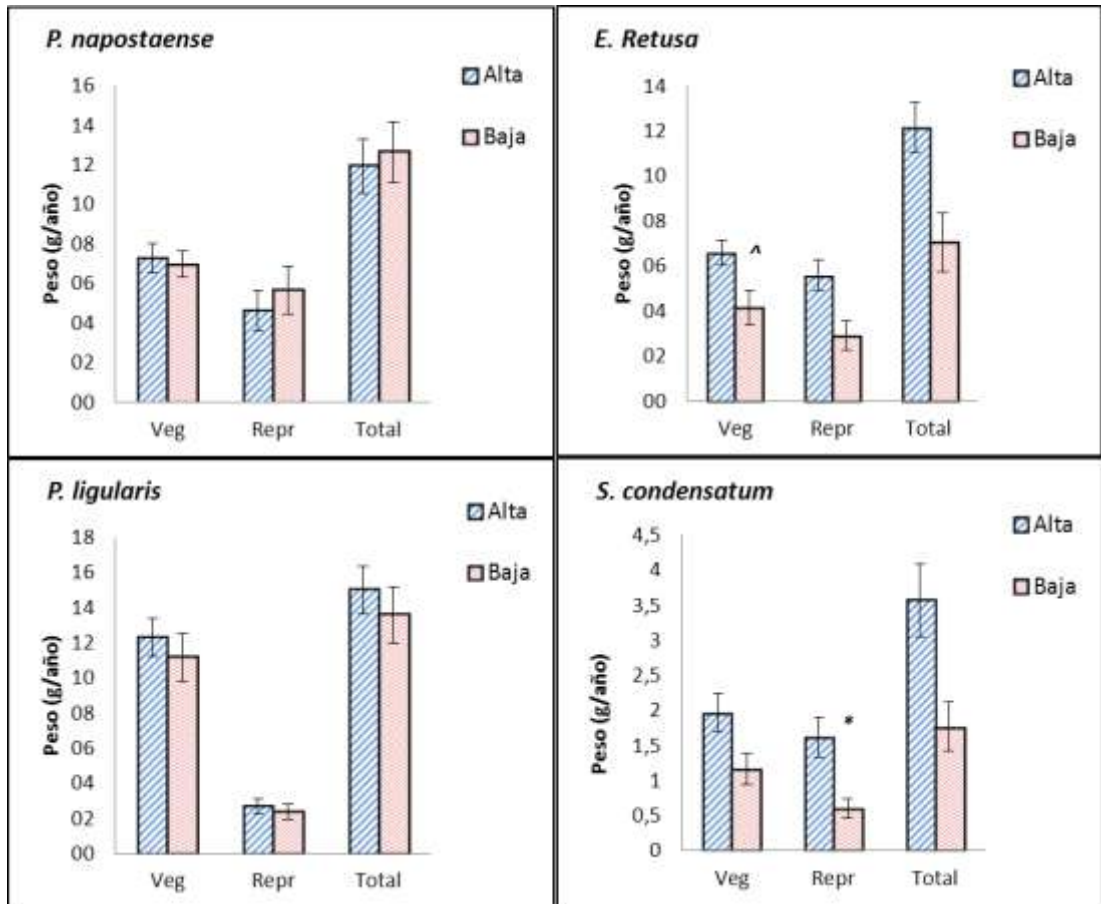


Figura 3.5: Efecto del tratamiento temperatura sobre la PPNA de la fracción vegetativa, reproductiva y total (promedio de los tres cortes). Los asteriscos indican efectos significativos ([^] p 0.05-0.10, ^{*} p 0.01-0.05, ^{**} p 0.001-0.01, ^{***} p <0.001), barras indican el error estándar.

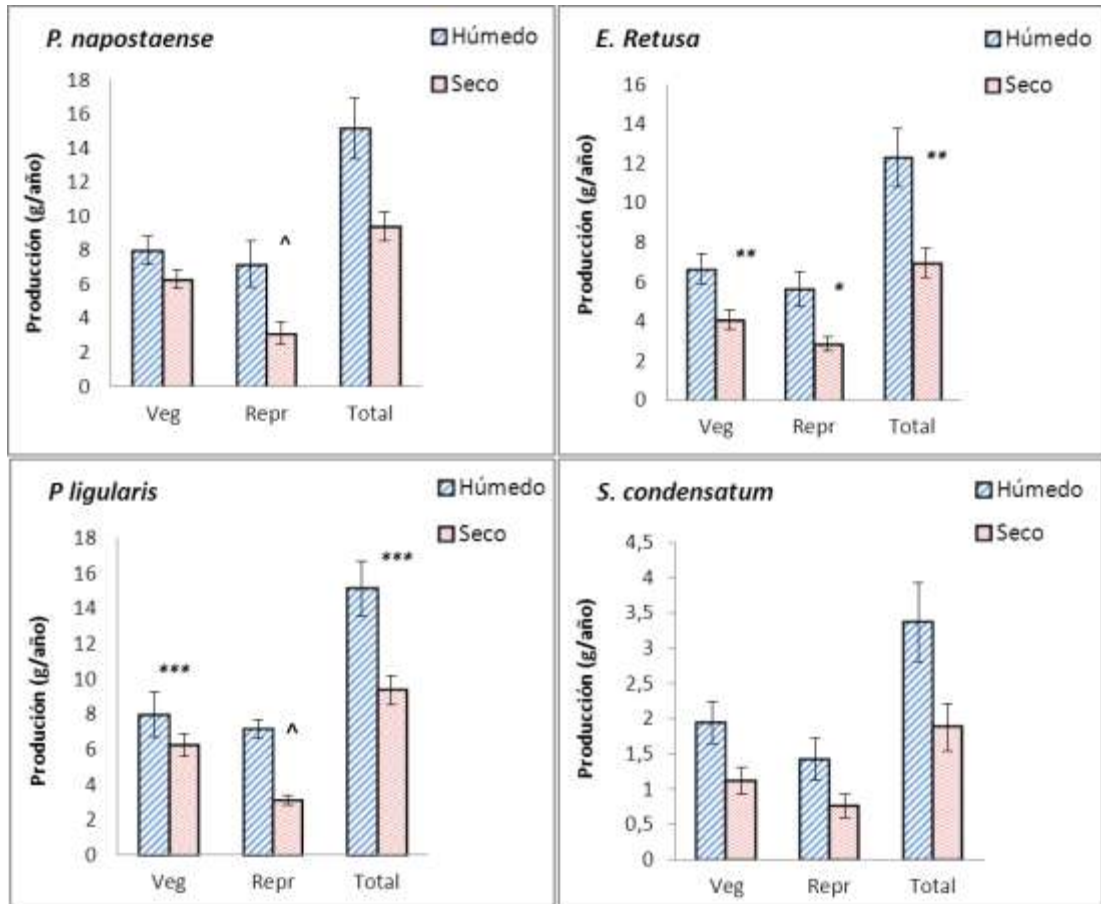


Figura 3.6: Efecto del tratamiento agua sobre la PPNA de la fracción vegetativa, reproductiva y total (promedio de los tres cortes). Los asteriscos indican efectos significativos (^ p 0.05-0.10, * p 0.01-0.05, ** p 0.001-0.01, *** p < 0.001), barras indican el error estándar.

Tabla 3.2: Comparación de medias mediante un test de t para las fracciones vegetativas, reproductivas y total para los tratamientos baja temperatura- mayor riego (B>) versus alta temperatura – menor riego (A<). Se indica n para cada tratamiento, diferencias de medias y p valor.

GF	Variable	n(B >)	n(A <)	Media(B >)	Media(A <)	(B >) - (A <)	p -valor
C ₃	Veget	72	72	11,53	6,8	4,73	0,0013
	Repr	72	72	5,53	2,21	3,32	0,0154
	Total	72	72	17,06	9,01	8,05	0,0002
C ₄	Veget	74	63	4,36	2,9	1,46	0,0878
	Repr	74	63	3,32	2,08	1,24	0,1193
	Total	74	63	7,68	4,98	2,70	0,0773

El porcentaje de la producción destinada a la reproducción respecto a la total (R/T) no fue significativo (Tabla 3.1) en ninguno de los tratamientos (Figura 3.7.).

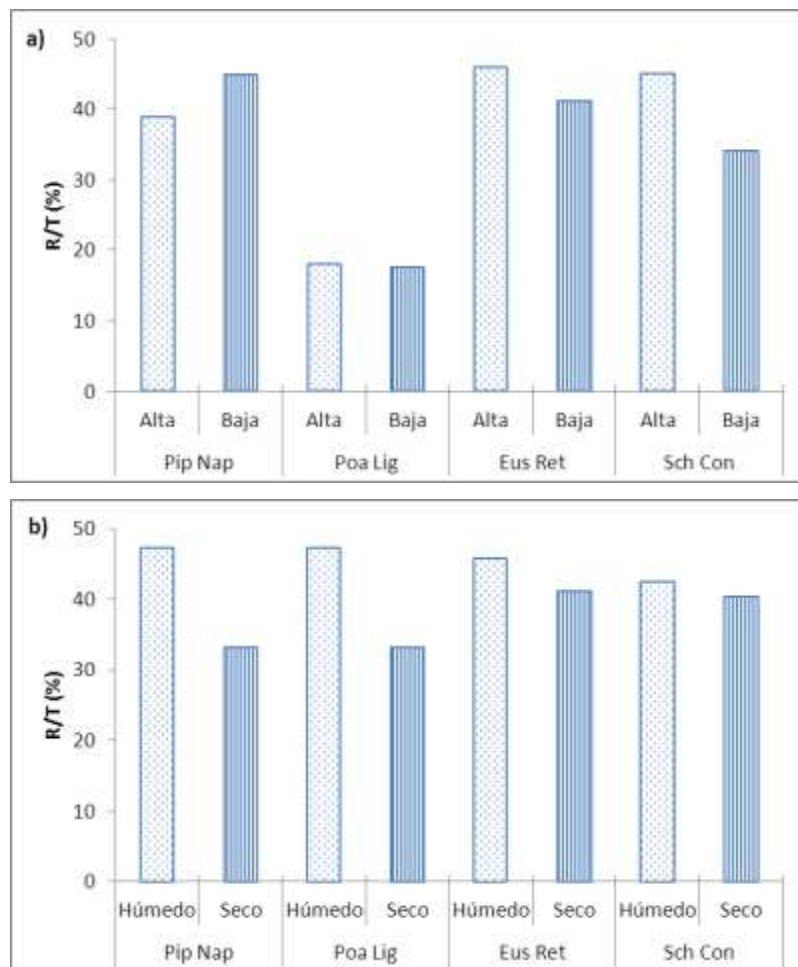


Figura 3.7.: Porcentaje de la producción total destinada a los componentes reproductivos (R/T * 100). Para el factor temperatura (a) y para el factor agua (b).

3.3.2 Fenología

La única interacción encontrada entre los factores agua y temperatura, dentro de las variables fenológicas, fue en el largo del ciclo reproductivo de *Poa ligularis*. La combinación “más agua-más temperatura” incrementó significativamente el largo del ciclo reproductivo en 17 días (con respecto a la media), mientras que la combinación “menos agua-más temperatura” la acortó en 12 días (con respecto a la media, Figura 3.8).

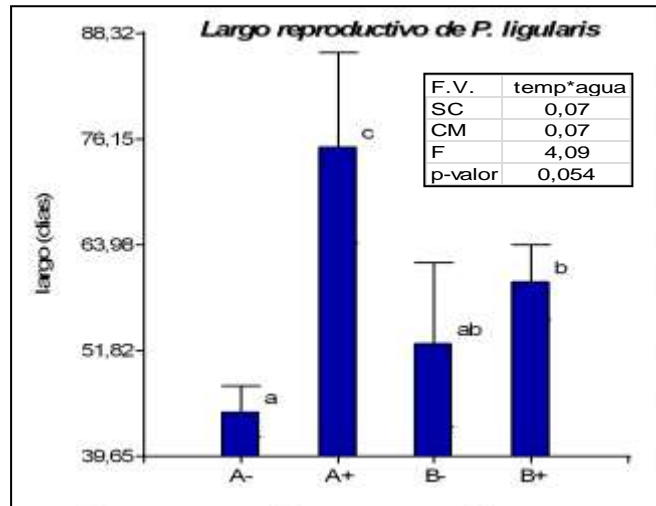


Figura 3.8: Largo del ciclo reproductivo de *Poa ligularis*. La tabla en el ángulo superior indica el ANOVA para la interacción de los factores agua y temperatura. Se indica error estándar. Letras distintas indica diferencias significativas entre medias ($p \leq 0.10$). Combinaciones de niveles entre factores: letras A y B nivel de temperatura (alto y bajo), y signos + y -, para los niveles de agua.

Las plantas del grupo funcional C_3 adelantó el comienzo y el fin del ciclo reproductivo bajo el tratamiento más favorable (baja temperatura-mayor riego), mientras que en las C_4 , solo el inicio se adelantó cuando fueron expuesta a dicho tratamiento. En ningún de los dos grupos el fin tuvo modificaciones (Tabla 3.3).

Tabla 3.3: Comparación de medias mediante un test de t para las fenofases inicio, fin y largo para los tratamientos baja temperatura- mayor riego ($B >$) versus alta temperatura – menor riego ($A <$). Se indica n para cada tratamiento, diferencias de medias y p valor.

GF	Variable	n(B >)	n(A <)	Media(B >)	Media(A <)	(B >) - (A <)	p -valor
C_3	Inicio	20	17	115,2	144,29	-29,09	0,0006
	Fin	20	17	184,15	202,06	-17,91	0,0041
	Largo	20	17	68,95	57,76	11,19	0,1239
C_4	Inicio	11	8	143,91	175,88	-31,97	0,0098
	Fin	11	8	293,73	312,13	-18,4	0,4603
	Largo	11	8	149,82	136,25	13,57	0,6219

En general la temperatura no afectó la fenología reproductiva de estas gramíneas. Solamente *P. napostaense* bajo condiciones de mayor temperatura adelantó el momento en el cual se produce el máximo de estructuras reproductivas en 14 días (Tabla 3.4). En contraste, la disponibilidad de agua tuvo un marcado efecto sobre la fenología reproductiva. Bajo el tratamiento año húmedo, las cuatro especies adelantaron el inicio del ciclo reproductivo entre 27 a 38 días con respecto al tratamiento año seco (Figura 3.9), y el ciclo reproductivo se extendió entre 12 y 30 días, aunque este último cambio sólo fue

significativo en las especies C₃ (Tabla 3.4). Otra diferencia observada entre especies C₃ y C₄ fue que bajo el tratamiento año húmedo, las C₃ adelantaron el momento en que ocurre el máximo de inflorescencias como así también el fin del ciclo reproductivo (Figura 3.9).

Tabla 3.4: ANOVA de la fenología reproductiva para los factores temperatura y agua. Se indican valores significativos en negrita ($p < 0.10$). (Pip Nap: *Piptochaetium napostaense*, Poa Lig: *Poa ligularis*, Eus Ret: *Eustachys retusa*, Sch Con: *Schizachyrium condensatum*).

C ₃						C ₄							
Sp	Estadio	Tratamiento	SC	CM	F	p-valor	Sp	Estadio	Tratamiento	SC	CM	F	p-valor
Pip Nap	Inicio	Temp	0,02	0,02	1,58	0,336	Eus Ret	Inicio	Temp	1,20E-03	1,20E-03	0,59	0,522
		Agua	0,17	0,17	35,93	<0,0001			Agua	0,04	0,04	6,99	0,017
		Temp*Agua	0,01	0,01	2,03	0,166			Temp*Agua	0,01	0,01	2,26	0,151
	Fin	Temp	3,80E-03	3,80E-03	2,79	0,237		Fin	Temp	5,70E-04	5,70E-04	2,09	0,285
		Agua	0,03	0,03	10,15	0,004			Agua	3,70E-04	3,70E-04	0,17	0,683
		Temp*Agua	9,90E-04	9,90E-04	0,38	0,543			Temp*Agua	4,60E-03	4,60E-03	2,17	0,159
	Largo	Temp	0,01	0,01	0,13	0,754		Largo	Temp	0,02	0,02	2,61	0,247
		Agua	0,13	0,13	4,47	0,044			Agua	0,01	0,01	0,62	0,440
		Temp*Agua	1,30E-04	1,30E-04	4,50E-03	0,947			Temp*Agua	1,30E-03	1,30E-03	0,05	0,818
Máximo	Temp	0,02	0,02	11,75	0,076	Máximo	Temp	7,00E-04	7,00E-04	0,37	0,605		
	Agua	0,08	0,08	29,15	<0,0001		Agua	0,02	0,02	2,78	0,114		
	Temp*Agua	1,40E-03	1,40E-03	0,51	0,482		Temp*Agua	0,02	0,02	2,36	0,143		
Poa Lig	Inicio	Temp	1,50E-03	1,50E-03	0,32	0,627	Sch Con	Inicio	Temp	3,70E-03	3,70E-03	0,78	0,471
		Agua	0,08	0,08	41,25	<0,0001			Agua	0,04	0,04	11,19	0,029
		Temp*Agua	3,50E-03	3,50E-03	1,83	0,187			Temp*Agua	3,90E-03	3,90E-03	1,16	0,343
	Fin	Temp	2,60E-03	2,60E-03	1,04	0,415		Fin	Temp	1,00E-04	1,00E-04	0,01	0,935
		Agua	0,01	0,01	2,96	0,097			Agua	0,01	0,01	0,37	0,578
		Temp*Agua	1,60E-03	1,60E-03	0,6	0,445			Temp*Agua	2,30E-04	2,30E-04	0,01	0,922
	Largo	Temp	1,70E-03	1,70E-03	0,04	0,867		Largo	Temp	0,04	0,04	0,32	0,628
		Agua	0,12	0,12	7,62	0,010			Agua	0,01	0,01	0,05	0,835
		Temp*Agua	0,07	0,07	4,09	0,054			Temp*Agua	0,02	0,02	0,1	0,771
Máximo	Temp	0,01	0,01	2,8	0,237	Máximo	Temp	0,01	0,01	5,71	0,139		
	Agua	0,01	0,01	2,78	0,107		Agua	0,02	0,02	3,4	0,139		
	Temp*Agua	3,30E-03	3,30E-03	0,68	0,416		Temp*Agua	2,70E-04	2,70E-04	0,06	0,824		

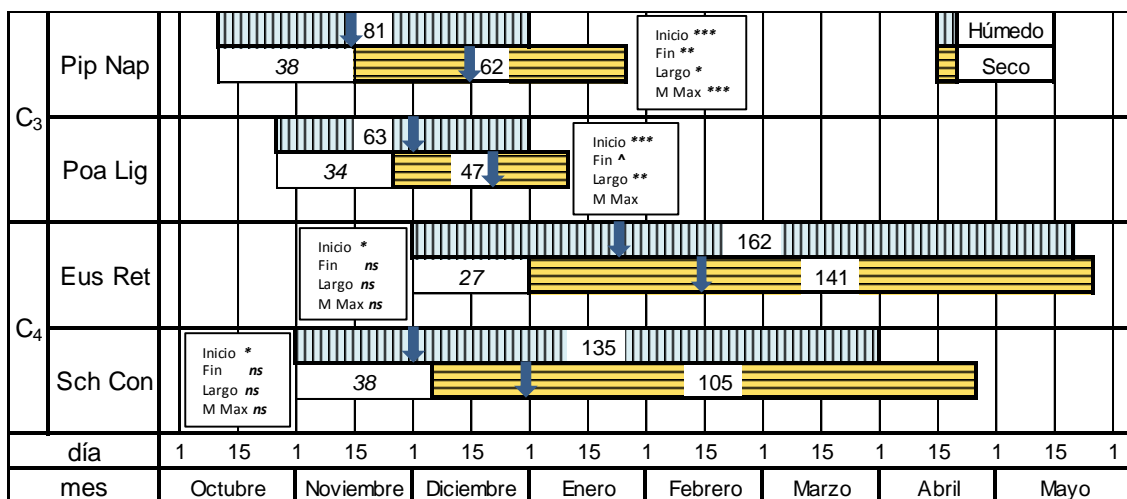


Figura 3.9: Estacionalidad del ciclo reproductivo (prefloración a diseminación) para dos niveles de disponibilidad hídrica en las cuatro especies estudiadas. Se indica el largo del ciclo reproductivos (en días), y con flechas el momento en que las especies alcanza la máxima cantidad de estructuras reproductivas (M Max). En cursiva la diferencia en días para el comienzo floral. Los asteriscos indican efectos significativos ($\wedge p$ 0.05-0.10, $*p$ 0.01-0.05, $**p$ 0.001-0.01, $***p < 0.001$); ns: no significativo).

3.4 Discusión y Conclusiones

Los resultados presentados en este capítulo muestran cómo la disponibilidad de agua y el incremento de la temperatura afectan la producción y fenología de cuatro gramíneas forrajeras nativas del pastizal pampeano semiárido.

La producción neta aérea, al igual que la fenología de cada especie, no presentaron respuestas significativas a la interacción de los dos factores (a excepción del *largo* reproductivo de *P. Ligularis*). Sin embargo al evaluarlas por grupo metabólico, las especies C₃ se vieron más perjudicadas (respecto a las C₄) con la combinación más estresante (alta temperatura-bajo riego) y mayormente favorecida con la condición baja temperatura-mayor riego como fue planteado en la primera hipótesis.

Al examinar los factores en forma individual, encontré que la temperatura aumentó la producción primaria de las especies C₄, pero no de las C₃ (Figura 3.5). La C₄ *Schizachyrium condensatum* casi duplicó su producción con el aumento de temperatura (Figura 3.5), similar a lo encontrado por Sherry y colaboradores (2007) en *Schizachyrium scoparium* en pastizales altos de EE.UU. Estas diferencias entre pastos C₃ y C₄ pueden ser explicadas por las diferencias en los rangos óptimos de crecimiento entre ambos grupos funcionales (Yu *et al.* 2010). La tasa fotosintética de las plantas C₃ alcanza el máximo a temperatura moderadas (17-25 °C) y disminuye considerablemente al aumentar la temperatura, mientras que las plantas C₄ prosperan a más alta temperatura (rango óptimo 23-35 °C) y no varía demasiado a mayores temperaturas (Winslow *et al.* 2003).

Ni el momento de floración, ni la diseminación de semillas, ni el largo del ciclo reproductivo variaron entre los dos niveles de temperatura aplicados en este experimento para ninguna de las cuatro especies estudiadas (Tabla 3.4). Esto difiere de la hipótesis 2 planteada y de otros trabajos realizados en el hemisferio norte (Sparks *et al.* 2000, McCarty 2001, Peñuelas y Filella 2001, Menzel *et al.* 2006, Sherry *et al.* 2007) donde por el contrario muestran significativas relaciones entre fenología y temperatura, pero débiles patrones entre fenología y precipitaciones. Una posible explicación es que en este experimento los dos niveles de temperatura fueron superiores a la temperatura ambiente, por lo que la acumulación de temperatura mínima necesaria para desencadenar la floración pudo haberse alcanzado tempranamente durante la estación de crecimiento, pasando a ser la disponibilidad de agua el factor limitante.

La producción conforme a lo esperado también aumentó con la disponibilidad de agua (Paruelo *et al.* 1999, Oesterheld *et al.* 2001). En este caso, sin embargo, la magnitud de las respuestas no evidenciaron las diferencias de eficiencia en el uso de agua que existen entre especies C₃ y C₄. La especie C₃

Poa ligularis y la C_4 *Eustachys retusa* fueron las más afectadas por los niveles de disponibilidad hídrica (Figura 3.6). Estos resultados sugieren que otros mecanismos, aparte del metabolismo fotosintético, podrían ser más determinantes en la tolerancia al estrés hídrico de estas especies. Entre estos mecanismos y estrategias podrían encontrarse: baja conductancia estomática (Gibson 2009), reducida área foliar específica (Cornelissen *et al.* 2003), ajuste del potencial osmótico en situaciones de sequía (Morison y Gifford 1983), mantenimiento del potencial hídrico (Osborne y Sack 2012), sistemas antioxidantes más eficientes (Crace y Logan 1996), una adecuada arquitectura radical (Malamy 2005), entre otros (Cornelissen *et al.* 2003). Por lo tanto estos resultados apoyan parcialmente la hipótesis 3 planteada.

Los resultados sobre la prioridad de asignación de recursos hacia las distintas fracciones (vegetativas y reproductivas) bajo los dos niveles de riego mostraron, aunque con significancia estadísticamente marginal ($p > 0.10$) que las especies C_3 y C_4 difirieron en el porcentaje de la producción destinada a la reproducción (R/T): las dos especies C_3 (con menor EUA) destinaron menos recursos a la reproducción frente a condiciones de mayor estrés hídrico (Figura 3.7.b).

El inicio de la fenología reproductiva (floración) estuvo relacionado positivamente con la disponibilidad de agua en las cuatro especies estudiadas (Figura 3.9). Sin embargo, el momento en que ocurrió el máximo número de estructuras reproductivas (MMax), el fin de la diseminación de semillas, y el largo del ciclo reproductivo estuvieron relacionados con la disponibilidad de agua solo en las especies C_3 y no en las C_4 (Figura 3.9). Este patrón responde también a la diferencia de EUA entre estos dos grupos funcionales, como fue señalado anteriormente cuando fueron evaluadas con dos combinaciones extremas de temperatura-riego. Esto significa que la hipótesis 3 es apoyada parcialmente debido a que a excepción del inicio las otras fases reproductivas solo fueron significativas en las C_3 .

Los resultados de este capítulo sugieren que, ante un aumento de las temperaturas bajo un escenario posible de cambio climático (IPCC 2007), podemos esperar en estos pastizales mixtos que las especies C_4 se vean favorecidas frente a las C_3 a través de un aumento de su producción primaria. Por otra parte, si continúa en la región la tendencia de aumento en las precipitaciones (Demaría 2008), además del lógico incremento en la producción, es esperable que el comienzo de la floración de estas gramíneas se adelante aproximadamente un mes, y que las C_3 extiendan su ciclo reproductivo, viéndose modificados los períodos de solapamiento de las etapas reproductivas entre especies invernales y estivales (Shuli *et al.* 2005), e incluso con especies anuales (Sherry *et al.* 2007). Estos cambios fenológicos y productivos pueden modificar la relativa aptitud de las especies en comunidades mixtas, a través de cambios en la competencia por recursos como luz y nutrientes. (Sherry *et al.* 2007), y finalmente repercutir sobre la estructura y funcionalidad del ecosistema.

CAPITULO IV

4.1 Consideraciones generales

Se exploraron las respuestas productivas y fenológicas de cuatro gramíneas que difieren en la estacionalidad del crecimiento, sus vías metabólicas y la eficiencia en el uso del agua frente a variaciones de temperatura y oferta hídrica. En el capítulo II estudié como la fenología reproductiva de estas especies se encuentra relacionada con las precipitaciones (mensuales, bimensuales y estacionales) y las temperaturas (mínimas, medias y máximas), durante 12 estaciones completas de crecimiento dentro de una ventana temporal de 35 años. En el capítulo III analicé, a través de un experimento manipulativo, la respuesta de la producción vegetativa y reproductiva, y la fenología, a niveles variables de temperatura y disponibilidad de agua, que se encontraron dentro del rango de variación pronosticado por modelos de predicción de cambios climáticos.

Las respuestas productivas individuales de estas cuatro especies no siempre respondieron a lo esperado por sus características fisiológicas basadas en la eficiencia en el uso del agua y los rangos de temperaturas óptimos para su desarrollo (capítulo III).

4.2 Conclusiones sobre las respuestas individuales de las especies.

Se analizaron cuatro especies que representan a los dos tipos funcionales de pastos más característicos de los pastizales templados del semiárido. Las cuales se obtuvieron respuestas en patrones muy específicos de cada especie y otras en patrones más generales o en común para las cuatro.

Piptochaetium napostaense

Si bien la temperatura ralentizó el inicio y el fin y extendió el largo del ciclo reproductivo (experimento observacional), cuando fue expuesta a niveles más altos de temperatura (experimento controlado), no se observaron respuestas fenológicas ni productivas. Por otro lado la disponibilidad hídrica mostró ser un fuerte control sobre las fases fenológicas de la reproducción de esta especie en los dos estudios (Tabla 4.1). En el estudio controlado afectó positivamente la producción de la fracción reproductiva y contrario a lo esperado dado su carácter de C₃, la producción no se vio afectada (Hipótesis 3). La falta de respuestas significativas de la fracción vegetativa a las disponibilidades de agua aplicada, podría deberse a que si bien las medias obtenidas de la producción fueron

muy distintas a diferentes disponibilidades de riego, la variabilidad de las respuestas fue muy alta posiblemente por el elevado número de ecotipos existentes.

Tabla 4.1: Respuestas fenológicas en los estudios observacional (Obs.) y controlado (Contr.) y respuestas vegetativas y reproductivas del estudio controlado y para los factores temperatura y agua. Entre paréntesis se indican el signo de la asociación. GF: grupo funcional, *ns*: no significancia estadística.

TEMPERATURA		Producción		Fenología			
GF	Especie	Veg.	Rep.	Inicio		Fin y Largo	
		Contr		Obs	Contr	Obs	Contr
C ₃	Pip Nap	<i>ns</i>	<i>ns</i>	Oct (+)	<i>ns</i>	Dic (+)	<i>ns</i>
	Poa Lig	<i>ns</i>	<i>ns</i>	Ag-Oct (+)	<i>ns</i>	Feb (+)	<i>ns</i>
C ₄	Eus Ret	(+)	<i>ns</i>	Sep (-)	<i>ns</i>	Ene (+)	<i>ns</i>
	Sch Con	<i>ns</i>	(+)	Oct-Nov (-)	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>

AGUA		Producción		Fenología			
GF	Especie	Veg.	Rep.	Inicio		Fin y Largo	
		Contr		Obs	Contr	Obs	Contr
C ₃	Pip Nap	<i>ns</i>	(+)	Jul (-)	(-)	Oct (+)	(+)
	Poa Lig	(+)	(+)	<i>ns</i>	(-)	<i>ns</i>	(+)
C ₄	Eus Ret	(+)	(+)	Jun (-)	(-)	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	Sch Con	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	(-)	Ene (+)	<i>ns</i>

Poa ligularis

Esta fue la especie que mayor cantidad de respuestas presentó en los dos estudios (Tabla 4.1). Fue la única especie que en el estudio observacional (capítulo II) la fenología se asoció a la temperatura y no a las precipitaciones (Figura 2.4), y la única especie que mostró un cambio fenológico significativo entre los dos periodos evaluados (1976-1986 vs. 2008-2010). Dicho cambio se dio en el inicio y el fin de la etapa reproductiva, con un atraso de 38 y 16 días respectivamente en el último periodo. Sin embargo en el experimento controlado el ciclo reproductivo respondió sensiblemente a la disponibilidad de agua y no al factor temperatura. La explicación a esto podría estar centrada en que la fenología reproductiva de esta especie es muy sensible a la disponibilidad de agua, acorde a la baja eficiencia en el uso del agua por ser de metabolismo C₃. En el experimento controlado (Capítulo III) los niveles de disponibilidad de agua fueron suficientemente contrastados para que las respuestas productivas y fenológicas sean marcadas, mientras que las diferencias en los niveles de temperatura (0,7 °C) no parecen ser suficientes para diferenciar las respuestas. Sin embargo, en el estudio a campo (Capítulo II), la fenología de esta especie no se asoció a ninguna precipitación y si a las temperaturas (Figura 2.4).

Las respuestas a distinto factor en los diferentes estudios podría deberse a que la variabilidad interanual de las precipitaciones pudo ayudar a compensar las respuestas fenológicas, y como se mostró en la figura 2.2.b, la temperatura y las precipitaciones se correlacionaron negativamente, lo que indicaría que naturalmente es poco probable que se dé la combinación de altas precipitaciones con altas temperaturas.

Eustachys retusa

Esta fue la única especie en la cual los dos factores tuvieron un rol importante sobre la fenología y la producción en los dos estudios. Si bien las especies con metabolismo C₄ presentan una alta eficiencia en el uso del agua, también presentan un mayor costo energético que resulta desventajoso bajo condiciones hídricas adecuadas. Sin embargo esta especie presentó marcadas respuestas fenológicas y sobre todo productivas al factor agua. El inicio floral fue la fase que presentó mayores respuestas frente a este factor, tanto en el estudio a campo (fuerte control de las precipitaciones de junio, capítulo II), como en el experimento controlado (capítulo III) el cual derivó en diferencias de casi un mes entre los dos niveles de riego. También la producción de las fracciones vegetativas y reproductivas respondió contundentemente al factor agua. Las temperaturas también ejercieron un claro control sobre el inicio y fin reproductivo (a campo), y en el capítulo III vimos como la diferencia de 0,7 °C fue suficiente para incrementar la producción de la fracción vegetativa.

Schizachyrium condensatum

En esta especie, a diferencia de la otra especie C₄, la producción no respondió al agua en el experimento controlado pero sí a la temperatura. Sin embargo, en el experimento observacional las precipitaciones de verano y sobre todo las de enero tuvieron efecto sobre el fin y largo del ciclo reproductivo, mientras que las temperaturas de primavera hicieron lo mismo sobre el inicio.

En el experimento controlado *Schizachyrium* fue la única especie cuya producción no respondió significativamente al factor agua, pero el comienzo floral se adelantó con el mayor riego, mientras que la temperatura en dicho experimento duplicó la fracción reproductiva (con el mayor nivel). Estas respuestas opuestas entre los dos estudios para las fases fenológicas, pueden ser explicadas de la siguiente manera: el inicio floral se adelantó con el aumento de la temperatura en condiciones naturales, pero en condiciones controladas los dos niveles fueron muy elevados, por lo que se pudo haber alcanzado antes los requerimientos térmicos para la floración. En este contexto, el agua pasó a ser el factor limitante y

suficiente para marcar diferencias marcadas en el comienzo floral. Una vez comenzada la floración, las precipitaciones siguientes ayudaron a sostener en el tiempo la aparición de nuevas y efímeras flores (observación personal), lo que explicaría el retraso del fin y la extensión del largo reproductivo. Sin embargo, el riego no tuvo efecto sobre la producción de estructuras reproductivas (Figura 3.6).

4.3 Discusión final

En el experimento controlado no se encontró interacción entre los factores agua y temperatura, posiblemente debido a la relación negativa entre ellos (ejem., mayor temperatura, mayor evapotranspiración, menor disponibilidad de agua). El efecto combinado de los dos factores solo tuvo impacto cuando fueron comparados los dos grupos funcionales a los tratamientos extremos de temperatura y agua (combinación más estresante vs. más favorable). Estos resultados están acorde a la eficiencia en el uso del agua de cada tipo de metabolismo (C_3 y C_4): Las especies C_3 pudieron lograr una ventaja en el ATP menos requerido para fijar C cuando el agua no es limitante, pero pudieron verse más perjudicadas con estrés hídrico y térmico que incrementa la evapotranspiración y foto-respiración.

En situaciones naturales (capítulo II) el comienzo floral de las C_3 se retrasó con altas temperaturas, mientras que las C_4 adelantaron dicha fase y el largo del ciclo reproductivo se extendió en tres de las cuatro especies en años con temperaturas más elevadas. Bajo condiciones controladas (capítulo III) la temperatura no tuvo efecto sobre el ciclo reproductivo, y solo tuvo efecto sobre las dos especies C_4 que incrementaron la producción vegetativa (*E. retusa*) y la reproductiva (*S. condensatum*). Probablemente esta falta de respuestas a la temperatura se deba a que los dos niveles de temperatura estuvieron por encima de la ambiental 2,4 y 1,7 °C (para la menor y mayor temperatura respectivamente), afectando los rangos óptimos de crecimiento entre ambos grupos funcionales (Yu *et al.* 2010). La tasa fotosintética de las plantas C_3 alcanza el máximo a temperaturas moderadas (17-25 °C) y disminuye considerablemente al aumentar la temperatura, mientras que las plantas C_4 prosperan a más alta temperatura (rango óptimo 23-35 °C) y no varía demasiado a mayores temperaturas (Winslow *et al.* 2003).

En condiciones de campo (capítulo II) el factor agua (precipitaciones) tuvo bajo efecto sobre el ciclo reproductivo de las cuatro especies (Tabla 4.1). El comienzo floral solo se correlacionó (positivamente) en dos especies (*E. retusa* y *P. napostaense*), y la finalización y extensión del ciclo reproductivo (fin y largo) también se asoció en dos especies (*P. napostaense* y *S. condensatum*).

El experimento controlado permitió comprender mejor el efecto del agua sobre la fenología. En tres de las cuatro especies la mayor disponibilidad de agua incrementó la producción, adelantó el comienzo floral en todas las especies y en general extendió entre 15 y 30 días el ciclo reproductivo de las cuatro especies. La contundencia de las

respuestas de las especies a este factor en el experimento controlado y la menor respuesta a las precipitaciones, seguramente esté basado en el contraste de los dos niveles de riego aplicados en el experimento controlado para inducir diferencias en el ciclo reproductivo, mientras que en el observacional, la variabilidad interanual de las precipitaciones relajan esas diferencias.

4.4 Implicancias ecológicas y productivas

En este estudio las respuestas vegetativas no fueron analizadas debido a la falta de datos en la mayoría de los años. Sin embargo la reproducción de especies claves del pastizal siempre ha sido desestimada en estos sistemas ganaderos del semiárido, por no representar forrajimasa considerable, pero su entendimiento es fundamental para la conservación y sustentabilidad de estos ecosistemas como se vio en este trabajo.

La floración es una etapa crítica en los ciclos de vida de las plantas y biodiversidad de los ecosistemas. El cambio climático actual puede conducir a desfases en los tiempos de floración, comprometiendo la estabilidad de las poblaciones, e incluso la de las comunidades y procesos ecosistémicos si los cambios son muy marcados. Las sequías o lluvias extremas modificarían los periodos de solapamiento de las etapas reproductivas entre especies invernales y estivales, e incluso con especies anuales, debido a la extensión o contracción de los periodos reproductivos. Cambios en los solapamientos reproductivos pueden impactar las interacciones existentes entre las especies a través de cambios en la competencia por recursos como luz y nutrientes, entre otros (Sherry *et al.* 2007), repercutiendo finalmente sobre la estructura (Pruitt y Laurenroth 1998) y funcionalidad del ecosistema (McCarty 2001, Shuli *et al.* 2005). Otras implicancias ecológicas relacionadas a cambios fenológicos son los desfases entre la floración y la demanda por parte de mutualistas como los polinizadores (Aizen 2003, Kudo y Hirao 2006, Parmesan 2007, Aldridge *et al.* 2011) y controladores biológicos cuya supervivencia al nacer dependen de las flores más cercanas.

La respuesta de la producción aérea al agua siempre fue positiva pero no hubo diferencias significativas entre grupo funcional C₃ y C₄. Esto sugiere que otros mecanismos, además del metabolismo fotosintético, podrían ser determinantes en la tolerancia al estrés hídrico de estas especies. Entre estos mecanismos y estrategias podrían encontrarse la baja conductancia estomática (Gibson 2009) y el ajuste del potencial osmótico en situaciones de sequía (Morison y Gifford 1983). De este modo, otros tipos de clasificación podrían exhibir mejor las diferencias entre estas especies en su respuesta al estrés hídrico. Cornelissen y colaboradores (2003), por ejemplo, plantean una forma de clasificar gramíneas basado en caracteres de las hojas (área foliar específica, concentración

de nutrientes, esperanza de vida), características del tallo (densidad específica), y caracteres de las raíces (largo específico de las raíces y diámetros).

Las mejores alternativas que tenemos ante el cambio climático son adoptar prácticas tendientes a su mitigación, usando el conocimiento del funcionamiento de los sistemas biológicos e implementando herramientas basadas en estudios como los presentados en este trabajo, los cuales pueden servir de insumo para diseñar y prescribir normas de manejo en estos pastizales ante anomalías climáticas que pueden suceder en las próximas décadas. La planificación de rotaciones y descansos de los pastizales en momentos específicos aseguraría la floración, diseminación y por consiguiente la implantación de especies de alto valor forrajero. En el capítulo II se encontraron relaciones interesantes entre las especies y los factores climáticos más importantes, que pueden ayudar a diseñar con mayor precisión la elección de especies claves en cada potrero. Por ejemplo ante una sequía extrema se debería extender los descansos y/o modificar la rotación de potreros debido al atraso que ocurrirá en todas las fenofases reproductivas, según lo encontrado en Capítulo III (Figura 3.9). De este modo, es importante adecuar las prácticas de manejo considerando, grupos funcionales, producción vegetativa en respuesta a las precipitaciones, retrasos en la floración y diseminación ante sequías prolongadas, entre otras.

Asimismo es necesario continuar con estudios de este tipo que complementen lo observacional con lo experimental con el objetivo de ampliar las bases del conocimiento que permitan sustentar un manejo que compatibilice las necesidades de los productores con las necesidades de preservación de las funciones ecosistémicas. Experimentos que manipulan temperatura y agua para comprender el efecto de estos factores claves sobre pastizales templados arrojan diferentes resultados, probablemente debido a una gran variedad de metodologías utilizadas. Trabajos de colaboración basados en un conjunto de experimentos de bajo costo dispersos por el mundo con una metodología consistente, proporcionaría los datos necesarios para comprender mejor las respuestas de pastizales templados al cambio climático (White *et al.* 2012).

4.5 Futuras líneas de investigación:

Si bien la presente tesis ha realizado un importante avance en tratar de entender en qué medida la fenología es afectada por la disponibilidad hídrica y la temperatura en gramíneas con diferente metabolismo fotosintético C₃ y C₄, aún quedan por contestar muchas otras preguntas relacionadas con esta problemática.

- Respuestas fenológicas a cambios en la estacionalidad de las precipitaciones: Los grupos funcionales C₃ y C₄ difieren en sus vías fotosintéticas y en la estacionalidad de

crecimiento y reproducción. Por lo tanto, es esperable que también difieran en las respuestas a cambios en la

- estacionalidad de las precipitaciones. En este trabajo las plantas recibieron agua simulando sequía o alta disponibilidad de agua, pero respetando la estacionalidad que presenta el registro histórico de la región. Sin embargo, en los últimos años se observa un corrimiento de las precipitaciones desde la primavera hacia el otoño. Evaluar el efecto de este corrimiento de la estacionalidad de las precipitaciones sobre la fenológica de especies claves de los pastizales ayudaría a prever cambios futuros en las interacciones dentro de estos ecosistemas.
- Respuestas fenológicas a niveles de temperaturas por debajo de la actual temperatura ambiental: Nuestro trabajo evaluó, como la mayoría de los estudios que evalúan cambio climático, las respuestas fenológicas al aumento de las temperaturas. Sin embargo, existen casos específicos como los observados en nuestra región, donde el aumento de precipitaciones resulta en una disminución local de la temperatura. Es necesario evaluar también las respuestas de las especies a estos descensos de temperatura.
- Mayor número de especies: Este trabajo mostró que la identidad de las especies es muy importante en las respuestas productivas y fenológicas al clima (por p.ej., las especies difirieron en sus respuestas). Por lo tanto sería importante continuar evaluando otras especies del pastizal, para abarcar la variabilidad que presentan entre sí.
- Fenología de órganos subterráneos: En este trabajo se analizaron las respuestas productivas y fenológicas de la parte aérea de las plantas (hojas, tallos, inflorescencias). Sin embargo, la mayor parte de la producción primaria en sistemas semiáridos está dada por la producción de raíces, y esta puede presentar diferente estacionalidad y diferente respuesta a factores abióticos, que lo conocido para los órganos aéreos. Sería importante por lo tanto, examinar la fenología de los componentes subterráneos (principalmente raíces), sus controles climáticos, y su relación con la fenología de los órganos aéreos.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Abbot L., S. Pistorale y O. Filippini. 2007. Análisis de coeficientes de sendero para el rendimiento de semillas en *Bromus catharticus*. *Ciencia e Investigación Agraria*. **34**: 141-149.
- Aizen M.A. 2003. Influences of animal pollination and seed dispersal on winter flowering in temperate mistletoe. *Ecology*. **84**: 2613-2627.
- Aizen M.A. 2007. Enfoques en el estudio de la reproducción sexual de las plantas en ambientes alterados: limitaciones y perspectivas. *Ecología Austral*. **17**: 7-19.
- Aldridge G.D., W. Inouye, J.R.K. Forrest, W.A. Barr y A.J. Miller-Rushing. 2011. Emergence of a mid-season period of low floral resources in a montane meadow ecosystem associated with climate change. *Journal of Ecology* **99**: 905-913.
- Alward, R.D, J.K. Detling y D.G. Milchunas. 1999. Grassland vegetation changes and nocturnal global warming. *Science* **283**: 229-31.
- Anderson D.L. 1976. Observaciones fenológicas en la pastura natural del centro-este de la provincia de San Luis desde 1965 a 1986. Informe de plan de trabajo N° 10:0428. (Datos fenológicos no publicados).
- Anderson D.L., J.A. Del Águila y A.E. Bernardon. 1970. Las formaciones vegetales de la provincia de San Luis. *Rev. Inv. Agr., Serie Biológica y producción Vegetal*. **7**: 153-183.
- Antle J., M. Apps, R. Beamish, T. Chapin, W. Cramer, J. Frangi, J. Laine, L. Erda, J. Magnuson, I. Noble, J. Price, T. Prowse, T. Root, E. Schulze, O. Sirotenko, B. Sohngen y J. Soussana. 2001. Ecosystems and Their Goods and Services In: McCarthy J.J., Canziani O.F., Leary N.A., Dokken D.J. y White K.S. *Climate Change. 2001. Impacts, Adaptation, and Vulnerability Cambridge: Cambridge University Press. 235-342.*
- Archer S. 1996. Assessing and interpreting grass-woody plant dynamics. 101-134 *in* J. Hodgson and A. W. Illius, editors. *The ecology and management of grazing systems*. CAB International, Wallingford, UK.
- Badeck F.W., A. Bondeau, K. Bottcher, D. Doktor, W. Lucht, J. Schaber y S. Sitch. 2004. Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist*. **162**: 295-309.

- Cannell M.G.R. 1997. Spring phenology of trees and frost avoidance. *Weather*. **52**: 46-52.
- Chapin F.S. (III). 1993. Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. Pages 287-312 in J. R. Ehleringer, y C.B. Field, editors. *Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe*. Academic Press, San Diego.
- Chapin F.S. (III) y G.R. Shaver. 1996. Physiological and growth responses of arctic to a field experiment simulating climate change. *Ecology*. **77**: 822-840.
- Chapin F.S. (III), F. Stuart, P.A. Matson y P.M. Vitousek. 2012. Principles of terrestrial ecosystem ecology. *Springer*. 2nd ed., 529 p. Cap 9.
- Cleland E.E, N.R. Chiariello., S.R. Loarie, H.A. Mooney y C.B. Field. 2006. Diverse responses of phenology to global changes in a grassland ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **103**: 13740-13744.
- Cleland E.E., I. Chuine, A. Menzel, y H.A. Mooney. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology and Evolution*. **22**: 357-365.
- Cornelissen J.H.C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D.E. Gurvich, P.B. Reich, H. ter Steege, H.D. Morgan, M.G.A. van der Heijden, J.G. Pausas y H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*. **51**: 335-380.
- Crace S.C. y B.A. Logan 1996. Acclimation of Foliar Antioxidant Systems to Growth Irradiance in Three Broad-Leaved Evergreen Species. *Plant Physiology*. **112**: 1631-1640.
- Craine M.J., E.M. Wolkovich, E.G. Towne y S.W. Kembel. 2011. Flowering phenology as a functional trait in a tallgrass prairie. *New Phytologist*. **193**: 673-682.
- Demaría M.R., I. Aguado Suarez y D.F. Steinaker. 2008. Reemplazo y fragmentación pastizales pampeanos semiáridos en San Luis, Argentina. *Ecología Austral*. **18**: 55-70.
- Epstein H.E., R.A. Gill, J.M. Páuelo, W.K. Lauenroth, G.J. Jia, y I.C. Burke. 2002. The relative abundance of three plant functional types in temperate grasslands and shrublands of North and South America: Effects of projected climate change. *Journal of Biogeography*. **29**: 875-888.

- Fitter A.H., R.S. Fitter, I.T. Harris y M.H. Williamson 1995. Relationships between first flowering date and temperature in the flora of a locality in central England. *Functional Ecology*. **9**: 55-60.
- Fitter A.H. y R.S.R. Fitter. 2002. Rapid changes in flowering time in British plants. *Science*. **296**: 1689-1691.
- Gibson D.J. 2009. Grasses and Grassland Ecology. *Oxford University Press Inc.* Chapter 4: 58-68.
- Golluscio R.A., O.E. Sala, y W.K. Lauenroth. 1998. Differential use of large summer rainfall events by shrubs and grasses: a manipulative experiment in the Patagonian steppe. *Oecologia*. **115**: 17-25.
- Gordo O. y J.J. Sanz. 2010. Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems. *Global Change Biology*. **16**: 1082-1106.
- Hilu K. Biological basis for adaptation in grasses: An introduction. 1985. *Annual Missouri Botanical Garden*. **72**: 823-828.
- Hooper D., P.M. Vitousek 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*. **277**: 1302-05.
- Hovenden M.H., K.E. Wills, J.K. Vander Schoor, A.L. Williams y P.C.D. Newton. 2008. Flowering phenology in species-rich temperate grassland is sensitive to warming but not elevated CO₂. *New Phytologist*. **178**: 815-822.
- Huete A.R., K. Didan, Y.E. Shimabukuro, P. Ratana, S.R. Saleska, L.R. Hutya, W. Yang, R.R. Nemani, y R. Myneni. 2006. Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season *Geophysical Research Letter*. **33**: 1-4.
- Hughes L. 2000. Biological Consequences of Global Warming: Is the Signal Already Apparent? *Trends in Ecology and Evolution*. **15**: 56-61.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Climate Change. 2007. The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. New York: Cambridge University Press.
- Jackson M.T. 1966. Effects of Microclimate on Spring Flowering Phenology. *Ecology*. **47**: 407-415.
- Jackson R. B., M.J. Lechowicz, X. Li, y H.A. Mooney. 2001. Phenology, growth, and allocation in global terrestrial productivity. Pages 61-82 in J. Roy, B. Saugier and H. A. Mooney, editors. *Terrestrial Global Productivity: Past, present and future*. Academic Press, San Diego, USA.

- Jackson R.B., H.J. Schenk, E.G. Jobbágy, J. Canadell, G.D. Colello, R.E. Dickinson, T. Dunne, C.B. Field, P. Friedlingstein, M. Heimann, K. Hibbard, D.W. Kicklighter, A. Kleidon, R.P. Neilson, W.J. Parton, O.E. Sala, y M.T. Sykes. 2000. Belowground consequences of vegetation change and its treatment in models. *Ecological Applications*. **10**: 470-483.
- Jobbágy E.G. y O.E. Sala. 2000. Controls of grass and shrub production in the Patagonian steppe. *Ecological Applications*. **10**: 541-549.
- Khanduri V.P., C.M. Sharma y S.P. Singh. 2008. The effects of climate change on plant phenology. *Environmentalist*. **28**: 143-147.
- Kikvidze Z., C. Armas y F.I. Pugnaire. 2006. The effect of initial biomass in manipulative experiments on plants. *Functional Ecology*. **20**: 1-3.
- Kudo G. y A. S. Hirao. 2006. Habitat-specific responses in the flowering phenology and seed set of alpine plants to climate variation: implications for global-change impacts. *Population Ecology*. **48**: 49-58.
- Labraga J.C. 1998. Escenario de Cambio Climático para la Argentina. *Revista de Divulgación Científica y Tecnológica de la Asociación Ciencia Hoy*. **8**: 44.
- Lambers H., Chapin F.S. III, y Pons T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer, New York.
- Larcher W. 2000. Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. *Plant Biosystems*. **134**: 279-95.
- Lesica P. y P.M. Kittelson. 2010. Precipitation and temperature are associated with advanced flowering phenology in semi-arid grassland. *Journal of Arid Environments*. **74**: 1013-1017.
- Malamy J.E. 2005. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. *Plant, Cell and Environment*. **28**: 67-77.
- Marion G.M., G.H.R. Henry, y D.W. Freckman *et al.* 1997. Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. *Global Change Biology*. **3**: 20-32.
- McNaughton S.J., O.E. Sala, y M. Oesterheld. 1993. Comparative ecology of African and South American arid to subhumid ecosystems. En Goldblatt P (Ed.) *Biological Relationships between Africa and South America*. Yale University Press. New Haven, CT, EE.UU. pp. 548-567.
- McCarty J.P. 2001. Ecological consequences of climate change. *Conservation Biology*. **15**: 320-331.

- Menzel A. y Fabian, P. 1999. Growing Season Extended in Europe. *Nature*. **397**: 659.
- Menzel A. 2002. Phenology: its importance to the global change community. *Climatic Change*. **54**: 379-385.
- Menzel A., T.H. Sparks, N. Estrella, E. Koch, A. Aasa, R. Ahas, K. Alm-Kubler, P. Bissolli, O.G. Braslavskaja, A. Briede, *et al.* 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*. **12**: 1969-1976.
- Morison J.L. y R.M. Gifford. 1983. Stomatal Sensitivity to Carbon Dioxide and Humidity a comparison of two C₃ and two C₄ grass species. *Plant Physiology*. **71**: 789-796.
- Nuñez M.N., H.H. Ciapessoni, A. Rolla, E. Kalnay, y M. Cai. 2008. Impact of land use and precipitation changes on surface temperature trends in Argentina. *Journal of Geophysical Research*. **113**: 1-11.
- Oesterheld M., J. Loreti, M. Semmartin y O.E. Sala. 2001. Inter-Annual variation in primary production of a semi-arid grassland related to previous-year production. *Journal of vegetation Science*. **12**: 137-142.
- Osborne C.P. y L. Sack. 2012. Evolution of C₄ plants: a new hypothesis for an interaction of CO₂ and water relations mediated by plant hydraulics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. **367**: 583-600.
- Parmesan C y G.Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*. **421**: 37-42.
- Parmesan C. 2007. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*. **13**: 1860-1872.
- Paruelo J.M. y W.K Lauenroth. 1996. Relative abundance of plant functional types in grasslands and shrublands of North America. *Ecological Applications*. **6**: 1212-1224.
- Paruelo J.M., W.K. Laurenroth, I.C. Burke y O.E. Sala. 1999. Grassland precipitation-use efficiency varies across a resource gradient. *Ecosystems*. **2**: 64-68.
- Peñuelas J. y I. Filella. 2001. Phenology – responses to a warming world. *Science*. **294**: 793-795.
- Peñuelas J., C. Gordon, L. Llorens, T. Nielsen, A. Tietema, C. Beier, P. Bruna, B.

- Emmett, M. Estiarte y A. Gorissen. 2004. Nonintrusive field experiments show different plant responses to warming and drought among sites, seasons, and species in a north–south European gradient. *Ecosystems*. **7**: 598-612.
- Peñuelas J., I. Filella y P. Comas. 2002. Changed plants and animal cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology*. **8**: 531-544.
 - Price M.V. y N.M. Waser. 1998. Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in a subalpine meadow. *Ecology*. **79**: 1261-1271.
 - Root, T.J., J.T. Price, K.R. Hall, S.H. Schneider, C. Rosenzweig y J.A. Pounds. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*. **421**: 57-60.
 - Rosa E.B., C.A. Bianco, S.E. Mercado y E.G. Scappini. 2005. Poáceas de San Luis: Distribución e importancia económica. *Universidad Nacional de San Luis* **1**: 11-150.
 - Rustad L.E., J.L. Campbell, G.M. Marion, R.J. Norby, M.J. Mitchel, A.E. Hartley, J.H.C. Cornelissen y J. Gurevitch. 2001. A metaanalysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*. **126**: 543-62.
 - Sala O.E., W.J. Parton, W.K. Lauenroth y L.A. Joyce. 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*. **69**: 40-45.
 - Sherry R.A., X. Zhou, S. Gu, J.A. Arnone, D.S. Schimel, P.S. Verburg, L.L. Wallace e Y. Luo. 2007. Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. **104**: 198-202.
 - Shuli N., Y. Zhiyou, Z. Yanfang, L. Weixeing, Z. Lei, H. Jianhui y S. Wan. 2005. Photosynthetic responses of C₃ and C₄ species to seasonal water variability and competition. *Journal of Experimental Botany*. **56**: 2867-2876.
 - Shuli N., W. Liu y S. Wan. 2008. Different growth responses of C₃ and C₄ grasses to seasonal water and nitrogen regimes and competition in a pot experiment *Journal of Experimental Botany*. **59**: 1431-1439.
 - Sparks T.H., E.P. Jeffree y C.E. Jeffree. 2000. An examination of the relationship between flowering times and temperature at the national scale using long term phenological records from the UK. *International Journal of Biometeorology*. **44**: 82-87.
 - Steinaker D.F. y S.D. Wilson. 2008. Phenology of fine roots and leaves in forest and grassland. *Journal of Ecology*. **96**: 1222-1229.

- Verón S.R., M. Oesterheld y J.M. Paruelo. 2005. Production as a function of resource availability: slopes and efficiencies are different. *Journal of Vegetation Science*. **16**: 351-354.
- Wan, S., R.J. Norby, K.S. Pregitzer, J. Ledford, y E.G. O'Neill. 2004. CO₂ enrichment and warming of the atmosphere enhance both productivity and mortality of maple tree fine roots. *New Phytologist*. **162**: 437-446.
- Ward J.K., A.D Meyers y R.B. Thomas. 2008. Physiological and growth response of C₃ y and C₄ plants to reduced temperature when grown at low CO₂ of the last ice Age. *Journal Integrative Plant Biology*. **50** (11): 1388-1395.
- Webb, W.L., S.R. Szarek, W.K. Lauenroth, y P.S. Kinerson. 1983. Primary production and abiotic controls in forests, grasslands, and desert ecosystems in the United States. *Ecology*. **64**: 134-151.
- White S.R., C.N. Cameron, L.H. Fraser y J.F. Cahill, Jr. 2012. Climate change experiments in temperate grasslands: synthesis and future directions. *Biology Letters*. **8**: 484-487.
- Winslow J.C., E.R. Hunt Jr. y S.C. Piper. 2003. The influence of seasonal water availability on global C₃ versus C₄ grassland biomass and its implications for climate change research. *Ecological modeling*. **163**: 153-173.
- Yahdjian L. y O.E. Sala. 2002. A rainout shelter design for intercepting different amounts of rainfall. *Oecologia*. **133**: 95-101.
- Yahdjian L. y O.E. Sala. 2006. Vegetation structure constrains primary production response to water availability in the Patagonian steppe. *Ecology*. **87**: 952-962.
- Yahdjian L. y O.E. Sala. 2008. Climate change impacts on South American Rangelands. *Rangelands*. **30**: 33-39.
- Yu H., E. Luedeling y J. Xu. 2010. Winter and spring warming result in delayed spring phenology on the Tibetan Plateau. *Ecology*. **107**: 22151-22156.

Tabla 2.8: Correlaciones (Pearson) y probabilidades (*en cursiva*) entre el inicio, fin y largo del ciclo reproductivo y las precipitaciones mensuales, bimensuales y estacionales para los 12 años. Ref.; Rango: fechas extremos para cada fenofase. Celdas oscuras correlaciones estadísticamente significativas Pip Nap: *Piptochaetium napostaense*, Poa Lig: *Poa ligularis*, Eus Ret: *Eustachys retusa*, Sch Con: *Schizachyrium condensatum*.

GF	Especie	Rango	Mensual												Bimensual				Estacional				
		(fecha)	ppJun	ppJul	ppAgo	ppSep	ppOct	ppNov	ppDic	ppEne	ppFeb	ppMar	ppAbr	Pjul-ago	Pag-sep	Psep-oct	Poct-nov	Pnov-dic	PIInv	PPri	PVer	POTñ	
C3	PipNap	(fecha)																					
	Inicio	1/oct-1/nov	0,17	-0,61	0,07	0,02	-0,14							-0,56	0,05	-0,09	-0,31	0,37	-0,50	0,45			
			<i>0,590</i>	0,037	<i>0,823</i>	<i>0,961</i>	<i>0,665</i>							<i>0,060</i>	<i>0,867</i>	<i>0,776</i>	<i>0,331</i>	<i>0,231</i>	<i>0,096</i>	<i>0,145</i>			
	Fin	1/dic-12/mrz	0,62	-0,03	-0,15	-0,09	0,67	-0,59	-0,14	0,12	-0,08	0,33		-0,08	-0,15	0,43	-0,01	-0,52	-0,11	-0,22	0,06	-0,45	
			<i>0,033</i>	<i>0,918</i>	<i>0,644</i>	<i>0,790</i>	0,018	0,045	<i>0,666</i>	<i>0,707</i>	<i>0,814</i>	<i>0,329</i>		<i>0,806</i>	<i>0,632</i>	<i>0,164</i>	<i>0,988</i>	<i>0,082</i>	<i>0,726</i>	<i>0,489</i>	<i>0,845</i>	<i>0,166</i>	
	Largo	1/oct-12/mrz	0,55	0,24	-0,19	-0,10	0,74	-0,50	-0,37	0,22	0,03	0,26		0,18	-0,18	0,48	0,14	-0,70	0,12	-0,43	0,17	-0,01	
			<i>0,066</i>	<i>0,444</i>	<i>0,564</i>	<i>0,769</i>	0,006	<i>0,101</i>	<i>0,233</i>	<i>0,484</i>	<i>0,918</i>	<i>0,441</i>		<i>0,586</i>	<i>0,571</i>	<i>0,115</i>	<i>0,672</i>	<i>0,011</i>	<i>0,720</i>	<i>0,162</i>	<i>0,598</i>	<i>0,989</i>	
	PoaLig	(fecha)																					
	Inicio	1/oct-1/nov	0,15	-0,40	-0,11	-0,34	0,28								-0,38	-0,36	-0,09	-0,14	0,16	-0,57	0,44		
			<i>0,650</i>	<i>0,222</i>	<i>0,739</i>	<i>0,310</i>	<i>0,404</i>							<i>0,256</i>	<i>0,284</i>	<i>0,794</i>	<i>0,691</i>	<i>0,644</i>	<i>0,065</i>	<i>0,172</i>			
	Fin	15/dic-1/mrz	0,10	-0,37	-0,05	0,17	-0,04	-0,40	0,26	-0,11	-0,38			-0,31	0,13	0,13	-0,42	-0,01	-0,13	-0,04	-0,34	-0,42	
			<i>0,780</i>	<i>0,268</i>	<i>0,878</i>	<i>0,617</i>	<i>0,916</i>	<i>0,218</i>	<i>0,448</i>	<i>0,756</i>	<i>0,254</i>			<i>0,348</i>	<i>0,711</i>	<i>0,714</i>	<i>0,203</i>	<i>0,986</i>	<i>0,694</i>	<i>0,914</i>	<i>0,308</i>	<i>0,226</i>	
Largo	1/oct-1/mrz	0,02	-0,18	0,01	0,38	-0,20	-0,24	0,06	0,06	-0,42			-0,13	0,34	0,19	-0,38	-0,10	0,17	-0,29	-0,32	-0,05		
		<i>0,958</i>	<i>0,601</i>	<i>0,987</i>	<i>0,255</i>	<i>0,562</i>	<i>0,485</i>	<i>0,860</i>	<i>0,851</i>	<i>0,198</i>			<i>0,694</i>	<i>0,310</i>	<i>0,581</i>	<i>0,248</i>	<i>0,781</i>	<i>0,608</i>	<i>0,389</i>	<i>0,336</i>	<i>0,889</i>		
C4	EusRet	(fecha)																					
	Inicio	15/oct-15/ene	-0,71	-0,16	-0,04	-0,06	0,00	0,19	-0,01	-0,74				-0,17	-0,07	-0,06	0,16	0,11	-0,18	0,16			
			0,010	<i>0,610</i>	<i>0,906</i>	<i>0,862</i>	<i>0,991</i>	<i>0,561</i>	<i>0,969</i>	0,006				<i>0,593</i>	<i>0,820</i>	<i>0,866</i>	<i>0,620</i>	<i>0,739</i>	<i>0,568</i>	<i>0,621</i>			
	Fin	1/mrz-1/jun	0,29	-0,09	-0,15	-0,03	-0,20	0,14	-0,16	0,56	-0,11	-0,07	0,05	-0,14	-0,10	-0,16	-0,03	-0,07	-0,13	-0,27	0,25	0,19	
			<i>0,363</i>	<i>0,781</i>	<i>0,645</i>	<i>0,937</i>	<i>0,542</i>	<i>0,659</i>	<i>0,619</i>	<i>0,061</i>	<i>0,724</i>	<i>0,838</i>	<i>0,882</i>	<i>0,676</i>	<i>0,759</i>	<i>0,609</i>	<i>0,937</i>	<i>0,827</i>	<i>0,685</i>	<i>0,394</i>	<i>0,434</i>	<i>0,568</i>	
	Largo	15/oct-1/jun	0,61	0,04	-0,08	0,02	-0,13	-0,02	-0,10	0,81	-0,02	-0,30	0,02	0,01	-0,02	-0,08	-0,11	-0,11	0,02	-0,27	0,39	0,18	
			0,036	<i>0,909</i>	<i>0,814</i>	<i>0,961</i>	<i>0,693</i>	<i>0,962</i>	<i>0,760</i>	0,002	<i>0,942</i>	<i>0,366</i>	<i>0,965</i>	<i>0,971</i>	<i>0,944</i>	<i>0,813</i>	<i>0,732</i>	<i>0,733</i>	<i>0,949</i>	<i>0,390</i>	<i>0,212</i>	<i>0,590</i>	
	SchCon	(fecha)																					
	Inicio	13/nov-15/ene	0,05	-0,17	-0,06	0,17	-0,29	0,48	-0,31	-0,06					-0,19	0,12	-0,07	0,20	-0,01	-0,09	-0,26		
			<i>0,867</i>	<i>0,591</i>	<i>0,863</i>	<i>0,592</i>	<i>0,370</i>	<i>0,117</i>	<i>0,324</i>	<i>0,860</i>					<i>0,558</i>	<i>0,712</i>	<i>0,828</i>	<i>0,531</i>	<i>0,969</i>	<i>0,782</i>	<i>0,420</i>		
	Fin	1/mrz-15/jun	0,39	-0,38	-0,32	-0,19	-0,14	-0,27	0,29	0,58	0,003	-0,04	-0,20	-0,46	-0,34	-0,26	-0,36	0,12	-0,51	0,07	0,35	-0,21	
			<i>0,216</i>	<i>0,229</i>	<i>0,319</i>	<i>0,556</i>	<i>0,662</i>	<i>0,389</i>	<i>0,355</i>	0,049	<i>0,991</i>	<i>0,907</i>	<i>0,537</i>	<i>0,132</i>	<i>0,284</i>	<i>0,408</i>	<i>0,248</i>	<i>0,706</i>	<i>0,092</i>	<i>0,839</i>	<i>0,269</i>	<i>0,514</i>	
Largo	13/nov-15/jun	0,32	-0,25	-0,26	-0,26	0,02	-0,50	0,43	0,56	0,39	0,06	-0,14	-0,32	-0,37	-0,21	-0,44	0,12	-0,42	0,20	0,63	-0,24		
		<i>0,317</i>	<i>0,426</i>	<i>0,415</i>	<i>0,407</i>	<i>0,950</i>	<i>0,096</i>	<i>0,160</i>	<i>0,058</i>	<i>0,211</i>	<i>0,857</i>	<i>0,663</i>	<i>0,305</i>	<i>0,234</i>	<i>0,523</i>	<i>0,155</i>	<i>0,714</i>	<i>0,175</i>	<i>0,543</i>	0,028	<i>0,453</i>		