

## Capacidad competitiva y tolerancia a la defoliación en *Stipa clarazii*, *Stipa tenuis* y *Stipa ambigua* (Con 7 Tablas y 4 Figuras)

*Competitive ability and defoliation tolerance in Stipa clarazii, Stipa tenuis y Stipa ambigua*  
(With 7 Tables & 4 Figures)

### Tesis | *Thesis*

**Autora:** Carolina Saint Pierre

**Director:** Carlos Alberto Busso.

**Centro:** Dpto. Agronomía-CERZOS, Universidad Nacional del Sur.

**Fecha de defensa:** Junio 2002

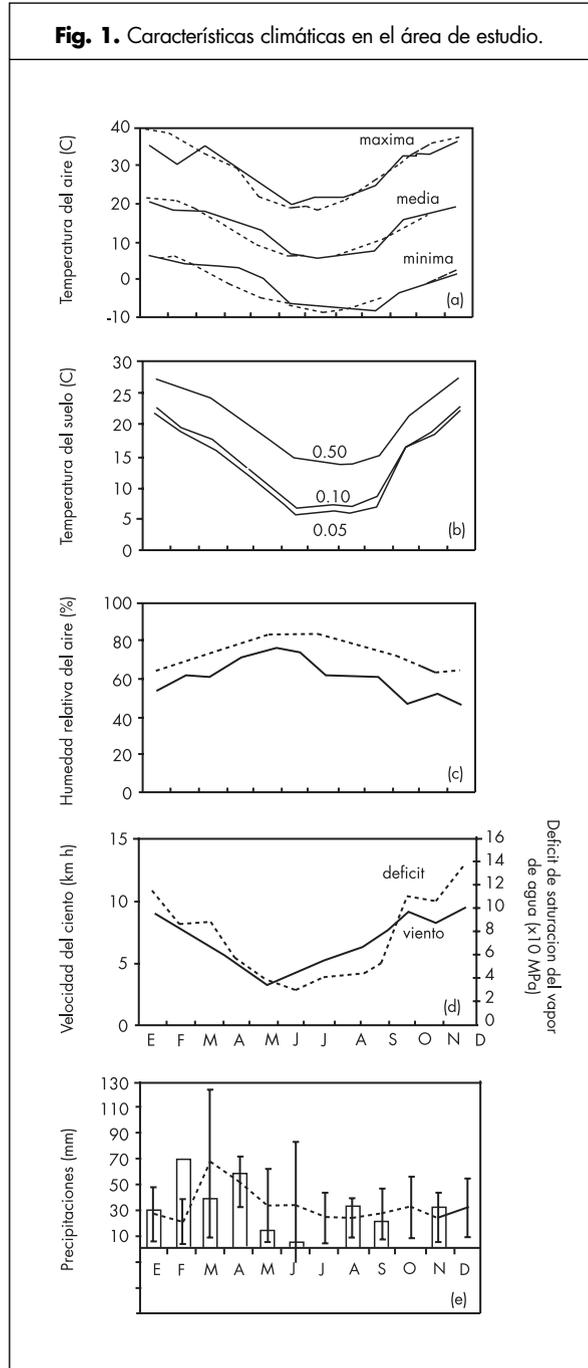
Mayores valores de tasas de crecimiento, capacidad de proliferación radical, densidad de longitud de raíces y capacidad de absorción de nutrientes se han asociado con un aumento en la adquisición de nutrientes en las gramíneas perennes, y contribuirían por ello a su capacidad competitiva y tolerancia a la defoliación (Bedunah y Sosbee, 1995).

Moretto y Distel (1999) demostraron una mayor capacidad competitiva en *Stipa clarazii* que en *S. tenuis* (ambas especies de gramíneas perennes palatables) y varias especies de gramíneas perennes no palatables (ej. *S. gynerioides*, *S. trychotoma*). Estas especies son abundantes en los pastizales templados semiáridos del centro de Argentina (Cano, 1988). Sin embargo, los mecanismos involucrados en determinar esa mayor capacidad competitiva en *S. clarazii* con respecto a las otras especies permanecen inexplorados. Es por esto que los objetivos de esta tesis fueron obtener una medida directa de la capacidad competitiva y de la tolerancia a la defoliación en *S. clarazii*, *S. tenuis*, y *S. ambigua* (especie no palatable), y de los mecanismos que contribuyen a determinarlas. Las evaluaciones se efectuaron en estas tres especies de gramíneas perennes luego de exponer a plantas aisladas o conformando distintos vecindarios [(1) planta central de *S. clarazii* rodeada de vecinos de *S. ambigua*; (2) planta central de *S. tenuis* rodeada de vecinos de *S. ambigua*; (3) planta central de *S. clarazii* rodeada de vecinos de *S. tenuis*; (4) planta central de *S. tenuis* rodeada de vecinos de *S. clarazii*] a distintas frecuencias y modelos de defoliación [(1) la planta central y los vecinos sin defoliar (control); (2) sólo la planta central, pero no los vecinos, defoliada (3) la planta central y los vecinos defoliados]. Las defoliaciones se realizaron a 5 cm de altura el 19 de septiembre (los meristemas apicales no fueron removidos) y el 12 de octubre (los meristemas apicales, ya diferenciados en reproductivos, fueron removidos). La vegetación circundante fue cortada y mantenida a 5 cm de altura, en un radio de 1,5 m desde

la planta central, para reducir los efectos de competencia durante la investigación. Se usaron 6 repeticiones por tratamiento, demarcándose en consecuencia 72 vecindarios (3 modelos de defoliación x 4 vecindarios x 6 repeticiones por tratamiento). En cada vecindario se marcaron con estacas la planta central (PC) y sus cinco vecinos más cercanos (V1-V5), determinándose la circunferencia basal y el número total de macollas en cada una de las plantas. Se identificó como V1 al individuo más cercano a la planta central, y el resto de los vecinos se marcaron en el sentido de las agujas del reloj desde V2 a V5. Estos estudios fueron conducidos al Sur de la Provincia de Buenos Aires dentro de la Provincia Fitogeográfica del Monte (40° 39' S, 62° 54' O, Fig. 1).

Se planteó como primera hipótesis de trabajo una mayor capacidad competitiva, determinada por una mayor absorción de <sup>15</sup>N, en *S. clarazii* que en *S. tenuis* y *S. ambigua*, cuando las plantas no fueran defoliadas o fueran expuestas a una intensidad similar de defoliación. Además, dado que mayores valores de capacidad de proliferación radical, densidad de longitud de raíces, tasa de absorción de nutrientes y/o colonización por micorrizas arbusculares vesiculares pueden aumentar la adquisición de nutrientes en las gramíneas perennes contribuyendo a su capacidad competitiva, se planteó como segunda hipótesis que estos

**Fig. 1.** Características climáticas en el área de estudio.



parámetros serían mayores en *S. clarazii* que en las otras dos especies, en plantas no defoliadas o bajo un mismo tratamiento de defoliación.

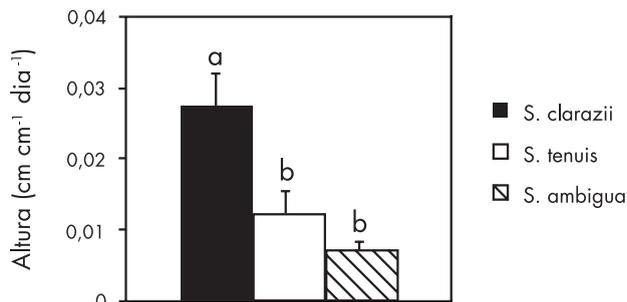
Hacia el final del estudio, la cantidad de rebrote en plantas que crecieron sin vecinos cercanos fue mayor en *S. clarazii* que en *S. tenuis* y *S. ambigua* (Tabla 1). Mayores tasas relativas de crecimiento en altura de las macollas (Fig. 2), tasas de producción de materia seca (Tabla 2), y una mayor producción de macollas hijas en *S. clarazii* que en las otras dos especies (Tabla 2) contribuyeron a explicar esta respuesta. Resultados similares se obtuvieron cuando la producción de materia seca fue evaluada en los distintos vecindarios y bajo los diferentes modelos de defoliación (Fig. 3).

**Tabla 1.** Producción de materia seca [rebrote (g cm<sup>-2</sup>)] en *S. clarazii*, *S. tenuis* y *S. ambigua*, en plantas defoliadas sin vecinos cercanos, para la primer, segunda y tercer fecha de muestreo.

	Materia seca del rebrote (g cm <sup>-2</sup> )		
	26 septiembre	23 octubre	4 diciembre
<i>S. clarazii</i>	+0,001 ± 0,0004 a	0,009 ± 0,0036 a	0,042 ± 0,0159 a
<i>S. tenuis</i>	0,003 ± 0,0011 a	0,002 ± 0,0007 b	0,019 ± 0,0085 a
<i>S. ambigua</i>	0,003 ± 0,0010 a	0,001 ± 0,0003 b	0,010 ± 0,0051 a

<sup>+</sup>Media ± 1 error estándar (n = 4). Las medias dentro de una misma columna seguidas por letras distintas son estadísticamente diferentes (p < 0,05).

**Fig. 2.** Tasas relativas de crecimiento en altura de macollas de plantas defoliadas de *S. clarazii*, *S. tenuis* y *S. ambigua* durante el período comprendido entre el 9 de noviembre y el 4 de diciembre de 1998. Las plantas crecieron sin vecinos cercanos. Cada barra es la media ± 1 error estándar de n = 4. Letras distintas indican diferencias significativas (p < 0,05).

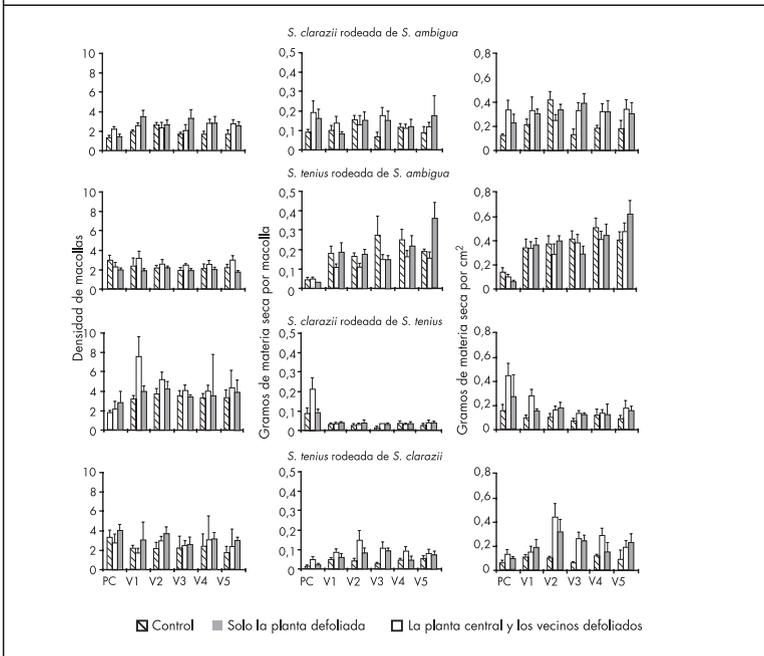


**Tabla 2.** Tasas de producción de materia seca (rebrote, g cm<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup>) promedio para las 3 fechas de muestreo (26 Sept., 23 Oct. y 4 Dic.) en plantas defoliadas de *S. clarazii*, *S. tenuis* y *S. ambigua*, y número de macollas hijas por macolla progenitora en plantas de las 3 especies que crecieron sin vecinos cercanos.

	<i>S. clarazii</i>	<i>S. tenuis</i>	<i>S. ambigua</i>
<b>Número de macollas hijas</b>			
No defoliadas	+2,25 ± 0,28 a	0,62 ± 0,24 b	0,44 ± 0,22 b
Defoliadas	1,75 ± 0,41 a	0,94 ± 0,29 a	1,31 ± 0,38 a
Tasa de producción de materia seca	0,0172 ± 0,0052 a	0,0075 ± 0,0021 b	0,0051 ± 0,0018 b

+ Media ± 1 error estándar (n = 12-16). Las medias dentro de una misma fila seguidas por letras distintas son estadísticamente diferentes (p<0,05).

**Fig. 3.** Densidad de macollas (número cm<sup>-2</sup>), y producción de materia seca total por macolla o por cm<sup>2</sup> de área basal en plantas de *S. clarazii*, *S. tenuis* y *S. ambigua* bajo diferentes modelos de defoliación (todas las plantas sin defoliar: control; sólo la planta central defoliada; la planta central y los vecinos defoliados) en distintos vecindarios. En cada cuadro, la planta central (PC) estuvo rodeada de 5 vecinos (V) de otra especie; el V1 es siempre el más cercano a la planta central. Cada barra es la media + 1 error estándar (n= 6).



La proliferación de raíces fue similar o mayor en plantas de *S. clarazii* que en plantas de *S. tenuis* y *S. ambigua* (Tabla 3). Asimismo, las plantas defoliadas presentaron valores semejantes ( $p > 0,30$ ) de densidad de longitud de raíces que las plantas no defoliadas en las tres especies (Tabla 4). Las relaciones positivas entre la densidad de longitud de raíces y la producción de materia seca, y entre la densidad de longitud de raíces y las concentraciones de N y P en *S. clarazii*, *S. tenuis* y *S. ambigua* (Fig. 4) sugieren que la actividad radical debe ser mantenida luego de la defoliación en estas especies.

**Tabla 3.** Longitud de raíz por macolla verde y por unidad de área basal, y peso seco de la materia orgánica radical libre de cenizas por macolla verde y por unidad de área basal en plantas defoliadas y no defoliadas de *S. clarazii*, *S. tenuis* y *S. ambigua*. El crecimiento radical ocurrió durante el período comprendido entre el 17 de septiembre y el 7 de octubre (las plantas fueron defoliadas el 17 de septiembre) y entre el 17 de septiembre y el 7 de diciembre (las plantas fueron defoliadas el 17 de septiembre y el 12 de octubre). Cada valor es la media de  $n = 6$ .

		17 sept. - 7 oct.			sept 17. - 7 dic.		
		<i>S. clarazii</i>	<i>S. tenuis</i>	<i>S. ambigua</i>	<i>S. clarazii</i>	<i>S. tenuis</i>	<i>S. ambigua</i>
Longitud de raíz por macolla verde	No defoliadas	+208,74 <sup>ab</sup>	42,46 <sup>b</sup>	29,40 <sup>c</sup>	264,42 <sup>a</sup>	13,34 <sup>b</sup>	17,34 <sup>b</sup>
	Defoliadas	141,47 <sup>a</sup>	72,26 <sup>b</sup>	45,82 <sup>c</sup>	305,58 <sup>a</sup>	60,40 <sup>b</sup>	20,35 <sup>b</sup>
Longitud de raíz por unidad de área basal	No defoliadas	*182,06 <sup>a</sup>	113,38 <sup>a</sup>	42,94 <sup>b</sup>	141,55 <sup>a</sup>	27,44 <sup>b</sup>	15,86 <sup>b</sup>
	Defoliadas	108,79 <sup>a</sup>	143,07 <sup>a</sup>	92,10 <sup>a</sup>	249,45 <sup>a</sup>	107,28 <sup>b</sup>	27,01 <sup>c</sup>
Peso seco por macolla verde	No defoliadas	++0,0328 <sup>a</sup>	0,0081 <sup>b</sup>	0,0060 <sup>b</sup>	0,0250 <sup>a</sup>	0,0013 <sup>b</sup>	0,0027 <sup>b</sup>
	Defoliadas	0,0227 <sup>a</sup>	0,0086 <sup>b</sup>	0,0081 <sup>b</sup>	0,0259 <sup>a</sup>	0,0058 <sup>b</sup>	0,0029 <sup>b</sup>
Peso seco por unidad de área basal	No defoliadas	**0,0347 <sup>a</sup>	0,0225 <sup>a</sup>	0,0089 <sup>a</sup>	0,0136 <sup>a</sup>	0,0024 <sup>b</sup>	0,0027 <sup>b</sup>
	Defoliadas	0,0189 <sup>a</sup>	0,0187 <sup>a</sup>	0,0159 <sup>a</sup>	0,0302 <sup>a</sup>	0,0103 <sup>b</sup>	0,0040 <sup>c</sup>

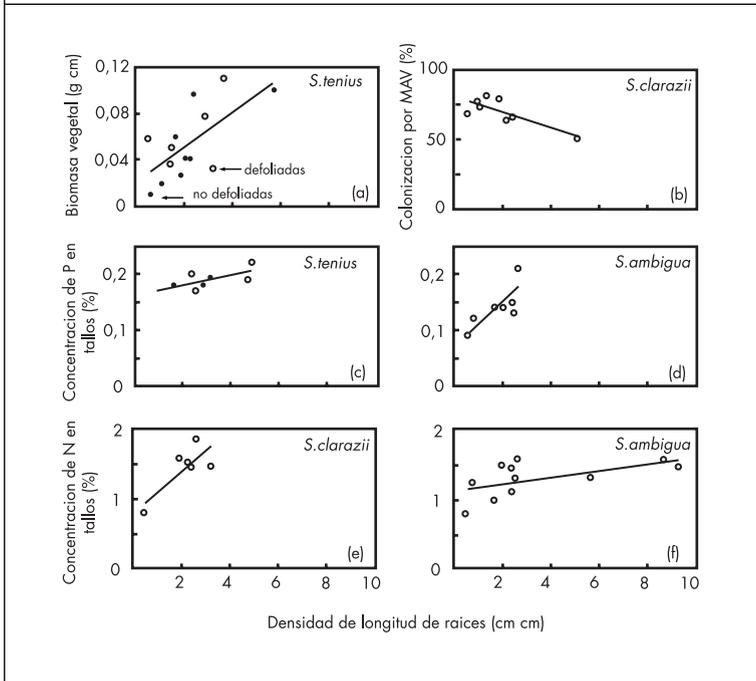
+cm macolla verde<sup>-1</sup>; ++g macolla verde<sup>-1</sup>, \*cm cm<sup>-2</sup>; \*\*g cm<sup>-2</sup>  
<sup>b</sup> En una misma fila, letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre especies dentro de cada fecha de muestreo.

**Tabla 4.** Densidad de longitud de raíces de plantas defoliadas y no defoliadas de *S. clarazii*, *S. tenuis* y *S. ambigua* en las fechas muestreadas.

Densidad de longitud de raíces (cm cm <sup>-3</sup> )	26 de septiembre		23 de octubre		4 de diciembre	
	No defoliadas	Defoliadas	No defoliadas	Defoliadas	No defoliadas	Defoliadas
<b><i>S. clarazii</i></b>	1,82 ± 0,30 <sup>a</sup>	2,57 ± 0,27 <sup>a</sup>	2,47 ± 0,86 <sup>a</sup>	1,82 ± 0,30 <sup>a</sup>	3,22 ± 1,24 <sup>a</sup>	2,34 ± 0,93 <sup>a</sup>
<b><i>S. tenuis</i></b>	2,20 ± 0,50 <sup>a</sup>	3,68 ± 0,68 <sup>a</sup>	2,76 ± 1,02 <sup>a</sup>	2,20 ± 0,50 <sup>a</sup>	1,71 ± 0,38 <sup>a</sup>	1,90 ± 0,65 <sup>a</sup>
<b><i>S. ambigua</i></b>	2,16 ± 0,31 <sup>a</sup>	2,40 ± 0,23 <sup>a</sup>	2,61 ± 0,80 <sup>a</sup>	2,16 ± 0,31 <sup>a</sup>	3,76 ± 1,06 <sup>a</sup>	7,94 ± 0,80 <sup>a</sup>

+ Media ± 1 error estándar ( $n = 4$ ). Las medias dentro de una misma fila seguidas por letras distintas son estadísticamente diferentes ( $p < 0,05$ ).

**Fig. 4.** Relaciones observadas entre la densidad de longitud de raíces y (a) el total de materia seca producido en plantas defoliadas y no defoliadas de *S. tenuis*, cuando las plantas sometidas al tratamiento de corte fueron defoliadas en dos oportunidades; (b) la concentración de P en tejidos de plantas de *S. tenuis* que no fueron defoliadas o que fueron defoliadas en una oportunidad; (d) la concentración de P en tejidos de plantas defoliadas de *S. ambigua*; (d) y (e) la concentración de N en tejidos de plantas defoliadas de *S. clarazii* y *S. ambigua*, respectivamente.



La cantidad total de  $^{15}\text{N}$  absorbida desde la aplicación del isótopo hasta la finalización del período de estudio fue similar o mayor en *S. clarazii* que en *S. tenuis* o *S. ambigua* independientemente del vecindario y del modelo de defoliación (Tabla 5). Además, en los rebrotes de *S. clarazii* se observó un mayor contenido de  $^{15}\text{N}$  que en los rebrotes de las otras dos especies, aunque sólo se detectaron diferencias significativas cuando las plantas de *S. tenuis* estuvieron rodeadas de plantas de *S. clarazii* (Tabla 6). Esto sugiere que *S. clarazii* es un competidor superior comparado con *S. tenuis* o *S. ambigua*. Dado que la absorción de nutrientes está directamente relacionada con la tasa de crecimiento, la mayor tolerancia a la defoliación en *S. clarazii* podría ser parcialmente explicada por su mayor capacidad competitiva.

**Tabla 5.** Contenido de átomos de  $^{15}\text{N}$  en exceso en la biomasa aérea en plantas de *S. clarazii*, *S. tenuis* y *S. ambigua* bajo diferentes modelos de defoliación (todas las plantas sin defoliar; sólo la planta central defoliada; la planta central y los vecinos defoliados) en distintos vecindarios al final de la estación de crecimiento. Cada valor es la media de  $n = 6$ .

Vecindario	Contenido de átomos de $^{15}\text{N}$ en exceso ( $\text{mg cm}^{-2}$ área basal)		
	Planta central y vecinos sin defoliar	Planta central defoliada y vecinos sin defoliar	Planta central y vecinos defoliados
<b><i>S. clarazii</i></b> (planta central)	0,0807 *a, **ab	0,1318 a, a	0,0382 a, b
<b><i>S. ambigua</i></b> (vecino más cercano)	0,0318 b, a	0,0899 a, b	0,0286 a, a
<b><i>S. tenuis</i></b> (planta central)	0,0405 a, a	0,0113 a, a	0,0122 a, a
<b><i>S. ambigua</i></b> (vecino más cercano)	0,0604 a, a	0,0566 b, a	0,0221 a, a
<b><i>S. clarazii</i></b> (planta central)	0,0995 a, a	0,1772 a, a	0,1257 a, a
<b><i>S. tenuis</i></b> (vecino más cercano)	0,0494 a, a	0,1955 a, b	0,0402 b, a
<b><i>S. tenuis</i></b> (planta central)	0,1018 a, a	0,0696 a, a	0,0642 a, a
<b><i>S. clarazii</i></b> (vecino más cercano)	0,1668 a, a	0,1333 a, a	0,2186 b, a

\* En una misma columna y vecindario, letras diferentes a la izquierda de la coma indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre especies dentro de cada modelo de defoliación.  
\*\* En una misma fila, letras diferentes a la derecha de la coma indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre modelos de defoliación dentro de cada especie.

*S. clarazii* tuvo una similar o mayor tasa de absorción de N que *S. tenuis* y *S. ambigua* en soluciones marcadas de  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  con 10, 25 y 50 ppm de  $\text{NH}_4^+$ , resultado que confirma la relación positiva entre la capacidad competitiva y la tasa de absorción de N (Tabla 7). Las plantas defoliadas de las tres especies tuvieron similares tasas de absorción de N que las plantas no defoliadas. El aumento observado en la tasa de absorción de N al aumentar la concentración de  $\text{NH}_4^+$  en la solución marcada para las tres especies estudiadas (Tabla 7), demuestra la capacidad del sistema radical para aumentar la absorción de nutrientes durante períodos de alta disponibilidad de recursos. Este resultado indicaría además que una cinética de absorción eficiente es un importante componente para la adquisición de nutrientes en plantas de *S. clarazii*, *S. tenuis* y *S. ambigua*.

**Tabla 6.** Contenido de átomos de  $^{15}\text{N}$  en exceso en la biomasa aérea (rebrote) de vecindarios de *S. clarazii*, *S. tenuis* y *S. ambigua* en los que la planta central (PC) y su vecina más cercana (V1) fueron defoliadas. Los períodos de rebrote considerados fueron del 19 de sept. al 12 de oct. y del 12 de oct. al 22 de nov. Cada valor es la media de n=6

Período de rebrote	Vecindario	Contenido $^{15}\text{N}$ ( $\text{mg cm}^{-2}$ área basal)
<b>19 septiembre - 12 octubre</b>	<i>S. clarazii</i> (PC)	0,006 a
	<i>S. ambigua</i> (V1)	0,003 a
	<i>S. tenuis</i> (PC)	0,002 a
	<i>S. ambigua</i> (V1)	0,002 a
	<i>S. clarazii</i> (PC)	0,009 a
	<i>S. tenuis</i> (V1)	0,007 a
	<i>S. tenuis</i> (PC)	0,014 a
	<i>S. clarazii</i> (V1)	0,020 a
<b>12 octubre - 22 noviembre</b>	<i>S. clarazii</i> (PC)	0,019 a
	<i>S. ambigua</i> (V1)	0,011 a
	<i>S. tenuis</i> (PC)	0,004 a
	<i>S. ambigua</i> (V1)	0,011 a
	<i>S. clarazii</i> (PC)	0,069 a
	<i>S. tenuis</i> (V1)	0,016 a
	<i>S. tenuis</i> (PC)	0,023 a
	<i>S. clarazii</i> (V1)	0,113 b

\* En una misma columna y vecindario, letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre especies dentro de cada período de rebrote.

Los resultados de esta tesis resaltan la importancia de los mecanismos de adquisición de recursos del suelo como determinantes de las relaciones competitivas entre especies de gramíneas perennes de los pastizales naturales de la región semiárida del centro-sur de Argentina.

**Tabla 7.** Tasa de absorción de N, en plantas de *S. clarazii*, *S. tenuis* y *S. ambigua* durante sept-dic 1998.

	26 de septiembre					23 de octubre					4 de diciembre				
	10 ppm	25 ppm	50 ppm	10 ppm	25 ppm	50 ppm	10 ppm	25 ppm	50 ppm	10 ppm	25 ppm	50 ppm	10 ppm	25 ppm	50 ppm
		+57,77 a*, a**	89,77 a, ab	194,39 a, b	46,67 a, a	63,06 abc, a	100,88 a, b	62,72 a, a	63,31 a, a	73,36 a, a	37,57 ab, a	54,72 a, b	77,80 a, c	36,44 ab, a	49,87 a, a
<b>S. clarazii</b>															
	57,27 a, a	75,49 a, a	131,97 ab, b	50,66 a, a	94,75 a, a	84,89 a, a	46,80 a, a	67,04 abc, ab	88,30 a, b	87,50 a, b	74,50 a, b	53,15 a, a	39,66 c, a	60,14 a, a	54,01 b, a
<b>S. tenuis</b>															
	57,69 a, a	82,15 a, a	97,13 b, a	54,26 a, a	48,57 bc, a	87,50 a, b	50,12 a, a	85,77 a, b	81,04 b, b	94,90 b, b	104,83 b, a	78,10 a, a	100,89 a, a	43,28 a, a	87,86 a, b
<b>S. ambigua</b>															
	44,17 a, a	90,94 a, b	94,90 b, b	39,13 a, a	72,41 ab, b	93,50 a, b	53,33 ab, a	43,28 a, a	87,86 a, b						

+g N g peso seco radical<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>

\* En una misma columna, letras diferentes a la izquierda de la coma indican diferencias significativas (p&lt;0,05) dentro de cada concentración y fecha de muestreo.

\*\* En una misma fila, letras diferentes a la derecha de la coma indican diferencias significativas (p&lt;0,05) dentro de cada especie, tratamiento de defoliación y fecha de muestreo.

## REFERENCIAS

- Bedunah DJ, RE Sosebee, *Wildland plants: Physiological ecology and developmental morphology*. Society for Range Management, Denver (Colorado), USA. (1995).
- Cano E, *Pastizales naturales de La Pampa. Descripción de las especies más importantes*. Convenio AACREA-Provincia de La Pampa, Buenos Aires, Argentina. (1988).
- Moretto A, RA Distel. Effects of selective defoliation on the competitive interaction between palatable and unpalatable grasses native to a temperate semi-arid grassland of Argentina. *Journal of Arid Environments* 42 (1999) 167.