

Efectos de la interacción del pastoreo y la inundación sobre *Paspalum dilatatum*, un pasto nativo de la Pampa Deprimida¹

Juan Loreti, Martín Oesterheld y Rolando J.C. León

IFEVA, Cátedra de Ecología, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Av. San Martín 4453, 1417 Buenos Aires, Argentina

Resumen. Este trabajo pone a prueba la hipótesis de que el pastoreo, a través de su principal efecto, la defoliación, y la inundación inducen respuestas opuestas en el patrón de asignación de recursos en la planta individual. La remoción de tejido foliar generaría una mayor demanda por parte de los tejidos aéreos, mientras que los efectos de la hipoxia causados por la inundación aumentarían la asignación hacia los tejidos subterráneos. Por lo tanto, en el nivel de la planta individual, el efecto combinado de los dos factores sobre el crecimiento sería negativo. En el nivel de la población, se esperaría la existencia de variabilidad genética en la resistencia a la defoliación y que los clones más resistentes a la defoliación sean menos resistentes a la inundación. La hipótesis fue puesta a prueba mediante un experimento factorial con dos niveles de inundación (plantas inundadas vs no inundadas), defoliación (defoliadas vs no defoliadas) y origen (área sujeta a pastoreo continuo vs área clausurada). Se emplearon dos clones de *Paspalum dilatatum*, una gramínea perenne, de la Pampa Deprimida. Después de 37 días de aplicados los tratamientos, los resultados mostraron que la defoliación, actuando en forma aislada o combinada con la inundación, disminuyó la producción de biomasa aproximadamente en un 30%, aunque aumentó la tasa fotosintética y la conductancia estomática. La inundación no afectó a ninguna de estas variables, pero aumentó la porosidad de las raíces. El clon proveniente de un área sujeta al régimen de pastoreo continuo mostró mayores valores de porosidad (36% vs 32%) que el originario de urca clausura de 10 años. Estos resultados indican que, era el nivel de la planta individual, el crecimiento de *P. dilatatum* no fue modificado por la inundación actuando en forma aislada o combinada con la defoliación. En el nivel de la población, los clones estudiados no difirieron en su grado de resistencia a la defoliación y la resistencia a la defoliación y mostraron un comportamiento semejante ante la inundación.

Abstract. In this paper we test the hypothesis that, at the individual plant level, flooding and grazing induce opposite allocation responses. Removal of leaf area by grazing would produce a greater demand from the aboveground tissues, whereas the effects of the hypoxia provoked by flooding would increase the amount of resources demanded by belowground tissues. Therefore, at the individual-plant level, the combined effect of the two factors on plant growth would be negative. At the population level, we expect the existence of genetic variability on defoliation resistance and a trade-off between defoliation and flooding resistance. The hypothesis was tested by a factorial experiment with two levels of flooding (flooded vs unflooded), defoliation (defoliated vs nondefoliated) and origin (permanent grazed area vs grazing enclosure). The experiment was performed with two clones of *Paspalum dilatatum*, a grass native from the Flooding Pampa grassland (Argentina). 37 days after the treatments were applied, the results showed that defoliation, acting isolated or combined with flooding, decreased biomass production by approximately 30%, though it increased photosynthetic rate and stomatal conductance. Flooding affected none of these variables, but increased gas-filled root porosity. The clone from a grazed area had significantly higher root porosity (36% vs 32%) than the clone from ca 10 year-old grazing enclosure. The results show that at the individual-plant level, the growth of *P. dilatatum* was

¹Jorge Rabinovich actuó como editor durante el referato de este trabajo.

not modified by flooding, acting isolated or combined with defoliation and that, at the population level, clones from grazed and ungrazed situations showed similar responses to defoliation and flooding.

Introducción

El pastoreo es un factor común a la mayor parte de los pastizales del mundo y su efecto se manifiesta en distintos niveles jerárquicos. En el nivel de la planta individual, la defoliación, el principal componente del pastoreo, produce una disminución instantánea del área foliar, que tiende a reducir la tasa absoluta de crecimiento y el rendimiento en biomasa (Wallace et al. 1984). Sin embargo, instantes después de la defoliación, se han observado aumentos del potencial agua de las hojas (Toft et al. 1987), de la absorción de nutrientes (McNaughton y Chapin 1985), de la conductancia estomática y de la tasa fotosintética (Wallace et al. 1984). En consecuencia, bajo ciertas condiciones, el pastoreo puede aumentar la tasa relativa de crecimiento de las plantas y, eventualmente, la productividad de la comunidad (Oosterheld y McNaughton 1988, 1991a). En una escala de tiempo un poco mayor, pero aún en una misma estación de crecimiento, las plantas defoliadas muestran aumentos en la asignación de recursos hacia la parte aérea donde son repuestos con rapidez los tejidos fotosintéticos (Caldwell et al. 1981). A lo largo del tiempo evolutivo, el pastoreo ha ejercido una presión de selección a favor de individuos con hábito de crecimiento postrado, baja relación raíz:tallo y alta tasa de crecimiento (Detling y Painter 1983, McNaughton 1984). En el nivel de la población, los efectos del pastoreo resultan en la diferenciación de ecotipos con capacidad de resistir o ser beneficiados por sus efectos (McNaughton 1984).

Si bien las condiciones de aridez caracterizan a la mayoría de los ecosistemas de pastizal, en algunos casos la inundación se convierte en un factor importante que moldea la estructura y la composición florística de las comunidades y ejerce una alta presión de selección sobre las poblaciones, a la vez que altera la morfología y el funcionamiento de las plantas individuales (Jackson y Drew 1984). Poco tiempo después de iniciada la inundación, el tenor de oxígeno del suelo cae abruptamente como consecuencia de la baja tasa de difusión del oxígeno en el agua (Jackson y Drew 1984). La respuesta de las plantas a la defoliación es generalmente de sentido opuesto a la respuesta al pastoreo. Como consecuencia de la falta de oxígeno en el suelo y, en algunos casos, la disminución de la temperatura de las raíces, se ha observado, en plantas individuales, una reducción de la permeabilidad radical que es seguida con frecuencia por un rápido ajuste estomático que impide que el estado hídrico de las hojas se deteriore. Esto trae aparejada una disminución de la tasa de expansión foliar, de la tasa fotosintética, de la conductancia estomática, de la traslocación de carbohidratos y ocasionalmente marchitez y deficiencias minerales (Kozłowski 1984). En una escala temporal mayor, pero todavía en una misma estación de crecimiento, la falta de oxígeno es contrarrestada por la producción de raíces adventicias en la superficie del agua, donde la concentración de oxígeno es más alta, por la producción de aerénquima en raíces nuevas o preexistentes y por el incremento de la altura que evita que los tejidos fotosintéticos permanezcan sumergidos (Jackson y Drew 1984). En esta misma escala temporal, deberían producirse incrementos en la asignación de recursos hacia la biomasa subterránea debido a la formación de raíces adventicias nuevas y el incremento del metabolismo anaeróbico (Kozłowski 1984, Jackson y Drew 1984). A lo largo del tiempo evolutivo, la inundación ha ejercido una presión de selección a favor de formas con menor relación raíz:tallo, hábito de crecimiento erecto y elevada proporción de aerénquima en las raíces (Davy et al. 1990).

De la comparación de las respuestas de las plantas a la inundación y al pastoreo, planteamos la hipótesis de que existiría un compromiso en la asignación de recursos cuando las plantas son sometidas a ambos factores simultáneamente (Oosterheld y McNaughton 1991b): la defoliación convertiría en prioritaria la asignación de recursos a la producción de biomasa aérea nueva mientras que la inundación tornaría imprescindible un mayor flujo de recursos hacia la biomasa subterránea, debido al mayor costo del metabolismo anaeróbico y la formación de raíces adventicias nuevas. Una predicción que surge de esta hipótesis es que, en el nivel de la planta individual, el aumento simultáneo de la demanda de las partes aérea y subterránea causará un compromiso en la asignación

de recursos que se traducirá en una reducción del crecimiento mayor de lo que se esperaría por el efecto individual de cada factor. Una segunda predicción es que, en el nivel de la población, existirá variabilidad en la resistencia a la defoliación y que los clones más resistentes a la defoliación serán menos resistentes a la inundación. Esta segunda predicción sugiere que en ambientes con regímenes de pastoreo contrastantes, dominarán ecotipos con distinto grado de resistencia a la defoliación. Una alternativa no excluyente a esta predicción es la existencia de genotipos generalistas con un alto grado de plasticidad fenotípica.

El objetivo de este trabajo es estudiar los efectos de la interacción del pastoreo y la inundación sobre el crecimiento de los pastos. En clones de *Paspalum dilatatum*, una gramínea forrajera nativa de la Pampa Deprimida de alta abundancia y valor pasturil (Deregibus y Cahuépe 1983), se investigaron las respuestas de plantas individuales a los efectos experimentales de la inundación y de la defoliación. El trabajo compara las respuestas de dos clones originarios de ambientes con regímenes de pastoreo contrastantes.

Los pastizales de la Pampa Deprimida tienen particularidades que los hacen muy interesantes para realizar este tipo de estudios: se encuentran entre los sistemas donde la inundación y el pastoreo coexisten en ciertos períodos del año (Sala et al. 1986, Chaneton et al. 1988, Batista y León 1992). Por otra parte, estos pastizales estuvieron sujetos a una presión de pastoreo muy leve hasta la llegada de los europeos, quienes en el siglo XVI introdujeron el ganado doméstico (Soriano 1991) que actualmente pastorea en confinamiento ejerciendo una alta presión de pastoreo sobre el pastizal (Oosterheld et al. 1992).

Materiales y Métodos

Los clones de *Paspalum dilatatum* empleados en este trabajo fueron colectados en un stand de la comunidad B o de *Piptochaetium montevidense*, *Ambrosia tenuifolia*, *Eclipta bellidioides*, *Menta pulegium* variante 3 con *Briza subaristata* (Burkart et al. 1990) que se inunda casi todos los años generalmente a fines de invierno y principios de primavera. En este stand se encuentra una clausura al pastoreo de grandes herbívoros (ganado vacuno) de 10 años de edad. Este sitio está ubicado en el potrero *El Cimarrón* de la Estancia *Las Chilcas* que se encuentra en el Partido de Pila en el centro de la Pampa Deprimida. Uno de los clones fue extraído del área clausurada al pastoreo y el otro de las inmediaciones de la clausura en un área sometida al régimen de pastoreo continuo que es común en la región. Las plantas de *P. dilatatum* de la clausura y las áreas pastoreadas circundantes presentan diferencias morfológicas marcadas: las plantas de la clausura tienen tallos individuales más largos y con mayor ángulo respecto al suelo que las que crecen en las áreas pastoreadas. Se sabe que estas diferencias son determinadas, al menos en parte, por respuestas plásticas ante cambios en el ambiente lumínico (Insausti et al. 1993).

El experimento, realizado en invernadero, tuvo un diseño factorial con dos niveles de defoliación (plantas defoliadas vs plantas no defoliadas), dos niveles de inundación (plantas inundadas vs plantas no inundadas) y dos niveles de origen (plantas de un clon proveniente de clausura vs plantas de un clon proveniente del área pastoreada). Para cada combinación de tratamientos hubo 4 repeticiones (plantas). Los efectos de la interacción de la inundación y la defoliación se emplearon para poner a prueba la predicción 1. La predicción 2 se probó comparando las respuestas de los dos clones a los efectos de la inundación y la defoliación mediante las interacciones de estos factores con el factor origen. La ausencia de verdaderas réplicas (sólo se contó con un clon de cada situación, ver Hurlbert 1984) reduce el alcance de los resultados asociados al factor *origen*. Las diferencias significativas entre orígenes, entonces, sólo indicarían que los clones fueron distintos, pero no permiten asegurar que tal diferencia se deba al efecto de la historia de pastoreo. Por esta razón, seremos más cauteloso: respecto de la predicción 2.

Las plantas fueron obtenidas por reproducción vegetativa de cada uno de los clones y estuvieron compuestas por una mata de 5-6 tallos individuales cada una. Se las cultivó sobre arena en potes de plástico de 12 cm de altura por 11 cm de diámetro sin orificio de drenaje. Todas las plantas recibieron 100 ml de solución nutritiva de Hoagland N^o2 por semana. Desde el momento en que fueron extraídos

del campo, los clones fueron cultivados en idénticas condiciones durante 7 meses hasta el comienzo del experimento.

El tratamiento de inundación consistió en el mantenimiento de una película de agua de 1.5-2 cm sobre la superficie del sustrato. El suelo de los tratamientos no inundados se mantuvo constantemente en capacidad de campo. A tal fin, el contenido hídrico de cada pote fue controlado diariamente por gravimetría para asegurar que no adoptara valores menores a capacidad de campo. Las variaciones ($\pm 20\%$) observadas en el contenido hídrico entre dos riegos consecutivos fueron menores a las necesarias para apartarse de valores de retención equivalentes a la capacidad de campo en arena (Hillel 1971). Este procedimiento permitió evitar la saturación del suelo de los tratamientos sin inundación y asegurar que las plantas no inundadas no sufrieran sequía. En las pocas ocasiones en las que se produjo acumulación de agua en el fondo de los potes, ésta fue extraída mediante un tubo plástico instalado en cada recipiente (Etherington 1984).

La defoliación fue realizada con tijeras cortando las plantas a la altura del borde de la maceta. El hábito -rastrero de las plantas obligó a adoptar esta metodología de defoliación para, lograr remociones de biomasa uniformes. La altura de corte fue de aproximadamente 1.5 cm respecto del nivel del sustrato para todas las plantas, lo que resultó en la remoción de la totalidad de las láminas y gran parte de la biomasa de vainas. La biomasa removida al inicio del experimento no resultó estadísticamente diferente entre los tratamientos ($p < 0.05$). Se realizó una sola defoliación el día que se inició el tratamiento de inundación. La cosecha final se realizó 37 días más tarde.

En los días 17 y 31 desde el inicio del experimento se determinó la tasa fotosintética y la conductancia estomática con un sistema de fotosíntesis cerrado y portátil (L1-6200 de LICOR) durante las horas del mediodía. La radiación fotosintéticamente activa dentro del invernadero durante las mediciones osciló entre 900-1100 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$.

En el momento de la cosecha se midió el área foliar de cada planta y se realizaron las mediciones de porosidad de raíces. La biomasa cosechada se separó en lámina, vaina, corona, raíz y material muerto y se secó en estufa a 70°C durante un período de 72 lis.

La porosidad de las raíces fue determinada mediante técnicas picnométricas que estiman el volumen de raíz ocupado por aire (Burdick 1989). La porosidad (POR) al tanto por uno se calculó: $\text{POR} = (\text{PG} - \text{PR}) / (\text{P} + \text{R} - \text{PR})$ donde PG es la masa del picnómetro lleno con agua y las raíces maceradas con mortero, PR es la masa del picnómetro lleno con agua y las raíces intactas, P es la masa del picnómetro lleno únicamente con agua y R es el peso fresco de las raíces, que fue alrededor de 0.3 g.

Las diferencias entre tratamientos fueron determinadas mediante análisis de varianza factorial (Sokal y Rohlf 1981). La normalidad de los datos fue verificada previamente. A los datos de porosidad de raíces, por tratarse de proporciones, se les aplicó la transformación angular.

Resultados

El rendimiento y sus componentes

En oposición a lo postulado por la predicción 1, la interacción de la inundación y la defoliación no fue significativa para la biomasa total ($F_{1,24}=2.44$; $p=0.131$): los efectos combinados no redujeron el crecimiento en mayor medida de lo que se esperaría por el efecto de cada factor (Figura 1).

La defoliación redujo la producción de biomasa total (que incluye el material muerto en pie y la biomasa aérea removida mediante la defoliación), ($F_{1,24}=49.83$; $p<0.0001$) (Figura 1). La medición de fotosíntesis realizada 17 días luego de efectuado el corte mostró que esta variable fue promovida por la defoliación ($F_{1,24}=11.84$; $p=0.002$), (Figura 2). Sin embargo, el efecto ya no era detectable hacia el final del experimento ($F_{1,24}=3.31$; $p=0.081$). La conductancia estomática también aumentó en las plantas defoliadas a los 17 días de efectuado el corte ($F_{1,24}=17.21$; $p=0.004$) (Figura 2), pero la diferencia no fue detectable en la segunda medición, hacia el final del experimento ($F_{1,24}=0.03$; $p=0.874$).

El efecto de la inundación sobre la producción de biomasa no fue significativo ($F_{1,24}=0.24$; $p=0.626$) (Figura 1) y no se detectaron efectos de la inundación sobre la tasa fotosintética ni la

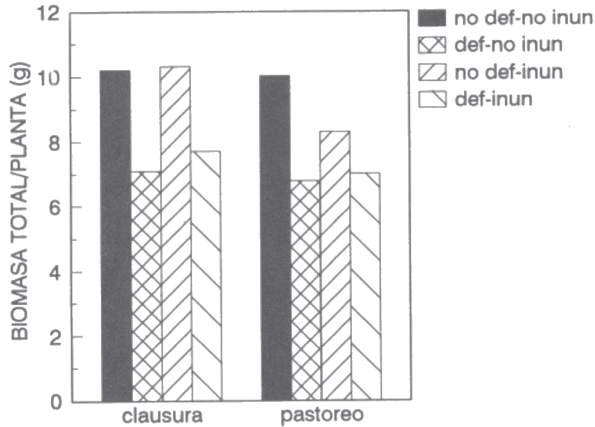


Figura 1. Biomasa total de clones de *Paspalum dilatatum* con distinta historia de pastoreo sujetos a tratamientos de defoliación e inundación. *Clausura*: clon proveniente del área clausurada al pastoreo, *pastoreo*: clon proveniente del área pastoreada, *no def - no inun*: control con plantas no pastoreadas ni inundadas, *def - no inun*: defoliadas, no inundadas, *no def - inun*: no defoliadas, inundadas, *def - inun*: defoliadas e inundadas.

Figure 1. Total biomass of *Paspalum dilatatum* clones with different grazing history subjected to flooding and defoliation treatments. *Clausura*: clone from an enclosure, *pastoreo*: clone from a grazed area, *no def-no inun*: control with unclipped and unflooded plants, *def-no inun*: clipped and unflooded, *no def-inun*: unclipped and flooded, *def-inun*: clipped and flooded.

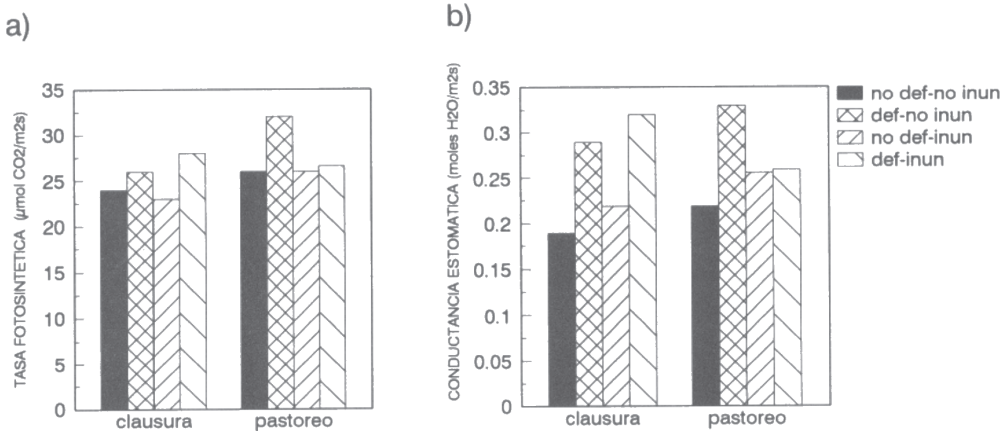


Figura 2. A. Tasa fotosintética, 17 días luego de aplicados los tratamientos, de clones de *Paspalum dilatatum* con distinta historia de pastoreo sujetos a tratamientos de defoliación e inundación. Los símbolos son equivalentes a los de la figura 1. **B.** Conductancia estomática.

Figure 2. A. Photosynthetic rate, 17 days after the treatments were applied, of *Paspalum dilatatum* clones with different grazing history subjected to flooding and defoliation treatments. The symbols are as those from figure 1. **B.** Stomatal conductance.

conductancia estomática en ninguna de las mediciones ($p > 0.05$), (Figura 2).

La producción de biomasa total del clon de la clausura fue mayor que la del clon del área pastoreada (el efecto del factor origen fue significativo: $F_{1,24}=5.04$; $p=0.034$). Los clones también

Tabla 1. Valores de las variables alométricas de clones de *P. dilatatum* con distinta historia de pastoreo sujetos a tratamientos de inundación y defoliación. C= clon del área clausurada al pastoreo, P= clon del área sujeta a pastoreo continuo. Los valores son medias \pm error standard (n=4).

Table 1. Values of the allometric variables of *P. dilatatum* clones with different grazing history subjected to flooding and defoliation treatments. C= clone from the grazing exclosure, P= clone from the grazed area. The values are means \pm standard error (n=4).

Variable	Clon	No Inundadas		Inundadas	
		No Defoliadas	Defoliadas	No Defoliadas	Defoliadas
Área foliar/Biomasa de láminas (cm ² /g)	C	282.63 \pm 7.77	304.25 \pm 15.99	315.48 \pm 38.41	279.31 \pm 5.28
	P	275.55 \pm 7.56	302.20 \pm 4.78	287.09 \pm 9.02	284.89 \pm 6.96
Raíz/Tallo (g/g)	C	0.54 \pm 0.47	0.65 \pm 0.06	0.59 \pm 0.07	0.69 \pm 0.07
	P	0.56 \pm 0.05	0.56 \pm 0.04	0.56 \pm 0.07	0.77 \pm 0.07
Área foliar/Biomasa viva final (cm ² /g)	C	66.47 \pm 3.88	65.14 \pm 4.14	49.69 \pm 1.17	46.08 \pm 3.83
	P	52.17 \pm 1.33	58.36 \pm 2.88	51.81 \pm 2.92	40.57 \pm 1.33
Biomasa de láminas/Biomasa viva final (g/g)	C	0.23 \pm 0.01	0.21 \pm 0.01	0.16 \pm 0.01	0.16 \pm 0.01
	P	0.19 \pm 0.01	0.19 \pm 0.01	0.18 \pm 0.00	0.14 \pm 0.01
Biomasa de láminas/Biomasa de vainas (g/g)	C	1.14 \pm 0.06	1.25 \pm 0.09	0.77 \pm 0.09	0.83 \pm 0.03
	P	0.09 \pm 0.08	1.05 \pm 0.08	0.81 \pm 0.08	0.77 \pm 0.06

difirieron en los valores medios de fotosíntesis ($F_{1,24}=5.24$; $p=0.031$) pero no en los de conductancia estomática ($F_{1,24}=0.22$; $p=0.646$).

Para las mismas variables, ninguna de las interacciones fue significativa ($p>0.05$), con excepción de la tasa fotosintética, la que mostró interacción de tercer orden significativa ($p=0.035$). La ausencia de interacción del factor origen con la defoliación y la inundación indica que no hubo diferencias entre los clones en la forma en que respondieron a estos factores.

Variables alométricas

El área foliar específica, es decir el área foliar por unidad de peso de hoja y la relación raíz: tallo no fueron afectadas por los tratamientos: ($F_{1,24}=0.79$; $p=0.605$ para área foliar específica y $F_{1,24}=1.54$; $p=0.202$ para raíz:tallo), (Tabla 1). No obstante, la inundación disminuyó el área foliar por unidad de biomasa viva final (no incluye la broza ni la biomasa aérea removida por defoliación) ($F_{1,24}=42.36$; $p<0.0001$) y la biomasa de lámina por unidad de biomasa viva final ($F_{1,24}=31.38$; $p<0.0001$). La disminución de área y biomasa de lámina en relación a la biomasa viva final estuvo acompañada por una disminución de la relación biomasa de láminas/biomasa de vainas en los tratamientos con inundación ($F_{1,24}=30.79$; $p<0.0001$). El área foliar por unidad de biomasa viva final y la biomasa de lámina por unidad de biomasa viva final fueron mayores en el clon de la clausura ($F_{1,24}=8.70$; $p=0.007$ y $F_{1,24}=4.91$; $p=0.036$ respectivamente) que en el sujeto al pastoreo (Tabla 1).

Variables morfológicas

La altura de las plantas fue incrementada por la inundación en 0.68 cm ($\approx 10\%$), ($F_{1,24}=4.38$; $p=0.047$). El macollaje (producción de tallos individuales) fue reducido por la defoliación ($F_{1,24}=4.84$; $p=0.038$) y también por la inundación ($F_{1,24}=17.25$; $p=0.0004$) y fue diferente entre los clones ($F_{1,24}=19.34$; $p=0.0002$) (Figura 3).

La porosidad de las raíces aumentó significativamente en ambos clones como consecuencia de la inundación ($F_{1,24}=20.1$; $p<0.0001$) (Figura 4) y no fue modificada por el corte ($F_{1,24}=0.07$; $p=0.796$). El clon del sitio pastoreado mostró mayores valores de porosidad que el de la clausura ($F_{1,24}=7.94$; $p=0.009$). Ninguna de las variables morfológicas mostró interacciones significativas

entre los factores ($p > 0.05$).

Discusión

Los resultados no apoyan la hipótesis inicial del trabajo, ya que el efecto combinado de la inundación y la defoliación no afectó negativamente el crecimiento de plantas individuales. Esto se opone a lo encontrado en un experimento previo (Oosterheld y McNaughton 1991b) que mostró que el efecto combinado de ambos factores redujo la tasa de crecimiento de plantas de tres especies de pastos del Serengeti (Este de Africa). Además de la falta de interacción, en nuestro experimento no hubo efectos significativos de la inundación sobre el rendimiento en biomasa y sus componentes. La comparación de los resultados de nuestro experimento y del anterior sugiere la existencia de dos mecanismos potencialmente involucrados en la ausencia de interacción de la defoliación y la inundación. Uno de ellos estaría relacionado con la modalidad con que se aplicaron los tratamientos de defoliación y el otro con la porosidad de las raíces.

Las diferencias en la modalidad de corte constituyen el primer mecanismo potencial que explica la aparente contradicción entre ambos experimentos. En nuestro experimento se realizó una única defoliación en la que se extrajeron iguales proporciones de biomasa de cada planta. En el de Oosterheld y McNaughton (1991b) se efectuaron dos defoliaciones, en la segunda de las cuales se removieron mayores cantidades de biomasa de las plantas inundadas debido a las diferencias en altura que provocó la inundación. Estos autores caracterizan a la mayor remoción de biomasa a las plantas inundadas como uno de los mecanismos que potencialmente explican el efecto combinado negativo de la defoliación y la inundación, pues encontraron que la inundación aumentó significativamente la altura de las plantas aproximadamente en un 30-40%. Esto implica que una defoliación realizada a una altura dada, resulta en una mayor extracción de biomasa a las plantas inundadas. La realización de una única defoliación simultáneamente con el inicio de la inundación en el presente experimento, resultó en una remoción uniforme de biomasa entre tratamientos de inundación. Esto podría explicar la ausencia de interacción negativa de la inundación y la defoliación.

La producción de aerénquima en las raíces constituye el segundo mecanismo potencialmente responsable de la falta de interacción entre la defoliación y la inundación. Los valores de porosidad de las raíces de *P. dilatatum* aquí observados se encuentran en el rango de los más altos correspondientes a especies que crecen en zonas inundables (Justin y Armstrong 1987). Los altos valores de porosidad, tanto constitutivos como inducidos por la inundación, explican que esta especie no sea afectada directamente por la falta de oxígeno. Este comportamiento ante la inundación ha sido también observado en otras especies (Burdick 1989, Naidoo y Naidoo 1992). El transporte interno de oxígeno evita el incremento del metabolismo anaeróbico de menor eficiencia energética y productor de sustancias tóxicas, a la vez que disminuye la relación peso:volumen de las raíces, resultando menor la biomasa demandante de energía por unidad de volumen radical (Jackson y Drew 1984, Naidoo y Naidoo 1992). Esto se traduce en una amortiguación del compromiso en la asignación de recursos entre las partes aérea y subterránea que es generado por el efecto simultáneo de la defoliación y la inundación, lo que haría que las plantas inundadas dispongan de la misma cantidad de recursos que las no inundadas para reponer el área fotosintética removida por la defoliación.

En coincidencia con nuestros resultados, mediciones a campo del potencial agua de las hojas mostraron que el estado hídrico de las hojas de *P. dilatatum* no es afectado por la inundación (Sala et al. 1981). Lo expuesto sugiere un alto grado de resistencia de *P. dilatatum* a los efectos de la inundación. Naidoo y Naidoo (1992) han observado el mismo patrón de respuesta a la inundación en *Sporobolus virginicus*: especie en la que al igual que en *P. dilatatum* no se modificaron la tasa fotosintética, ni la conductancia estomática, ni el crecimiento en condiciones de inundación. Por el contrario, la inundación redujo sensiblemente la tasa fotosintética y el crecimiento de *Briza subaristata* y *Stipa baviensis*, dos especies invernales de la Pampa Deprimida (Oosterheld 1990). A estos casos de efecto nulo y negativo de la inundación sobre el crecimiento se agregan raros casos de efectos positivos como el observado en *Echinochloa haploclada* (Oosterheld y McNaughton 1991b). Tales efectos positivos, sin embargo, sólo pueden ser demostrados con certeza mediante experimentos que,

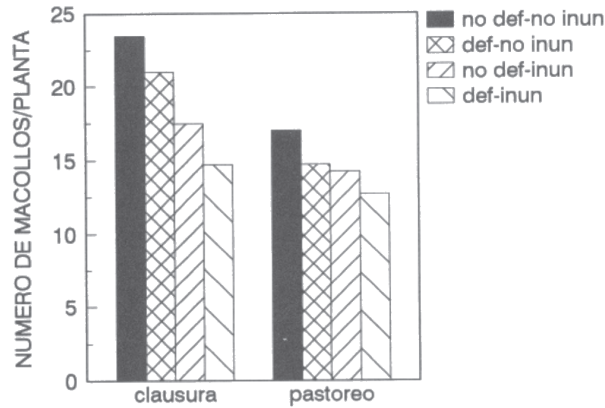


Figura 3. Número final de macollos de clones de *Paspalum dilatatum* con distinta historia de pastoreo sujetos a trata-mientos de defoliación e inundación. Los símbolos son equivalentes a los de la figura 1.
Figure 3. Final number of tillers of *Paspalum dilatatum* clones with different grazing history subjected to flooding and defoliation treatments. The symbols are as those from figure 1.

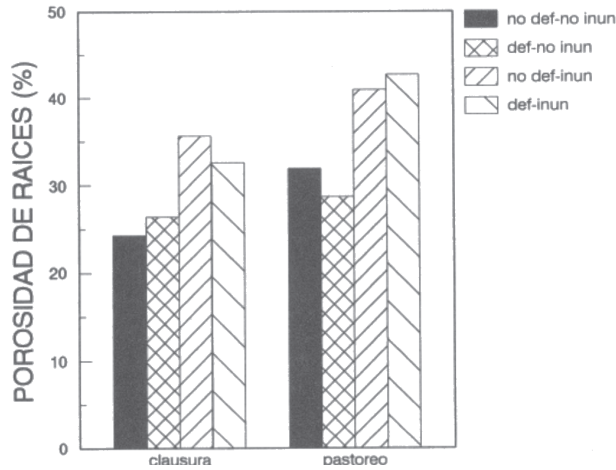


Figura 4. Porosidad de raíces de clones de *Paspalum dilatatum* con distinta historia de pastoreo sujetos a tratamientos de defoliación e inundación. Los símbolos son equivalentes a los de la figura 1.
Figure 4. Root porosity of *Paspalum dilatatum* clones with different grazing history subjected to flooding and defoliation treatments. The symbols are as those from figure 1.

como este, controlen el contenido hídrico del suelo en los tratamientos sin inundación. De no ser así, se podría estar comparando la inundación contra cierto grado de sequía.

Resulta llamativo el comportamiento conservador de *P. dilatatum* en lo que respecta a la asignación de recursos. Por lo general la inundación modifica la relación raíz:tallo y la altura (Oosterheld y McNaughton 1991b). En *P. dilatatum* la relación se mantuvo constante y la altura aumentó en menor magnitud de lo esperado como consecuencia de la inundación. El hábito de crecimiento postrado de *P. dilatatum* determinó que el aumento del tamaño de los tallos individuales por efecto de la inundación no se tradujera en un aumento muy marcado en la altura de las plantas. Por otro

lado, el área foliar por unidad de biomasa de hoja no varió entre tratamientos, mientras que las evidencias indican que tiende a aumentar por efectos del corte (Carman 1985, Oesterheld y McNaughton 1991a).

En relación con el comportamiento de los dos clones extraídos de situaciones con diferente historia de pastoreo, los resultados mostraron que su respuesta a la defoliación fue similar. Esto implica que no se puede hablar de una diferenciación de resistencia a la defoliación. Este resultado, además de las limitaciones causadas por la pseudoreplicación a nivel de *origen* arriba discutidas, limita nuestra capacidad de evaluar nuestra segunda predicción: que los clones más resistentes a la defoliación serían menos resistentes a la inundación. Los dos clones mostraron, sin embargo, algunas diferencias, como la mayor tasa fotosintética y porosidad de raíces del clon proveniente del área pastoreada. Esto alienta una investigación más detallada de la variación intraespecífica de *P. dilatatum* asociada al pastoreo. Por ejemplo, las diferencias de porosidad de raíces entre los clones sugerirían que el pastoreo, quizás mediante la modificación del ambiente edáfico, conduce a la diferenciación genética de caracteres asociados con la inundación. El pastoreo, al compactar el suelo, incrementa la densidad aparente (Taboada y Lavado 1988) y, por lo tanto, puede disminuir la tasa de difusión de oxígeno en el suelo. De esta manera, la presión de selección ejercida por el pastoreo favorecería a los individuos cuyas raíces son más porosas, carácter positivamente asociado con la tolerancia a la inundación (Justin y Armstrong 1987). Esto constituye una excepción a la idea general de que los efectos del pastoreo y la inundación actúan en sentidos opuestos.

Agradecimientos. Agradecemos a María Semmartin, Carlos Di Bella y Edmundo Ploschuk por su asistencia técnica durante el transcurso del experimento y a Enrique Chaneton por sus comentarios sobre las primeras versiones del manuscrito. Este trabajo fue financiado por CONICET, UBA y Fundación Antorchas.

Bibliografía

- Batista, W. y R.J.C. León. 1992. Asociación entre comunidades vegetales y algunas propiedades del suelo en el centro de la Depresión del Salado. *Ecología Austral* 2:47-55.
- Burdick, D.M. 1989. Root aerenchyma development in *Spartina patens* in response to flooding. *American Journal of Botany* 76:777-780.
- Burkart, S.E., R.J.C. León y C.P. Movia. 1990. Inventario fitosociológico del pastizal de la Depresión del Salado (Prov. Bs. As.) en un área representativa de sus principales ambientes. *Darwiniana* 30:27-69.
- Caldwell, M.M., J.H. Richards, D.A. Johnson, R.S. Nowak, R.S. Dzurec. 1981. Coping with herbivory: photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid *Agropyron* bunchgrasses. *Oecologia* 50:14-24.
- Carman, J.G. y D.D. Briske. 1985. Morphologic and allozymic variation between long-term grazed and non-grazed populations of the bunchgrass *Schizachyrium scoparium* var. *frequens*. *Oecologia* 66:332-337.
- Chaneton, E.J., J.M. Facelli y R.J.C. León. 1988. Floristic changes induced by flooding on grazed and ungrazed lowland grasslands in Argentina. *Journal of Range Management* 41:495-500.
- Davy, A.J., S.M. Noble y R.P. Oliver. 1990. Genetic variation and adaptation to flooding in plants. *Aquatic Botany* 38:91-108.
- Deregiibus, V.A. y M. Cahuépé. 1983. Pastizales naturales de la Depresión del Salado: Utilización basada en conceptos ecológicos. *Revista de Investigación Agropecuaria* 18:47-77.
- Defing, J.K. y E.L. Painter. 1983. Defoliation responses of western wheatgrass populations with diverse histories of prairie dog grazing. *Oecologia* 57:tá-71.
- Etherington, J.R. 1984. Relationship between morphological adaptation to grazing, carbon balance and waterlogging tolerance in clones of *Dactylis glomerata* L. *New Phytologist* 98:647-658.
- Hillel, D. 1971. *Soil and water: physical principles and processes*. Academic Press, New York.
- Hurlbert, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54:187-211.
- Insausti, P., E.J. Chaneton, A. Grimoldi y A. Soriano. 1993. Respuesta morfológica de *Paspalum dilatatum* (Poir.) a cambios en la relación R:RL asociados al efecto del pastoreo sobre el canopeo de plantas vecinas. *Actas del XX Congreso de Fisiología Vegetal*. Bariloche, Argentina. Pp 138-139.
- Jackson, M.B. y M.C. Drew. 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. En T.T. Kozlowski (ed): *Flooding and plant growth*. Academic Press, Orlando. Pp 47-128.
- Justin, S.H.F. y W. Armstrong. 1987. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytologist* 106:465-495.
- Kozlowski, T.T. 1984. Plant responses to flooding of soil. *Bioscience* 34:162-167.
- McNaughton, S.J. 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. *American Naturalist* 124:863-886.
- McNaughton, S.J. y F.S. Chapin. 1985. Effects of phosphorous nutrition and defoliation on C_4 graminoids from the Serengeti

- plains. *Ecology* 66:1617-1629.
- Naidoo, G. y S. Naidoo. 1992. Waterlogging responses of *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth. *Oecologia* 90:445-450.
- Oesterheld, M. y S.J. McNaughton. 1988. Intraspecific variation on the response of *Themeda niandra* to defoliation: the effect of time of recovery and growth rates on compensatory growth. *Oecologia* 77:181-186.
- Oesterheld, M. 1990. Effect of grazing and flooding on plant growth and allocation (PhD Dissertation, Syracuse University).
- Oesterheld, M. y S.J. McNaughton. 1991 a. Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia* 85:305-313.
- Oesterheld, M. y S.J. McNaughton. 1991b. Interactive effect of flooding and grazing on the growth of Serengeti grasses. *Oecologia* 88:153-156.
- Oesterheld, M., O.E. Sala y S.J. McNaughton. 1992. Effect of animal husbandry on herbivore carrying-capacity at a regional scale. *Nature* 356:234-236.
- Sala, O.E. 1988. The effect of herbivory on vegetation structure. En Werger, M.J.A. (Ed) *Plant Form and Vegetation Structure*. S.P.B. Academic Publishing, The Hague. Pp 317-330.
- Sala, O.E., M. Oesterheld, R.J.C. León y A. Soriano. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67:27-32.
- Sala O. E., A. Soriano y S. Perelman. 1981. Relaciones hídricas de algunos componentes de tin pastizal de la Depresión del Salado. *Revista de la Facultad de Agronomía* 2:1-10.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf 1981. *Biometry*. Second edition. WH Freeman, San Francisco, California, USA. Pp 195-443.
- Soriano, A. 1991. Río de la Plata Grasslands. En R.T. Coupland (ed.). *Ecosystems of the World 8A. Natural Grasslands. Introduction and Western Hemisphere*. Elsevier, New York. Pp 367-407.
- Taboada, M. y R.S. Lavado. 1988. Grazing effects of the bulk density in a Natraquoll of the Flooding Pampa of Argentina. *Journal of Range Management* 41:500-503.
- Toft, N.L., S.J. McNaughton y N.J. Georgiadis. 1987. Effects of water stress and simulated grazing on leaf elongation and water relations of an East African grass, *Eustachys paspaloides*. *Australian Journal of Plant Physiology* 14:211-226.
- Wallace, L.L., S.J. McNaughton, M.B. Coughenour. 1984. Compensatory photosynthetic responses of three African graminoids to different fertilization, watering, and clipping regimes. *Botanical Gazette* 145:151-156.

Recibido: 14/6/93

Aceptado. 19/5/94