

¿*Poa spiciformis* es tolerante al pastoreo? Efecto de la defoliación sobre su desempeño productivo

Is Poa spiciformis tolerant to defoliation? Defoliation effects on its productive performance

Ferrante D^{1,2}, A Cesa^{1,2}, S Lewis², G Jaurena³

Resumen. El crecimiento compensatorio en las plantas ocurre cuando los efectos positivos igualan los efectos negativos de la defoliación, y las plantas defoliadas alcanzan o superan la producción de aquellas sin defoliar. El objetivo de este trabajo fue evaluar la capacidad de una gramínea forrajera de las estepas graminosas del sur patagónico (Argentina), *Poa spiciformis*, para compensar la herbivoría. Las plantas crecieron en macetas bajo condiciones controladas de riego y fertilización y a temperatura ambiente. Se realizó un ensayo con tres frecuencias de defoliación: cero, tres y cinco cortes a intervalos de 20–25 días; la intensidad de corte fue equivalente al 50% de la biomasa aérea en cada corte. Se cosecharon 15 plantas por tratamiento y se evaluaron variables de crecimiento y reproducción para cada tratamiento en la cosecha final. Las diferencias entre tratamientos fueron analizadas mediante ANOVA y contrastes ortogonales ($p < 0,05$). La defoliación redujo la producción de biomasa aérea, radical y total entre un 48 y 53% con respecto a las plantas no defoliadas, implicando que no hubo compensación completa. La frecuencia de la defoliación afectó únicamente a la altura de las plantas, que fue menor en el tratamiento de 5 cortes. La defoliación no promovió un aumento en el número de macollos, ni modificó el número de cañas florales. *Poa spiciformis* presentó compensación parcial en la tasa de crecimiento relativo (TCR) sólo cuando el último corte se produjo en el momento de baja TCR de las plantas no defoliadas. Si bien la especie no recuperó la biomasa removida, las estructuras de propagación no se vieron afectadas, lo que le permitiría producir semilla aún con altas frecuencias de defoliación.

Palabras clave: Crecimiento compensatorio; Tasa de crecimiento relativa; Biomasa aérea; Biomasa radical; *Poa spiciformis*.

Abstract. In plants, compensatory growth takes place when the positive effects of defoliation compensate the negative ones, and defoliated plants show a similar or increased production in relation to non-defoliated plants. Our objective was to evaluate the ability to compensate defoliation of *Poa spiciformis*, a forage perennial tussock grass in southern Patagonia (Argentina). The experiment was performed in potted plants that grew under controlled conditions of watering and fertilization. Three defoliation frequencies were imposed (zero, three or five) using 20–25 day intervals among them. Harvest intensity was always equivalent to 50% of the aerial biomass. Fifteen plants were sampled per treatment, and growth and reproductive indicators were evaluated at the last sampling date. Differences between treatments were analyzed using ANOVA and orthogonal contrasts ($p < 0.05$). Defoliation reduced the production of aerial, root and total biomasses between 48 and 53%, indicating that there was not a total compensation. Frequency of defoliation only reduced plant height in the 5-cut treatment. Defoliation did not promote an increase in the number of tillers, and did not modify the number of reproductive culms. *Poa spiciformis*, presented partial compensation in the relative growth rate (RGR) only when the last harvest was performed at the time of low RGR on non-defoliated plants. Even when the species was not able to recover the removed biomass, the reproductive structures were not affected by simulated grazing, suggesting that plants would be able to produce seeds even under high defoliation frequencies.

Keywords: Compensatory growth; Relative growth rate; Above-ground biomass; Roots biomass; *Poa spiciformis*.

¹ Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Mahatma Gandhi 1322, (9400) Río Gallegos, Santa Cruz, Argentina.

² Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Unidad Académica Río Gallegos, Lisandro de La Torre 1070, (9400) Río Gallegos, Santa Cruz, Argentina.

³ Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Av. San Martín 4453, (C1417DSE) Ciudad autónoma de Buenos Aires, Argentina.

Address Correspondence to: Daniela Ferrante, Mahatma Gandhi 1322, (9400) Río Gallegos, Santa Cruz, Argentina. Tel/Fax 54-2966-442203, e-mail: ferrante.daniela@inta.gob.ar
Recibido / Received 5.IX.2013. Aceptado / Accepted 11.XI.2013.

INTRODUCCIÓN

Uno de los principales factores que impactan sobre la respuesta de las especies vegetales es la herbivoría (McNaughton et al., 1983; Hawkes y Sullivan, 2001). En este sentido, las plantas han desarrollado mecanismos de tolerancia y/o evasión frente a los efectos de la misma (Orians y Solbrig, 1977; Coughenour, 1985). En general, los mecanismos de tolerancia reducen el daño luego de la defoliación, mientras que los de evasión tienden a reducir las probabilidades de que la planta sea consumida (Strauss y Agrawal, 1999). Si bien la defoliación implica una pérdida de tejido fotosintéticamente activo, en algunos casos puede tener efectos positivos sobre el crecimiento. Por ejemplo, la defoliación en la fase vegetativa puede incrementar la producción vegetal desde meristemas en activo crecimiento (ej., intercalares y/o apicales (Briske y Richards, 1995). El tejido remanente puede modificar su tasa de crecimiento por unidad de biomasa en respuesta a una mayor disponibilidad de nutrientes y agua, un proceso mediado por cambios bioquímicos e incluso de disposición del parénquima (McNaughton, 1979; Noy-Meir, 1993; Briske et al., 1996). La defoliación puede generar un amplio rango de respuestas, tanto reducir la biomasa final y la productividad, como incrementar estas variables (Belsky, 1986). A la respuesta de las especies frente a la defoliación está asociado el término compensación.

La compensación hace referencia al grado de tolerancia a la herbivoría que exhiben las plantas. Se evalúa a partir de la habilidad reproductiva (Wise y Abrahamson, 2005), la tasa de crecimiento relativa (Oosterheld y McNaughton, 1991), la biomasa final o la productividad (Hicks y Reader, 1995) de plantas defoliadas en relación a plantas sin defoliar. Cuando la defoliación incrementa la tasa de crecimiento la respuesta es conocida como sobrecompensación; cuando la reducción en el crecimiento es menor a la proporción de biomasa removida la compensación es parcial, y la compensación es completa cuando las plantas defoliadas crecen tan rápido como las no defoliadas (Ferraro y Oosterheld, 2002). La respuesta a la defoliación depende de varios factores relacionados, por ejemplo, con la biología de la especie vegetal, la disponibilidad de nutrientes, y la frecuencia, intensidad y tiempo de recuperación después de dicho disturbio (Agrawal, 2000; Ferraro y Oosterheld, 2002). Las plantas podrían compensar los efectos negativos producidos por la herbivoría cuando las condiciones de crecimiento son óptimas: por ejemplo, baja competencia, no limitantes en la disponibilidad de los recursos agua, luz y nutrientes, y cuando el evento de defoliación se produce al inicio de la estación de crecimiento debido a una alta redistribución de las reservas de nutrientes (Agrawal, 2000).

El pastoreo es una de las principales fuerzas de selección en la evolución de las gramíneas. Entre las características que confieren resistencia al pastoreo se encuentran la asignación de recursos de reservas, la activación oportunista de puntos de crecimiento, y la capacidad de rebrote después de la defolia-

ción (Coughenour, 1985; Milchunas et al., 1988). Los pastizales patagónicos han sido considerados como de corta historia evolutiva de pastoreo (Milchunas et al., 1988). Estos son el sustento de la producción ovina extensiva, que constituye la principal actividad pecuaria de la región. La especie forrajera más abundante es *Poa spiciformis* [(Steud) Hauman & Parodi var. *ibari* (Phil.) Giussani], una gramínea perenne, altamente preferida por los ovinos (Pelliza et al., 1997) que persiste aún en estados degradados de estos pastizales (Oliva et al., 1998). Bajo las condiciones en que se efectuó este trabajo, nuestro objetivo fue responder a los siguientes interrogantes: (1) ¿Es *Poa spiciformis* capaz de compensar la biomasa removida con distintas frecuencias de defoliación? (2) ¿Qué variables de crecimiento, al menos parcialmente, son mayormente afectadas por la frecuencia de defoliación? (3) ¿La capacidad reproductiva de esta especie es afectada por la defoliación?

MATERIALES Y MÉTODOS

En Río Gallegos, Argentina, se llevó a cabo un ensayo de defoliación manual mediante corte con tijera sobre plantas de *P. spiciformis* cultivadas en maceta. Se obtuvieron 50 plantas enteras de *P. spiciformis* en junio de 2012, de un pastizal gramíneo del sur patagónico (200 mm precipitación anual, 6 °C temperatura media anual, 150 msnm, 51° 36' S, 69° 14' O). Se realizó la división manual de las matas, colocando entre 4 y 9 macollos ($5,6 \pm 1,8$; media \pm DS), con un peso mínimo de 1 g, en macetas n° 10 con sustrato comercial (Dynamics N° 3). Las macetas permanecieron en invernáculo hasta el mes de septiembre, bajo riego y fertilización (Hakaphos N18-P18-K18). En primavera se trasplantaron a macetas de 1 dm³ y se dejaron fuera del invernáculo, bajo riego automatizado (4 mm/día, lámina correspondiente a la evapotranspiración diaria estimada para la zona) y fertilización periódica. Los tratamientos consistieron en: 0, 3 y 5 cortes. Los cortes fueron distribuidos durante la estación de crecimiento (mediados de septiembre-mediados de marzo; Ferrante, 2011; Paredes, 2011) y se realizaron entre octubre 2012 y enero 2013, con frecuencia variable entre 20-25 días. La altura de corte fue fija a lo largo del ensayo, y en cada uno se dejó un remanente de 3 cm, que representó el 50% de la biomasa en pie (dato obtenido de la determinación de la relación altura:biomasa sobre un total de 40 macollos de las plantas madres, datos inéditos). En este trabajo se presentan los resultados parciales del ensayo que corresponden a plantas cosechadas en marzo de 2013, sobre las cuales se evaluó la biomasa, altura y desempeño reproductivo. Para el análisis de la tasa de crecimiento relativa (TCR) se utilizaron además las cosechas correspondientes a diciembre de 2012 y enero de 2013. Con un total de 45 plantas evaluadas en cada fecha.

Se evaluó la capacidad compensatoria de *P. spiciformis* frente a la frecuencia de defoliación (n=15 por tratamiento de defoliación) en términos de:

Biomasa. En las plantas cosechadas el 15 de marzo de 2013, se evaluó la biomasa aérea en pie (BAP), radical y total (BTP). Además, se obtuvo la biomasa aérea acumulada (BAA) y la biomasa total acumulada (BTA), correspondiendo a la biomasa presente al momento de la cosecha, más la biomasa removida en cada uno de los cortes.

Altura. Previo a la extracción de las plantas, se registró la altura mediante regla milimetrada. Se tomaron 3 mediciones de altura por planta que fueron luego promediadas.

Desempeño reproductivo. Mensualmente, desde septiembre a marzo, se registró el número de cañas florales en las 15 plantas de cada tratamiento cosechadas en marzo 2013. El número total de cañas florales corresponde a la sumatoria de las cañas registradas previo a la defoliación, más el número máximo durante el período de recuperación. Como segundo elemento asociado a la reproducción se consideró la propagación vegetativa. En este sentido se cuantificó el número de macollos presentes al momento de la cosecha.

Todas las variables fueron analizadas mediante ANOVA y contrastes ortogonales lineales, ($p < 0,05$), utilizando el programa SAS (9.0). Los contrastes se realizaron para comparar (1) control *versus* defoliación (promedio entre los tratamientos de 3 cortes y 5 cortes), y (2) respuesta frente a la frecuencia de cortes (3 *versus* 5 cortes). En todos los casos se identificaron los valores anormales (outliers) mediante la función de Mahalanobis.

Tasa de crecimiento relativo (TCR). La TCR se calculó con sus errores estándar y sus intervalos de confianza (95%) de acuerdo a Hunt et al. (2002). Para este cálculo solo se consideró la biomasa aérea en pie. Para el tratamiento de 3 cortes, se utilizó como biomasa T_0 (biomasa inicial) a la obtenida en la cosecha del 12 de diciembre de 2012, y como T_1 (biomasa final) la biomasa obtenida el 24 de enero de 2013, con un período de recuperación de 43 días. Para el tratamiento de 5 cortes, la biomasa T_0 correspondió a la fecha del 24 de enero de 2013, y la T_1 a la del 15 de marzo de 2013; el período de recuperación fue de 50 días. La diferencia en las fechas utilizadas para la obtención de la biomasa T_1 se debe a la necesidad de contemplar un período equivalente de recuperación post defoliación (Oosterheld y McNaughton, 1991; Ferraro y Oosterheld, 2002).

Para evaluar si las plantas defoliadas compensaron la TCR se utilizó la fórmula de Hilbert et al. (1981). Esta fórmula permite calcular la TCR que requieren las plantas defoliadas para compensar la biomasa removida:

$$Rg = \{\ln(eR \cdot \Delta t - G) - (\ln 1 - G)\} / \Delta t$$

Donde Rg = TCR de plantas defoliadas, R = TCR de las plantas control, G es la intensidad de defoliación (en este caso 50% de la biomasa en pie) y t es el tiempo de recuperación (43 días: 3 cortes, y 50 días: 5 cortes).

Tabla 1. Valores medios \pm desvío estándar para las variables de crecimiento de *Poa spiciformis* bajo dos tratamientos de frecuencia de defoliación (3 cortes y 5 cortes) y el control sin defoliar. Datos obtenidos para plantas cosechadas el 15 marzo de 2013.

Table 1. Mean values and standard deviation of growth traits in *Poa spiciformis*, for undefoliated control plants, and those clipped either 3 or 5 times during the season. Data are for plants harvested on March 15, 2013.

	Valor medio			Contrastes	
	Control	3 cortes	5 cortes	Control vs Defoliación	3c vs 5c
Número de observaciones	13	13	15		
Biomasa aérea (BAP) (g/planta)	14,95 \pm 5,51	8,01 \pm 2,31	5,81 \pm 2,22	$p < 0,0001^*$	$p = 0,1168$
Biomasa radical (g/planta)	7,30 \pm 2,86	3,64 \pm 1,89	3,09 \pm 1,50	$p < 0,0001^*$	$p = 0,5007$
Biomasa total en pie (BTP) (g/planta)	22,25 \pm 8,0	11,65 \pm 3,59	8,90 \pm 2,97	$p < 0,0001^*$	$p = 0,1747$
Biomasa aérea Acumulada (BAA) (g/planta)	14,95 \pm 5,51	8,77 \pm 2,37	7,85 \pm 2,57	$p < 0,0001^*$	$p = 0,5161$
Biomasa total acumulada (BTA) (g/planta)	22,25 \pm 8,0	12,41 \pm 3,66	10,94 \pm 3,39	$p < 0,0001^*$	$p = 0,4724$
Altura (cm)	16,96 \pm 2,51	11,23 \pm 2,46	7,42 \pm 7,72	$p < 0,0001^*$	$p = 0,0007^*$
Número de tallos	278 \pm 63,80	349 \pm 96,50	303 \pm 128	$p = 0,1660$	$p = 0,2380$
Número de Cañas florales	7,69 \pm 14,70	12 \pm 13,50	7,86 \pm 7,97	$p = 0,5643$	$p = 0,3452$

Resultados de ANOVA y contrastes ortogonales. Los * indican diferencias significativas, $p < 0,05$
ANOVA results and orthogonal contrasts. * Indicates significant differences at $p < 0.05$.

RESULTADOS

Para el período evaluado, *P. spiciformis* no compensó totalmente la biomasa removida bajo los tratamientos de defoliación. La biomasa final aérea, radical y total fue mayor en las plantas no defoliadas, mientras que entre los tratamientos de corte no hubo diferencias significativas (Tabla 1). Esto se observó tanto en la biomasa final en pie (BTP) como en la biomasa total incorporando la biomasa removida en los sucesivos cortes (BTA). Las biomasa aérea y total en el tratamiento de 3 cortes presentaron una compensación parcial mínima, considerando que la biomasa en pie alcanzó el 53 y 52%, respectivamente, de la biomasa de las plantas no defoliadas. La biomasa de las plantas con 5 defoliaciones al final del período representó menos del 50% de aquella en el control (40% biomasa total y 38% biomasa aérea). En ambos tratamientos de defoliación la biomasa de raíces se redujo en más del 50%.

Las plantas defoliadas presentaron menor altura que las control. En este caso la frecuencia con que se implementó el tratamiento de defoliación afectó esta variable de crecimiento. Las plantas que fueron cortadas cinco veces fueron las de menor altura, y sólo alcanzaron el 43% de la altura de las plantas control (Tabla 1). En cambio, las plantas con tres defoliaciones presentaron compensación parcial; al final del ensayo la altura representó el 66% en relación al control. Las variables relacionadas con la reproducción no fueron afectadas por la defoliación. La producción de macollos y la producción de panojas fueron similares en todos los casos (Tabla 1).

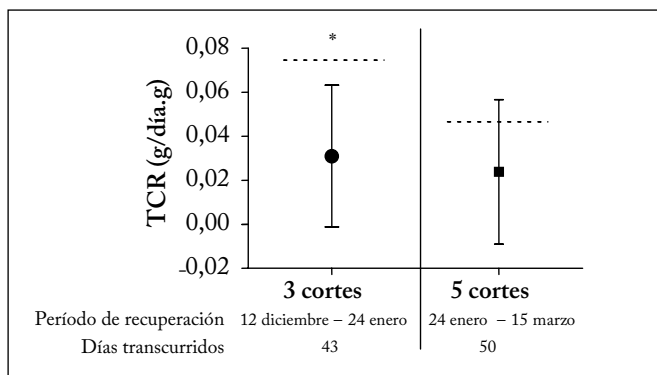


Fig. 1. Tasa de Crecimiento Relativo (TCR) de la porción aérea para plantas con tres y cinco defoliaciones dentro de la estación de crecimiento, valores medios \pm 95% IC. La línea punteada corresponde al valor de TCR para alcanzar la compensación completa, según la fórmula de Hilbert et al. (1981). El * indica que no hubo compensación en la TCR de las plantas defoliadas.

Fig. 1. Relative Growth Rate (RGR) of the aerial plant fraction for plants exposed to three or five clippings in the growing season. Mean values \pm 95% Coefficient Interval. The dotted line corresponds to the Relative Growth Rate necessary to achieve complete compensation according to the formula of Hilbert et al. (1981).

Las plantas con tres defoliaciones no compensaron la TCR en un periodo de 43 días luego del último evento de defoliación. Sin embargo, las plantas con cinco defoliaciones presentaron compensación completa e igualaron la TCR de las plantas no defoliadas, luego de 50 días. Para cada tratamiento el periodo de recuperación correspondió a un momento distinto dentro de la estación de crecimiento. De esta forma, en el periodo de diciembre-enero, cuando la tasa de crecimiento de las plantas no defoliadas fue máxima ($0,060 \pm 0,15$ g/día.g), plantas con tres defoliaciones no alcanzaron estos valores. Mientras que para el periodo febrero-marzo, cuando la TCR de las plantas no defoliadas decreció ($0,031 \pm 0,11$ g/día.g), las plantas con cinco defoliaciones presentaron valores similares (Fig. 1).

DISCUSIÓN

La defoliación afectó diferencialmente las variables de crecimiento evaluadas en *P. spiciformis*. No existió sobrecompensación en ninguna de las variables analizadas; sólo se observó una compensación parcial de la biomasa removida en el tratamiento con tres defoliaciones. La respuesta en la TCR fue variable entre los tratamientos, y pudo ser explicada en función del tiempo de recuperación y el momento dentro de la estación de crecimiento en que se realizó el último corte.

En general, luego de la defoliación suele haber recuperación de la TCR de plantas defoliadas que les permite atenuar los efectos del corte sobre la biomasa total (Ferraro y Oesterheld, 2002). Hay al menos dos factores que condicionan la respuesta compensatoria sobre la TCR: el tiempo de recuperación después de la defoliación (Oesterheld y McNaughton, 1991) y la TCR de las plantas no defoliadas (Hilbert et al., 1981). Con respecto al tiempo de recuperación, Oesterheld y McNaughton (1991), mostraron que la TCR de plantas defoliadas decreció o no se vio afectada en un periodo de 16-24 días post-defoliación; sin embargo, con un periodo de recuperación mas largo (32-40 días) aumentaron la TCR. En nuestro caso, la TCR de plantas defoliadas fue evaluada luego de un periodo mayor a los 40 días, y aun así, las plantas con 3 cortes no compensaron. Esto puede relacionarse con el segundo factor que afecta la TCR: la capacidad compensatoria depende de la TCR de las plantas no defoliadas (Hilbert et al., 1981); cuando se encuentran creciendo cerca de su tasa máxima, lo más probable es que no haya compensación. En el caso de las plantas con 3 cortes el periodo de recuperación coincidió con un momento de máximo crecimiento potencial para la vegetación (diciembre-enero), y por lo tanto no hubo compensación. Por otro lado, las plantas con 5 cortes compensaron durante febrero-marzo, cuando las plantas no defoliadas tienen un menor ritmo de crecimiento. Cabe mencionar que las plantas con 3 cortes tuvieron un periodo de recuperación de 90 días hasta el momento de la cosecha de marzo, y aun así no mostraron compensación completa en la biomasa aérea ni radical.

Si bien es esperable que defoliaciones recurrentes tengan efectos negativos acumulativos sobre la capacidad compensatoria (McNaughton, 1983), en nuestro caso no se observaron diferencias entre 3 y 5 cortes en la mayoría de las variables evaluadas, excepto la altura. Teniendo en cuenta que la altura se redujo en forma directa con la frecuencia de cortes, y que la defoliación no promovió un mayor número de macollos (Noy-Meir, 1993; McNaughton, 1979), el área foliar de las plantas cortadas se vería reducida, lo que contribuiría a explicar parcialmente la falta de compensación en la biomasa aérea.

El rebrote puede tener costos en el desempeño reproductivo porque los meristemas activados después de la defoliación compiten con el desarrollo de flores y frutos por agua, nutrientes y carbohidratos (Mabry y Wayne, 1997). En este caso, *P. spiciformis* fue capaz de mantener el mismo número de varas florales independientemente de la frecuencia de corte. Esto se contrapone con lo observado en otras especies en las cuales el pastoreo redujo la capacidad reproductiva (Strauss y Agrawal, 1999). En la especie forrajera estudiada tanto la propagación vegetativa como la reproductiva podrían ser sostenidas aún bajo situaciones de alta frecuencia de defoliación. Esto sugiere que esta especie puede modificar la asignación de recursos lo que contribuiría a asegurar la producción de tallos y semillas como estrategia de tolerancia al pastoreo. Sin embargo, la supervivencia de la especie en la comunidad vegetal, al menos en parte, dependerá de la interacción entre la frecuencia e intensidad de pastoreo, y la disponibilidad de recursos. Esto enfatiza la necesidad de futuros estudios que incluyan la interacción entre estas variables.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Universidad Nacional de la Patagonia Austral, que aportó el financiamiento para este trabajo. A María Eugenia Vivar y Paula Paredes que colaboraron en la obtención de los datos y a Gabriel Oliva por sus aportes al manuscrito.

REFERENCIAS

- Agrawal, A.A. (2000). Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends in plant science* 5: 309-313.
- Belsky, A.J. (1986). Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist* 127: 870-892.
- Briske, D.D., T.W. Boutton y Z. Wang (1996). Contribution of flexible allocation priorities to herbivory tolerance in C_4 perennial grasses: An evaluation with ^{13}C labeling. *Oecologia* 105: 151-159.
- Briske, D.D. y J.H. Richards (1995). Plant responses to defoliation: A physiological, morphological and demographic evaluation. En: D.J. Bedunah y R.E. Sosebee (eds.), pp. 635-710. *Wildland Plants: Physiological ecology and developmental morphology*. Society for Range Management, Denver, Colorado. 710 p.
- Coughenour, M.B. (1985). Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations and interacting processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 852-863.
- Ferrante, D. (2011). Distribución del agua en el suelo y su relación con la estructura radical y producción de biomasa de tres tipos funcionales, en un pastizal de la Estepa Magallánica seca, Santa Cruz. Magister thesis, UBA, Buenos Aires. 84 p.
- Ferraro, D.O. y M. Oesterheld (2002). Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos* 98: 125-133.
- Hunt, R., D.R. Causton, B. Shipley y A.P. Askew (2002). A Modern Tool for Classical Plant Growth Analysis. *Annals of Botany* 90: 485-488 doi:10.1093/aob/mcf214
- Hawkes, C.V. y J.J. Sullivan (2001). The impact of herbivory on plants in different resource conditions: A Meta-analysis. *Ecology* 82: 2045-2058.
- Hicks, S.L. y R.J. Reader (1995). Compensatory growth of three grasses following simulated grazing in relation to soil nutrient availability. *Canadian Journal of Botany* 73: 141-145.
- Hilbert, D.W., D.M. Swift, J.K. Detling y M.I. Dyer (1981). Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia* 51: 14-18.
- Mabry, C.M. y P.W. Wayne (1997). Defoliation of the annual herb *Abutilon theophrasti*: mechanisms underlying reproductive compensation. *Oecologia* 111: 225-232.
- McNaughton, S.J. (1979). Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist* 113: 691-701.
- McNaughton, S.J. (1983). Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329-336.
- McNaughton, S.J., L. Wallace y M. B. Coughenour (1983). Plant adaptation in an ecosystem context: effects of defoliation, nitrogen, and water on growth of an African C_4 sedge. *Ecology* 64: 307-318.
- Milchunas, D.G., O. Sala y W.K. Lauenroth (1988). A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132: 87-106.
- Noy-Meir, I. (1993). Compensating growth of grazed plants and its relevance to the use of rangelands. *Ecological Applications* 3: 32-34.
- Oesterheld, M. y S.J. McNaughton (1991). Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia* 85: 305-313.
- Oliva, G., A. Cibils, P. Borrelli y G. Humano (1998). Stable states in relation to grazing in Patagonia: A 10-year experimental trial. *Journal of Arid Environments* 40: 113-131.
- Orians, G.H. y O.T. Solbrig (1977). A Cost-Income model of leaves and roots with special reference to arid and semiarid areas. *The American Naturalist* 111: 677-990.
- Paredes, P. (2011). Caracterización funcional de la Estepa Magallánica y su transición a Matorral de Mata Negra (Patagonia Austral) a partir de imágenes de resolución espacial intermedia. Magister thesis. Universidad de Buenos Aires. 114 p.
- Pelliza, A., P. Willems, V. Nakamatsu y A. Manero (1997). En: Somlo, R. (ed). Atlas dietario de herbívoros patagónicos. Prodesar - INTA - GTZ, Bariloche, Argentina, 109 p.
- Strauss, S.Y. y A.A. Agrawal (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Tree* 14: 179-185.
- Wise, M.J. y W.G. Abrahamson (2005). Beyond the compensatory continuum: environmental resource levels and plant tolerance of herbivory. *Oikos* 109: 417-428.