

VARIABILIDAD GERMINATIVA EN SEMILLAS DE DIFERENTES POBLACIONES DE CUATRO ESPECIES DE GRAMÍNEAS NATIVAS DE PATAGONIA: UN ESTUDIO DE CASO EN EL NOROESTE DE CHUBUT

NICOLÁS NAGAHAMA^{1,2,3}, GUILLERMO C. GARCÍA MARTÍNEZ¹, CARLOS G. BUDUBA¹, WALTER OPAZO¹, CECILIA A. CARUSO¹ y GEORGINA CIARI¹

Summary: Germinative variability of seeds from different populations of four species of native grasses from Patagonia: a case study in northwestern Chubut. In this study, we analyzed the quality and germination behavior of seeds from different populations located on a west-east annual precipitation gradient (500 to 150 mm) in four species of native Patagonian forage grasses (*Bromus setifolius*, *Festuca pallescens*, *Hordeum comosum* and *Poa ligularis*), from NW Chubut. We observed differences in weight and percentage of filled seeds at inter- and intra-specific level. The seeds were sown in a common environment and the germination percentage and emergence speed were calculated for species and populations. We present data related to the germination of seeds (harvested in 2015) of these four species and we discuss primarily the results obtained from *P. ligularis*, the species that presented the highest inter-population variability. In *P. ligularis*, a large percentage of seeds from the population of the driest site germinated/emerged in fewer days. This characteristic could be associated with these plants adapting physiologically to germinate, emerge and establish themselves quickly in response to the limited availability of water in this area. The genotypes of this particular population could be used for restoration programs in arid environments with annual rainfall less than 150 mm. Finally, due to the variability observed at least in *P. ligularis*, it is suggested for future breeding programs with these native species it would be necessary to analyze a greater number of populations to select potential seed banks.

Key words: *Bromus setifolius*, Ecotypes, *Festuca pallescens*, Germination, *Hordeum comosum*, *Poa ligularis*.

Resumen: En este estudio se analizó la calidad y el comportamiento germinativo de semillas de diferentes poblaciones localizadas en un gradiente de precipitación anual oeste-este (500 a 150 mm) en cuatro especies de gramíneas forrajeras nativas (*Bromus setifolius*, *Hordeum comosum*, *Festuca pallescens* y *Poa ligularis*), del NO de Chubut. Se estimó el peso y el porcentaje de semillas llenas a nivel inter- e intra-específico. Las semillas fueron sembradas en un ambiente común y se calculó el porcentaje de germinación y la velocidad de emergencia para las especies y las poblaciones. En este trabajo se presentan datos relacionados a la germinación de semillas recolectadas en un año en particular (2015) de estas cuatro especies y se discuten principalmente los resultados obtenidos para *P. ligularis*, la especie que presentó mayor variabilidad entre las poblaciones analizadas. En *P. ligularis* un gran porcentaje de semillas de la población del sitio más árido germinaron/emergieron en menos días. Esta característica podría estar asociada a adaptaciones fisiológicas de las plantas para germinar, emerger y establecerse rápidamente ante la escasa disponibilidad de agua en este sitio. Los genotipos de esta población particular podrían ser utilizados para programas de restauración de ambientes áridos con precipitación media anual menor a 150 mm. Finalmente, debido a la variabilidad observada al menos en *P. ligularis*, se sugiere que para futuros programas de mejoramiento con estas especies nativas sería necesario analizar un mayor número de poblaciones para seleccionar los potenciales bancos de semilla.

Palabras clave: *Bromus setifolius*, Ecotipos, *Festuca pallescens*, Germinación, *Hordeum comosum*, *Poa ligularis*.

¹ Estación Experimental Agroforestal Esquel, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Chacabuco 513, 9200, Esquel, Chubut, Argentina.

² Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET)

³ E-mail: nagahama.nicolas@inta.gob.ar

INTRODUCCIÓN

Uno de los mayores problemas que afectan a los ecosistemas áridos y semiáridos en todo el mundo es su degradación (Heady & Child, 1994; Reynolds *et al.*, 2007). En la Argentina alrededor de un 75% del territorio corresponde a este tipo de ecosistemas, un tercio de los cuales se localizan en la Región Patagónica, abarcando aproximadamente una superficie de 800.000 km², extendiéndose al sur del Río Colorado desde los 37° hasta los 55° de latitud sur y entre los 63° y 74° de longitud oeste. Actualmente, la degradación de los pastizales naturales es el principal inconveniente que enfrenta la actividad pecuaria en la Patagonia Argentina (Soriano & Movia 1986; Paruelo *et al.*, 1993; Tadey, 2006), esencialmente como consecuencia de la ganadería extensiva, en donde los pastizales naturales son el principal recurso forrajero para el ganado doméstico (León & Aguiar, 1985; Soriano & Movia, 1986). El pastoreo, dependiendo de su intensidad y frecuencia, modifica la estructura y el funcionamiento de los pastizales a través de su efecto sobre la demografía de especies vegetales poco resistentes al mismo (Milchunas & Lauenroth, 1993; Bossdorf *et al.*, 2000; Bullock *et al.*, 2001; Landsberg *et al.*, 2003). De esta manera, el reemplazo de especies palatables por no palatables tiene como consecuencia una disminución en la productividad forrajera de los pastizales y por ende la capacidad de carga o receptividad de estos sistemas (Graetz, 1991; Aguiar *et al.*, 1996; Golluscio *et al.*, 1998). Ante esta problemática, es fundamental desarrollar estrategias de rehabilitación de los ecosistemas, basadas principalmente en la recomposición de la cobertura vegetal. El restablecimiento de especies forrajeras nativas en ecosistemas áridos y semiáridos de la región Patagónica es actualmente un desafío multidisciplinar que involucra estudios a diferentes niveles, desde el conocimiento de la variabilidad genética existente en las poblaciones naturales, la selección y mejoramiento de genotipos determinados, hasta el desarrollo de tecnologías apropiada para su implementación. Entre los primeros pasos para llevar a cabo este tipo de iniciativa podemos mencionar la selección de la/s especies de interés y particularmente la evaluación de la variabilidad inter-poblacional natural existente. En macro-ambientes heterogéneos como los patagónicos es posible encontrar ecotipos

vegetales diferenciados por la selección natural, que se caracterizan por sus adaptaciones fisiológicas a ambientes particulares y que pueden expresarse cuando las plantas crecen en un ambiente común (Merrel, 1981).

Para lograr el restablecimiento de especies forrajeras nativas es necesario generar un sistema capaz de auto mantenerse en el tiempo y para ello es fundamental que la vegetación que se utilice para revegetar sea rústica, adaptada a las limitaciones edafo-ambientales existentes en estos ecosistemas áridos-semiáridos y que además sean palatables. Estas características pueden ser encontradas en algunas especies nativas [*B. setifolius* J. Presl var. *pictus* (Hook. f.) Skottsb., *H. comosum* J. Presl, *F. pallescens* (St. Yves) Parodi y *P. ligularis* Nees ex Steud.], que a través de miles de años han logrado establecerse, desarrollarse y reproducirse con éxito en este tipo de ambientes.

El objetivo de este estudio es aportar conocimiento acerca de la variabilidad inter- e intra- específica en la germinación/emergencia de diferentes poblaciones de 4 especies de gramíneas nativas con valor forrajero en el noroeste del Chubut.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal

Se recolectaron 100 g de semillas de *B. setifolius*, *F. pallescens*, *H. comosum* y *P. ligularis* en el mes de enero de 2015 en diferentes sitios ubicados bajo un gradiente pluviométrico (150 a 500 mm; Tabla 1). En el sitio con menor precipitación media anual (LA, 150 mm) no fueron encontrados especímenes de *F. pallescens*, debido a que esta especie se encuentra restringida a zonas de mayor precipitación o altitud. Por este motivo, el gradiente para esta especie fue de 300-500 mm (Tabla 1). Las semillas fueron almacenadas a temperatura ambiente en bolsas de papel al resguardo de la humedad y la luz. Los especímenes fueron taxonómicamente identificados en base a material bibliográfico (Correa, 1978; Zuloaga *et al.*, 2012). El porcentaje de semillas llenas (PSL) fue determinado manualmente bajo microscopio estereoscópico Leica L2 (Leica Microsystems Inc.) a partir de un total de 19314 semillas analizadas (entre 506 y 2056 semillas por población).

Tabla 1. Localización y caracterización climática de los 5 sitios en donde se identificaron las poblaciones para la recolección de semillas. Precipitación media (Pm), precipitación acumulada (Pa), temperatura media anual (Tm), índice de aridez de De Martonne (IA), Balance hídrico directo (BH). Sitios: Cronómetro (CR), Yagüe (YA), A° Pescado (AP), La Cancha (LC) y La Anita (LA).

Población	Coord. GPS	Altitud (msnm)	Pm Anual Histórico (mm)	Pm 2014 (mm)	Pa Nov-Ene Histórico (mm)	Pa Nov-Ene 2014-2015 (mm)	Tm Histórica (°C)	IA	BH
CR	43°14'19" S 71°04'54" W	875	500	553	56,4	54,7	8,5	25,68	-100
YA	42°57'11" S 71°12'37" W	748	450	486	74,1	31,2	9,5	24,36	-150
AP	43°02'49" S 70°58'02" W	679	350	348	25,8	8	9,5	16,67	-300
LC	42°47'52" S 70°57'22" W	778	300	324	29,1	31	9,5	14,1	-350
LA	43°00'45" S 70°39'40" W	626	150	154	22,6	15,1	10,5	7,32	-475

Condiciones de germinación

En base a resultados obtenidos en experiencias previas, las semillas (llenas) fueron estratificadas (4°C) en cama húmeda durante 7 días para interrumpir su dormición. Luego fueron sembradas en bandejas plásticas de 30 celdas de 250 ml (5 semillas en cada celda) sobre un sustrato compuesto por arena volcánica:turba en proporción 3:1, respectivamente. Cada semilla fue enterrada a una profundidad igual al largo de la misma. En total se sembraron 3200 semillas de manera simultánea, 200 de cada una de las 16 poblaciones bajo las mismas condiciones ambientales. Los ensayos de germinación/emergencia se llevaron a cabo en un invernáculo automatizado ubicado en el Campo Experimental de la Estación Experimental Agroforestal Esquel (INTA), localizado a 531 m s. n. m. a los 43°07'24" de latitud sur y 71°32'59" de longitud oeste, durante el mes de febrero de 2015. La temperatura media registrada dentro del invernáculo durante los 30 días en que se llevó a cabo el ensayo fue de 21°C con una máxima de 43°C y una mínima de 2°C. Durante todo el ensayo se utilizó riego por micro aspersión para mantener húmedo el sustrato (8 riegos diarios de 1 min). Se realizaron conteos de las semillas germinadas/emergidas con intervalos de 2 a 7 días durante el transcurso del ensayo. Para cada especie y población se calculó el porcentaje de emergencia total (PET) y el tiempo de emergencia

(TE₅₀), como el número de días necesarios para la emergencia del 50% de las semillas totales germinadas al finalizar el ensayo. El TE₅₀ para cada una de las poblaciones fue calculado mediante interpolación lineal. En este estudio, la germinación fue asociada a la emergencia del coleóptilo.

Datos meteorológicos

Se obtuvieron los datos de altitud, precipitación media (Pm) para el año de recolección de las semillas e histórica, precipitación acumulada (Pa) entre los meses de noviembre, diciembre y enero para el período 2014-2015 y el histórico, temperatura media anual (Tm), índice de aridez de De Martonne (IA) y balance hídrico directo (BH) para cada sitio en donde se recolectaron las poblaciones (Tabla 1). Los datos de precipitación y temperatura fueron registrados por estaciones meteorológicas localizadas en cada uno de los sitios estudiados. El IA y BH se obtuvo del Atlas Climático Digital de la República Argentina (Bianchi & Cravero, 2010). El IA se calculó a partir de la siguiente fórmula: $IA = P/[tm+10]$, en donde (P) representa la precipitación media anual en mm y (tm) temperatura media anual en °C. Valores menores de IA indican una mayor aridez. El BH se obtuvo calculando la diferencia entre precipitación y evapotranspiración potencial anual (P-EP). La EP fue obtenida mediante el método de Thornthwaite (1948).

RESULTADOS

Los datos de semillas de las diferentes especies y poblaciones analizadas se detallan en la Tabla 2. Los mayores PSL promedio se observaron en *H. comosum* (74,5%) y *B. setifolius* (69,3%) y los menores en *F. pallescens* y *P. ligularis* (33,9% y 22,3%, respectivamente; Fig. 1). Los PET variaron de 97,5-100% en *B. setifolius*, 96-99% en *H. comosum* (excepto en AP), 50-81,5% en *P. ligularis* y 67,5-80,5% en *F. pallescens*, considerando los 4 sitios de recolección (Tabla 2).

Bromus setifolius var. *pictus*, *F. pallescens* y *H. comosum* (excluyendo la población AP para esta especie) presentaron una variabilidad relativamente baja en el PET y el TE_{50} entre las poblaciones analizadas (Tabla 2, Fig. 2 A-C, 3). En *B. setifolius*, el PET en diferentes poblaciones fue de 97,5% para CR, 98,5% para LA, 99,5% para LC y de 100% para AP. En esta especie el TE_{50} en todas las poblaciones se observó entre los días 5 y 9, habiendo emergido al día 5 un 23% de las semillas de CR, un 2% de LC y nula emergencia en AP y LA (Tabla 2, Fig. 2A).

En *F. pallescens*, el PET de cada población fue

de 67,5% para YA, 77% para CR, 77,5% para AP y 80,5% para LC. El TE_{50} se alcanzó entre los días 9 y 12 en las 4 poblaciones, con la mayor diferencia al día 12, con porcentajes de emergencia de 62,7% para YA, 69,7% para LC, 77,3% para CR y 79,3% para AP (Tabla 2, Fig. 1 y 2C).

Para *H. comosum* el PET entre poblaciones fue de 19% para AP, 96% para CR y 99% tanto para LC como para LA. El TE_{50} se alcanzó entre los días 1 y 5 para todas las poblaciones, excepto para AP. A los 5 días se observó la mayor diferencia en el porcentaje de germinación absoluta, 31,6% para AP, 69% para CR, 70% para LC y 95% para LA (Tabla 2, Fig. 2B).

La especie que presentó mayor variabilidad tanto en el PET como en el TE_{50} entre poblaciones fue *P. ligularis* (Tabla 2, Fig. 2D, 3). Los PET fueron de 50% para LC, 58,5% para AP, 77% para CR y 81,5% para LA. En esta especie la mayor diferencia se observó en el TE_{50} , alcanzándose entre los 9-12 días en LA y entre los 12-16 días en CR, AP y LC. A su vez, se observó que las semillas de la población LA emergieron considerablemente con mayor velocidad a lo largo de todo el ensayo (Fig. 2D).

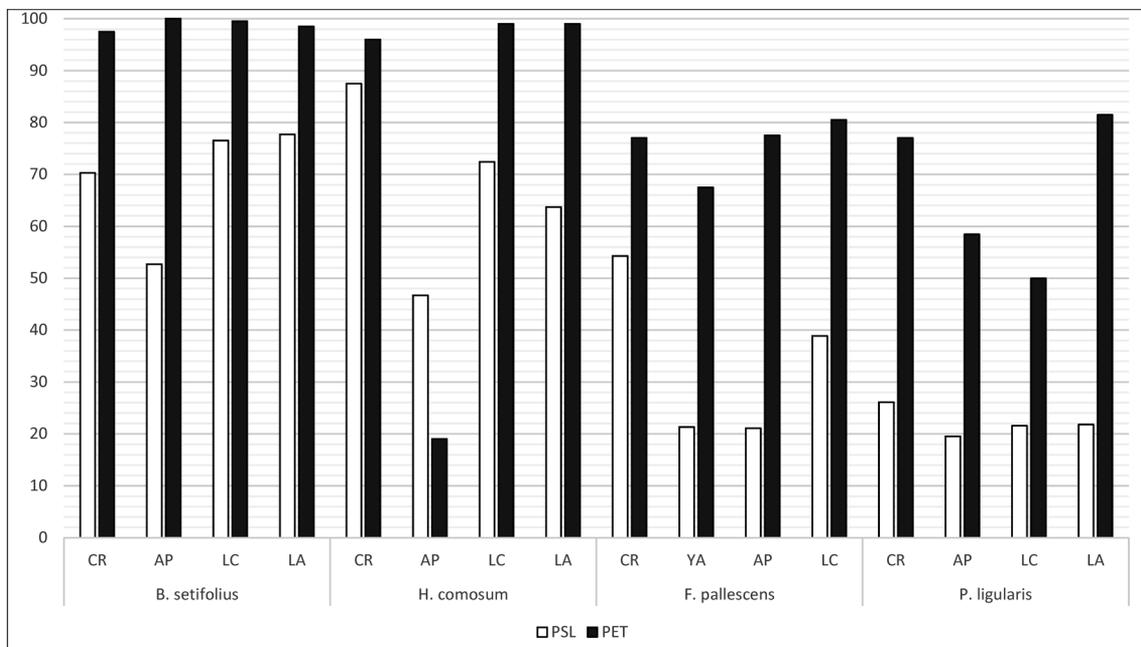


Fig. 1. Porcentajes de semillas llenas (PSL) y de emergencia total (PET) de las especies analizadas por poblaciones: Cronómetro (CR), Yagüe (YA), Arroyo Pescado (AP) y La Cancha (LC).

Tabla 2. Datos de semillas de las diferentes especies y poblaciones analizadas. Porcentaje de semillas llenas (PSL), porcentaje de emergencia total (PET), coeficiente de variación (CV). Los valores de TE50 por población fueron calculados mediante interpolación lineal. (*) Sin considerar la población AP.

Especie	Poblaciones analizadas	Semillas llenas	Semillas vanas	PSL	PSL por especie	Peso 1000 semillas (g)	Peso 1000 semillas por especie (g)	PET	PET por especie	CV PET por especie	TE50	TE50 por especie	CV TE50 por especie
<i>F. pallescens</i>	CR	877	476	401	54,3	2,4		77			8,3		
	YA	1923	409	1514	21,3	2	2,37	67,5	75,6	7,45	8,1	8,7	6,8
	AP	2000	420	1580	21,1	2,5		77,5			9,4		
	LC	1375	535	840	38,9	2,6		80,5			8,9		
	CR	1096	771	325	70,3	10,8		97,5			6,5		
<i>B. setifolius</i>	AP	835	440	395	52,7	9,3	8,77	100	98,9	1,12	7,1	7	5,1
	LC	549	420	129	76,5	7,5		99,5			7,2		
	LA	566	440	126	77,7	7,5		98,5			7,3		
	CR	506	443	63	87,5	4,6		96			3,9		
	AP	857	400	457	46,7	3,2	4,5*	19	98,0*	1,77*	6,3	3,6*	12,7*
<i>H. comosum</i>	LC	566	410	156	72,4	4,3		99			3,9		
	LA	659	420	239	63,7	4,5		99			3,1		
	CR	1534	400	1134	26,1	0,3		77			14,9		
<i>P. ligularis</i>	AP	2056	400	1656	19,5	0,2	0,37	58,5	66,8	22,41	12,9	12,9	17,5
	LC	1895	410	1485	21,6	0,4		50			13,9		
	LA	2020	440	1580	21,8	0,6		81,5			9,7		

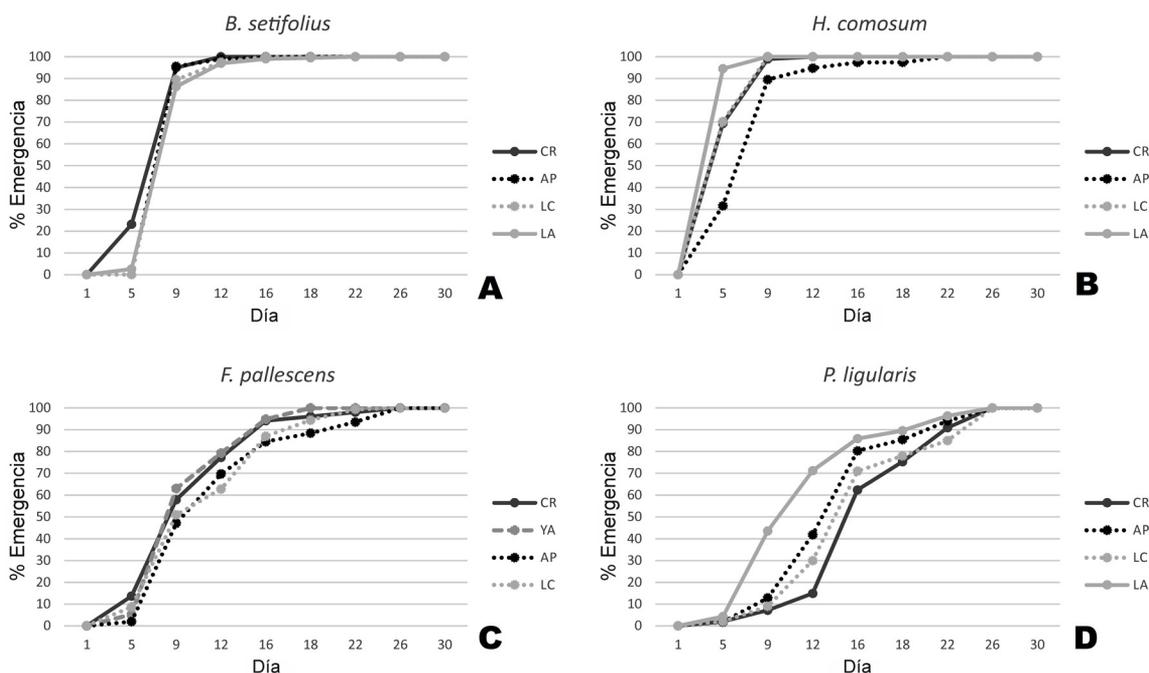


Fig. 2. Porcentaje de germinación acumulada absoluta de semillas de las diferentes poblaciones de cada una de las especies en el transcurso de 30 días.

Cabe destacar que la mortalidad en los individuos de las 4 especies que germinaron durante el experimento (30 días) fue nula. La tabla de emergencia acumulada de las diferentes especies y poblaciones a través del tiempo puede observarse en el Apéndice 1.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En este estudio de caso llevado a cabo el noroeste de Chubut se propuso explorar la variabilidad en la germinación en un ambiente común de semillas recolectadas en un año en particular (2015), utilizando especies de gramíneas nativas que poseen un alto valor forrajero (encontrándose entre las de mayor preferencia por el ganado ovino en Patagonia; Golluscio *et al.*, 1998; Rotundo & Aguiar, 2004).

Los resultados indican que existe variabilidad en cuanto a la calidad de semillas, porcentajes de germinación-emergencia y velocidad de emergencia a nivel inter-específico en general e intra-específico (inter-poblacional), particularmente en *P. ligularis*.

Bromus setifolius var. *pictus* independientemente de la población analizada es una especie con alto PSL, PET y bajo TE_{50} , por lo que cualquiera de las poblaciones estudiadas podrían ser seleccionadas como banco de semillas para futuros ensayos que podrían implicar la selección de otras características de importancia productiva como calidad, tasa de crecimiento, etc. Aunque la población AP

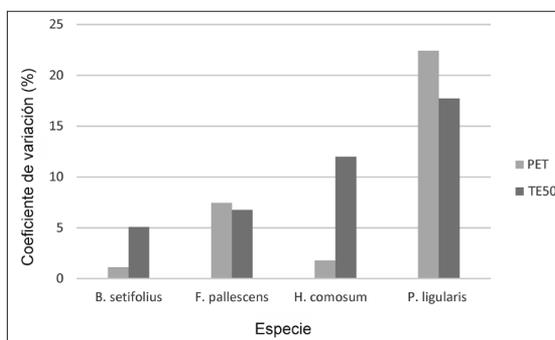


Fig. 3. Coeficiente de variación inter-poblacional del porcentaje de emergencia total (PET) y del tiempo de emergencia (TE_{50}) de las 4 especies estudiadas.

también presentó un PET elevado, se la podría descartar por su menor PSL, en comparación a las otras poblaciones, al menos teniendo en cuenta las condiciones climáticas para cada sitio en el período 2014/2015. Estos valores obtenidos en situaciones experimentales de temperatura y humedad óptimas difieren de los resultados reportados en trabajos previos, en los cuales para *B. setifolius* se registró a campo una germinación promedio considerablemente menor (51%) en la localidad de Río Mayo, al sur de la provincia de Chubut (45°14'10''S, 70°11'60''O, 500 m s.n.m., precipitación media anual 152 mm; Cipriotti *et al.* 2008). Estos autores sugieren mediante modelos de análisis de simulación de la dinámica del agua del suelo, que disminuciones de hasta un 80% en las precipitaciones no modificarían sensiblemente su germinación en la estepa patagónica.

Entre las poblaciones de *F. pallescens* los mayores PET se observaron para CR, AP y LC, entre ellas CR mostró además un PSL considerablemente mayor a las demás poblaciones. Sin embargo, cabe destacar que los PET observados en las poblaciones analizadas en este estudio resultaron ser más bajos que los obtenidos en estudios previos para semillas de otra población localizada al sur de la provincia de Chubut (43° 63' S, 71° 25' O, 700 m s.n.m., precipitación media anual 374 mm), que presentaron un porcentaje de germinación del 99,5% en condiciones experimentales (Defosse *et al.*, 1997).

De las 4 especies analizadas en este estudio *H. comosum* fue la que emergió con mayor velocidad. En estudios previos se ha determinado que la tasa de germinación en esta especie es acelerada y sincronizada, respondiendo linealmente a la temperatura hasta los 25 °C (Gundel *et al.*, 2012). Por otra parte, estos autores registraron que el peso promedio de 1000 semillas (de 3 poblaciones: Bariloche, 41°70' S, 71°17'O; Montoso, 42°26'S, 71°50'O y Tecka, 43°29'S, 70°49'O) fue de 2,9 g, menor que el rango de los valores promedios obtenidos en las 4 poblaciones analizadas en este estudio (3,2-4,6 g). Las semillas de la población AP se diferenciaron notablemente de las otras 3 poblaciones, siendo de menor peso, PSL y PET. En base a lo sugerido por Boyd & Brum (1983) y Vilá & Lloret (2000) en donde la calidad de semillas en ciertas especies podría estar limitada por la disponibilidad de agua durante la floración

y fructificación, las escasas precipitaciones registradas en este sitio (AP) durante los períodos de desarrollo de flores y semillas (noviembre-2014/enero-2015), podrían haber afectado de manera negativa su desarrollo (reflejados en los valores observados, Tabla 2, Fig. 2B). La precipitación media de los últimos 10 años en los meses de noviembre, diciembre y enero para este sitio es de 6,9, 13,6 y 5,3 mm, respectivamente y particularmente en el período nov-2014/ene-2015 las precipitaciones fueron extremadamente escasas (8 mm acumulados para los 3 meses). En las demás especies las semillas de la población AP también mostraron valores menores de PSL (en relación al resto de las poblaciones de la misma especie), sin embargo el PET no pareció verse afectado.

En *P. ligularis*, las semillas de la población LA fueron las que mostraron una mayor velocidad y porcentaje de emergencia. Estos valores podrían estar asociados a adaptaciones fisiológicas de estas plantas para germinar, emerger y establecerse rápidamente ante una mínima disponibilidad de agua en el sistema, debido a que esta población se localiza en una zona extremadamente árida (Tabla 1). Las poblaciones de plantas pueden responder a la sequía por la plasticidad fenotípica o adaptación. Esta heterogeneidad del medioambiente tiene el potencial de influir en la distribución de la variación genética entre subpoblaciones a través de varios procesos evolutivos, incluyendo la selección natural (Silvertown & Doust, 1997). Cabe señalar que las semillas de la población LA de *H. comosum* también presentaron una germinación acelerada en comparación a las de las otras poblaciones a los 5 días, aunque a partir de los 9 días los porcentajes fueron similares (Fig. 2B; excluyendo a la población AP). En el caso de *B. setifolius*, las semillas que emergieron con mayor velocidad no fueron las de LA, sino que fueron las de la población CR, esto puede deberse a que estas semillas fueron considerablemente de mayor tamaño y peso que las de las otras poblaciones, sin embargo, a partir de los 9 días el porcentaje de emergencia en las 4 poblaciones fue similar (Tabla 2, Fig. 2A).

La variabilidad encontrada en las poblaciones de *P. ligularis* analizadas coincide con lo sugerido por Rotundo (2005) y Rotundo *et al.* (2015), que luego de analizar 8 poblaciones (desde San Luis hasta el sur de Chubut) encontraron una gran variación fenotípica en los parámetros fisiológicos de la

germinación en esta especie. Estas diferencias a nivel poblacional en *P. ligularis* sugiere que para futuros ensayos de restablecimiento y/o mejoramiento es de gran importancia realizar caracterizaciones en un mayor número de poblaciones, especialmente en las que se localizan en sitios con condiciones ambientales extremas (ej. mayor aridez).

Cabe señalar que los resultados obtenidos en este estudio fueron para condiciones experimentales. A campo, los porcentajes de germinación también están relacionados a las condiciones ambientales anuales de cada sitio, debido a que en los ecosistemas áridos el agua y la temperatura serían los principales controles de la germinación (Fisher & Turner, 1978; Lauenroth *et al.*, 1994; Schwinning *et al.*, 2005; Rotundo *et al.*, 2015). En este trabajo, la comparación de germoplasma proveniente de sitios con regímenes de precipitaciones diferentes en una misma condición evidenció la existencia de variabilidad en la germinación a nivel inter- e intra-específico (inter-poblacional), al menos para las semillas de las 4 especies producidas en un mismo año (verano 2014-2015). Esta variabilidad puede deberse a las condiciones edafo-climáticas particulares en las que se desarrollaron las semillas en cada sitio, o a una variabilidad genética que representaría un atributo clave en la capacidad de las especies para adaptarse a la heterogeneidad espacial (Endler, 1986). Las diferentes condiciones ambientales, como la exposición al sol, la altitud y la heterogeneidad del suelo, pueden generar diferentes presiones de selección que llevan a la diferenciación genética de ecotipos determinados (Linhart & Grant, 1996).

En este contexto, la combinación de los efectos de selección natural modelados por el ambiente local y la selección artificial para caracteres agronómicos, podría conducir a cultivares aptos para aumentar la productividad de los pastizales (Theunissen 1997; M'Seddi *et al.*, 2002). Esto permitirá a futuro el desarrollo de programas de restablecimiento de especies nativas en ecosistemas degradados.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo está enmarcado en el proyecto: "Tecnologías de manejo de pastizales naturales desarrolladas: Ensayos de restablecimiento de cuatro especies forrajeras nativas en ecosistemas

semiáridos del noroeste de Chubut"; apoyo al desarrollo del área geográfica meseta del NO del Chubut, PATSU-1291206, otorgado por el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Se agradece al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET) por el otorgamiento de una beca posdoctoral a N.N. A los productores agropecuarios de la región que permitieron el acceso a sus establecimientos para la recolección del material utilizado en este estudio.

BIBLIOGRAFÍA

- AGUIAR, M. R., J. M. PARUELO, O. E. SALA & W. K. LAUENROTH. 1996. Ecosystems responses to changes in plant functional type composition: An example from the Patagonian steppe. *J. Veg. Sci.* 7: 381-390.
- BIANCHI, A. R. & S. C. CRAVERO. 2010. *Atlas climático digital de la República Argentina*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Salta.
- BOSSDORF, O., F. SCHURR & J. SCHUMACHER. 2000. Spatial patterns of plant association in grazed and ungrazed shrublands in the semi-arid Karoo, South Africa. *J. Veg. Sci.* 11: 253-258.
- BOYD, R. S. & G. D. BRUM. 1983. Predispersal reproductive attribution in a Mojave Desert population of *Larrea tridentata*. *Am. Midl. Nat.* 110: 14-24.
- BULLOCK, J. M., R. F. PYWELL, M. J. W. BURKE & K. J. WALKER. 2001. Restoration of biodiversity enhances agricultural production. *Ecol. Lett.* 4: 185-189.
- CIPRIOTTI, P. A., P. FLOMBAUM, O. E. SALA & M. R. AGUIAR. 2008. Does drought control emergence and survival of grass seedlings in semi-arid rangelands?: An example with a Patagonian species. *J. Arid Environ.* 72: 162-174.
- CORREA, M. N. 1978. *Flora Patagónica*. Tomo VIII, parte III: Gramineae. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires.
- DEFOSSÉ, G. E., R. ROBBERECHT & M. B. BERTILLER. 1997. Seedling dynamics of *Festuca* spp. in a grassland of Patagonia, Argentina, as affected by competition, microsites, and grazing. *J. Range Manage.* 50: 73-79.
- ENDLER, J. A. 1986. Natural selection in the wild (No. 21). Princeton University Press, Princeton.
- FISHER, R. A. & N. C. TURNER. 1978. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 29: 277-317.
- GOLLUSCIO, R., A. DEREGIBUS & J. PARUELO. 1998. Sustainability and range management in the

- Patagonian Steppes. *Ecología Austral* 8: 265-284.
- GRAETZ, R. D. 1991. Desertification: a tale of two feedbacks. In: MOONEY H. A. *et al.* (eds.), *Ecosystem experiments*, pp 59-87. Wiley Press, New York.
- GUNDEL, P. E., J. G. N. IRISARRI, N. S. SORZOLI, C. E. MOSSO, G. GARCÍA-MARTÍNEZ & R. GOLLUSCIO. 2012. Germination requirements of two sheep-preferred grasses (*Hordeum comosum* and *Koeleria vurilochensis* var. *patagonica*) from semiarid Patagonian steppes. *J. Arid Environ.* 78: 183-186.
- HEADY, H. & R. D. CHILD. 1994. *Rangeland ecology and management*. Westview Press, Boulder.
- LANDSBERG, J., C. D. JAMES, S. R. MORTON, W. J. MÜLLER & J. STOL. 2003. Abundance and composition of plant species along grazing gradients in Australian rangelands. *J. Appl. Ecol.* 40: 1008-1024.
- LAUENROTH, W. K., O. E. SALA, D. P., COFFIN & T. B. KIRCHNER. 1994. The importance of soil water in the recruitment of *Bouteloua gracilis* in the shortgrass steppe. *Ecol. Appl.* 4: 741-749.
- LEÓN, R. J. C. & M. R. AGUIAR. 1985. El deterioro por uso pastoril en estepas herbáceas patagónicas. *Phytocoenologia* 13:181-196.
- LINHART, Y. B. & M. C. GRANT. 1996. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 237-277.
- M'SEDDI, K., M. VISSER, M. NEFFATI, D., REHEUL & M. CHAÏEB. 2002. Seed and spike traits from remnant populations of *Cenchrus ciliaris* L. in South Tunisia: high distinctiveness, no ecotypes. *J. Arid Environ.* 50: 309-324.
- MERREL D. J. 1981. Ecological Genetics. University of Minnesota Press, 500 pp.
- MILCHUNAS, D. G. & W. K. LAUENROTH. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global source. *Ecol. Monogr.* 63: 328-366.
- PARUELO, J. M., M. B. BERTILLER, T. M. SCHLICHTER & F. R. CORONATO. 1993. Secuencias de deterioro en distintos ambientes Patagónicos. Su caracterización mediante el modelo de estados y transiciones. Convenio Argentino-Alemán, Cooperación técnica INTA-GTZ. Lucha contra la Desertificación en la Patagonia a través de un sistema de monitoreo ecológico (LUDEPA-SME).
- REYNOLDS, J. F., D. M. STAFFORD SMITH, E. F. LAMBIN, B. L. TURNER, M. MORTIMORE, S. P. BATTERBURY, T. E. DOWNING, H. DOWLATABADI, R. J. FERNÁNDEZ, J. E. HERRICK, E. HUBER-SANNWALD, H. JIANG, R. LEEMANS, T. LYNAM, F. T. MAESTRE, M. AYARZA & B. WALKER. 2007. Global Desertification: Building a Science for Dryland Development. *Science* 316: 847-851.
- ROTUNDO, J. L. 2005. Estudios poblacionales de *Poa liguaris*, una gramínea de zonas áridas amenazada por sobrepastoreo (Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires).
- ROTUNDO, J. L. & M. R. AGUIAR. 2004. Vertical seed distribution in soil constrains regeneration processes of *Bromus pictus* in a Patagonian steppe. *J. Veg. Sci.* 15: 514-522.
- ROTUNDO, J. L., M. R. AGUIAR & R. BENECH-ARNOLD. 2015. Understanding erratic seedling emergence in perennial grasses using physiological models and field experimentation. *Plant. Ecol.* 216:143-156.
- SCHWINNING, S., B. I. STARR & J. R. EHLERINGER. 2005. Summer and winter drought in a cold desert ecosystem (Colorado Plateau) Part I: effects on soil water and plant water uptake. *J. Arid Environ.* 60: 547-566.
- SILVEERTOWN, J. & J. L. DOUST. 1997. *Introduction to plant population biology*. Blackwell Science, London.
- SORIANO, A. & C. MOVIA. 1986. Erosión y desertización en la Patagonia. *Interciencia* 11: 77-83.
- TADEY, M. 2006. Grazing without grasses: Effects of introduced livestock on plant community composition in an arid environment in northern Patagonia. *Appl. Veg. Sci.* 9: 109-116.
- THEUNISSEN, J. D. 1997. Selection of suitable ecotypes within *Digitaria eriantha* for reclamation and restoration of disturbed areas in southern Africa. *J. Arid Environ.* 35: 429-439.
- THORNTHWAITE, C. W. 1948. An approach toward a rational classification of climate. Reprinted from *The Geographical Review* 38: 55-94.
- VILÁ M. & F. LLORET. 2000. Seed dynamics of the mast seeding tussock grass *Ampelodesmos mauritanica* in mediterranean shrublands. *J. Ecol.* 88: 479-491.
- ZULOAGA F. O., Z. E. RÚGOLO DE AGRASAR & A. M. ANTON (eds.). 2012. *Flora vascular de la República Argentina*, Vol. 3, Tomos 1 y 2. Gráficamente Ediciones, Córdoba.

Recibido el 24 de agosto de 2015, aceptado el 02 de diciembre de 2015.

Apéndice 1. Tabla de emergencia acumulada de las diferentes especies y poblaciones.

Especie	Poblaciones	N°germinados/Día								
		1	5	9	12	16	18	22	26	30
<i>F. pallescens</i>	Cronómetro	0	21	89	119	145	148	151	154	154
	Yagüe	0	7	85	107	128	135	135	135	135
	A° Pescado	0	3	73	108	131	137	145	155	155
	La Cancha	0	14	82	101	140	152	160	161	161
<i>B. setifolius</i>	Cronómetro	0	45	185	195	195	195	195	195	195
	A° Pescado	0	0	191	198	199	200	200	200	200
	La Cancha	0	0	178	194	199	199	199	199	199
	La Anita	0	5	170	191	195	196	197	197	197
<i>H. comosum</i>	Cronómetro	0	133	190	192	192	192	192	192	192
	A° Pescado	0	12	34	36	37	37	38	38	38
	La Cancha	0	139	198	198	198	198	198	198	198
	La Anita	0	187	198	198	198	198	198	198	198
<i>P. ligularis</i>	Cronómetro	0	3	11	23	96	116	140	154	154
	A° Pescado	0	2	15	49	94	100	110	117	117
	La Cancha	0	2	9	30	71	78	85	100	100
	La Anita	0	7	71	116	140	146	157	163	163