

BIOLOGIA POBLACIONAL DEL GRAMON: 2. BIOMASA, ASIGNACION DE RECURSOS Y AMBIENTE ⁽¹⁾.

R. SARANDON

Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva y División Plantas Vasculares.
Museo de La Plata, 1900 La Plata, Argentina.

Recibido: 15 de agosto, 1989. Aceptado: 5 de marzo, 1990.

RESUMEN

Con el objeto de determinar el patrón de variación en la biomasa y en la asignación de recursos del gramón (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) en relación a las características ambientales presentes en el área pampeana se estudiaron 14 poblaciones. Se obtuvieron estimaciones de la biomasa total y de las proporciones relativas en material aéreo, subterráneo y reproductivo, así como datos edáficos y climáticos de cada sitio. Los resultados indican que: 1) hay diferencias significativas en la biomasa y en la asignación de recursos (porcentajes de aéreo, subterráneo y reproductivo) de las poblaciones de gramón del área pampeana, permitiendo identificar 3 grupos de poblaciones con una alta, moderada y baja biomasa. 2) un análisis de regresión múltiple mostró que: la biomasa total, aérea y subterránea no presentó dependencias significativas con respecto a las variables climáticas y/o edáficas. 3) la biomasa reproductiva y la asignación de recursos lograron ajustes significativos con algunas variables edáficas más no climáticas.

Se concluye que las características ambientales consideradas (climáticas y/o edáficas) explican solo parcialmente el patrón de variación en la biomasa y asignación de recursos entre las poblaciones de gramón muestreadas. Esto sugiere la existencia de diferencias genéticas entre las poblaciones y pone en relieve la importancia de la historia del uso de la tierra en la determinación de dicho patrón.

Palabras claves: Agroecosistema, análisis de regresión múltiple, asignación de recursos, *Cynodon dactylon*, maleza.

SUMMARY

POPULATION BIOLOGY OF BERMUDA GRASS: 2. BIOMASS, RESOURCE ALLOCATION AND ENVIRONMENT

In order to establish the pattern of variation in biomass and resource allocation of Bermuda Grass, (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) in relation to the environmental conditions found in the pampean area, 14 populations were studied. Total biomass and relative proportions in aerial, subterranean and reproductive tissue, as well as edaphic and climatic data for each population and site were obtained. The results showed that:

1) There are significant differences in total biomass and resource allocation (relative proportions in aerial, subterranean and/or reproductive tissue) among populations. They can be classified as being a population with a high, median or low biomass in the area.

2) A multiple regression analysis showed that total, aerial and subterranean biomass do not have any significant dependence on the climatic or edaphic conditions at each site.

3) On the other hand, reproductive biomass and resource allocation showed a significant relationship with edaphic but not climatic conditions.

It is concluded that the environmental conditions tested (climatic and/or edaphic) explain only partially the pattern of variation in abundance and resource allocation among the populations of Bermuda Grass sampled. This suggests genetic differences among populations and points out the importance of land history use in determining that pattern.

Key-words: Agroecosystem, *Cynodon dactylon*, resource allocation, multiple regression analysis, weed.

(1) El presente trabajo es parte de la Tesis presentada en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata para optar al Título de Doctor en Ciencias Naturales (Orientación Ecología).

INTRODUCCION

Si visualizamos a una planta como un sistema de captación de recursos y de su reinversión en estructuras particulares que cumplen funciones alternativas, el grado de adaptación de una población a un medio dado podrá evaluarse por el éxito con que obtiene recursos bajo dichas condiciones en competencia con las otras especies acompañantes (Townsend & Calow, 1981; Dirzo & Sarukhán, 1984). En este sentido, la asignación alternativa de los materiales a los distintos órganos puede dar una pauta de la habilidad competitiva en la captación de los diferentes recursos (luz, agua, nutrientes, espacio, etc.) (Grime, 1979; Schulze & Chapin, 1987) y, en consecuencia, de la agresividad de una maleza.

En un trabajo anterior (Sarandón, 1988) se analizó la afinidad morfológica entre varias poblaciones de gramón (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) creciendo en distintas condiciones ecológicas dentro del área pampeana. Los resultados encontrados indican que existe una gran variabilidad morfológica dentro y entre las poblaciones y que algunas de las características están correlacionadas con algunas variables ambientales, tanto climáticas como edáficas. El objetivo de este trabajo fue determinar:

1) si existen diferencias en la biomasa y en la asignación de recursos entre poblaciones creciendo bajo condiciones ecológicas distintas.

2) en qué medida las variaciones en dichos parámetros se correlacionan con y/o dependen de variables ambientales (climáticas y/o edáficas).

Se presentan los resultados de un relevamiento de la biomasa y de la asignación de recursos del gramón en el área de estudio y los resultados del análisis de su correlación con variables ambientales específicas. Tanto las características sobresalientes de esta especie así como las del área de estudio ya fueron descritas (Sarandón, 1988) por lo que no serán repetidas aquí.

MATERIAL Y METODOS

En enero de 1983 se realizó un muestreo de 14 poblaciones ubicadas en distintas localidades de la región pampeana tendiente a investigar la biomasa y la asignación de recursos del gramón bajo distintas condiciones ecológicas. Las localidades muestreadas abarcan prácticamente toda el área de infestación (grave o moderada) con esta maleza dentro de la zona pampeana (Fig. 1; Tabla 1). A fin de homogeneizar o estandarizar el efecto que podría tener el uso actual de cada potrero, se seleccionaron poblaciones dominadas por el gramón ("gramonales") que presentaban una situación de descanso, sin evidencias de uso reciente.

En cada una de ellas se tomaron tres muestras de la biomasa de gramón presente en ese momento realizando para ello un muestreo estratificado. La estructura aérea se muestreó por medio de un marco rectangular de 25 x 40 cm., mientras que la subterránea se muestreó por medio de un cilindro de 15,5 cm. de diámetro. Primeramente se colocaba el marco y se procedía a cortar el material vegetal aéreo y luego dentro de esa área se introducía el cilindro hasta una profundidad de 15 cm. El material subterráneo se separó tamizándolo y lavándolo hasta quedar completamente limpio. El material se mantuvo en una heladera a 5° C hasta que se separaba el material correspondiente a otras especies si las hubiera.

El material así colectado se dividió en tres compartimientos: 1) vegetativo aéreo, compuesto por tallos aéreos y hojas, 2) el vegetativo subterráneo, compuesto por rizomas y estolones, y 3) el reproductivo, compuesto por las cañas floríferas, espigas, espiguillas y frutos. El material se guardó en bolsas de papel etiquetado, se secó a estufa con salida forzada a 80° C durante 48 h, y fué luego pesado en una balanza Mettler con 1 mg. de precisión.

En cada localidad se tomaron muestras de suelo (hasta 15 cm. de profundidad) que fueron analizadas a fin de caracterizar el ambiente edá-

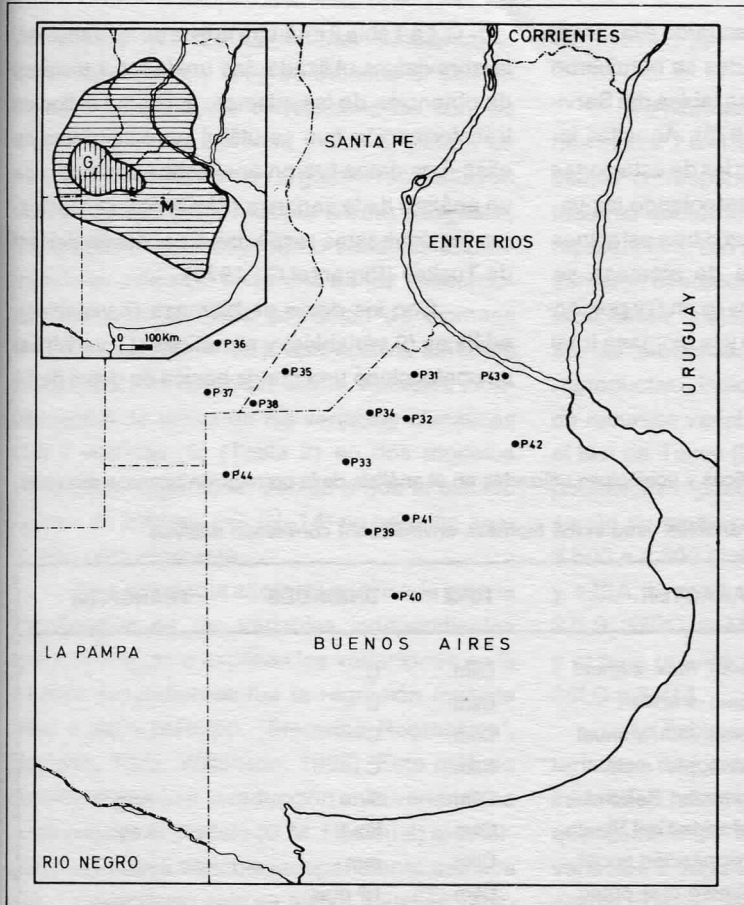


Fig. 1.- A.- Area de Infestación con gramón, grave (G) o moderada (M) (según Albarracín y col., 1978). B. Ubicación geográfica de las localidades muestreadas en enero de 1983. Referencias en Tabla 1.

A.- Severe (G) or moderately (M) Bermuda Grass infestation in the pampean area (after Albarracín et al, 1978). B. Geographic distribution of localities (populations) sampled during the summer of 1983. References in Table 1.

Tabla 1. Localidades muestreadas en enero de 1983.
Localities sampled in January 1983.

Tabla 1. Lista de localidades muestreadas en enero de 1983.

POBLACION		LOCALIDAD	UBICACION GEOGRAFICA	IDENT (1)
Nº	Abrev.			
31	PE	Pergamino	EERA INTA Perga., (Bs. As.)	ambas
32	RO	Rafael Obligado	Junín, (Bs. As.)	<u>C. affinis</u>
33	LI	Lincoln	Lincoln, (Bs. As.)	<u>C. affinis</u>
34	GA	Gral. Arenales	Junín, (Bs. As.)	<u>C. dactylon</u>
35	MA	Maggiolo	Venado Tuerto, (Santa Fé)	<u>C. dactylon</u>
36	LC	La Carlota	La Carlota, (Córdoba)	ambas
37	LB	Laboulaye	Laboulaye, (Córdoba)	<u>C. affinis</u>
38	RU	Rufino	INTA Rufino, (Sta. Fe)	ambas
39	PH	Pehuajó	Pehuajó, (Bs. As.)	<u>C. affinis</u>
40	BO	Bolívar	Bolívar, (Bs. As.)	<u>C. affinis</u>
41	NJ	Nueve de Julio	Nueve de Julio (Bs. As.)	<u>C. affinis</u>
42	ME	Mercedes	Mercedes, (Bs. As.)	ambas
43	BA	Baradero	Baradero, (Bs. As.)	<u>C. affinis</u>
44	GV	Gral. Villegas	Gral. Villegas, (Bs. As.)	<u>C. dactylon</u>

(1) Ident: identificación según Caro y Sánchez (1969), ambas indican que tanto C. dactylon como C. affinis se encuentran en la misma localidad.

(1) Ident: identificación según Caro y Sánchez (1969), ambas indica que tanto *C. dactylon* como *C. affinis* se encuentran en la misma localidad.

fico química y físicamente. De acuerdo a la ubicación geográfica de las localidades se obtuvieron datos climáticos consultando las tablas del Servicio Meteorológico Nacional (1970). Aquellas localidades que no coincidían con las de estaciones meteorológicas se obtenían interpolando los valores correspondientes a las dos o tres estaciones más cercanas. Con los datos de biomasa se obtuvieron los valores absolutos (g. m^{-2}) y porcentuales de cada compartimiento y la biomasa total de gramón en cada localidad.

La Tabla 2 muestra la lista de las variables, la abreviatura utilizada, las unidades y técnicas de obtención de las mismas, así como el tipo de transformación que se utilizó para cada una de ellas. Los datos fueron analizados por medio de un análisis de la varianza (ANOVA) y se efectuaron los contrastes respectivos por medio del test de Tuckey (Pimentel G., 1978).

Con los datos de biomasa (7 variables), edáficas (9 variables) y climáticas (10 variables) se confeccionó una matriz básica de datos de 14

Tabla 2. Variables climáticas, edáficas y ecológicas utilizadas en el análisis de la correlación biomasa-ambiente.

Climatic, edaphic and ecological variables used in the biomass-environment correlation analysis.

Nº	Abrev.	CARACTER	TIPO	UNIDADES	TRANSF. (2)
1	TMAX	Temp. máx. x anual	Clim.	C	---
2	T PROM	Temp. x anual	Clim.	C	---
3	T MIN	Temp. mín. x anual	Clim.	C	---
4	TROCIO	Temp. pto. rocío	Clim.	C	---
5	HUMREL	Humedad Relativa	Clim.	%	Ang.
6	VELVIEN	Velocidad del Viento	Clim.	km/h.	Log.
7	PPTAC	Precipitación anual	Clim.	mm	---
8	NDIPP	Número días pptac.	Clim.	Nº días	---
9	NDHEL	Nº días con heladas	Clim.	Nº días	---
10	TMMFRIO	Tém. mín. mes + frío	Clim.	C	---
11	PH	pH	Edaf.	Potenc. 1: 2,5	---
12	MATORGP	Materia orgánica	Edaf.	%, Walkley & Black I	Ang.
13	NITROP	Nitrógeno porcentual	Edaf.	%, semimicrokjeldahl	Ang.
14	SALES	Salinidad	Edaf.	mmhos/cm, en pasta	---
15	FOSFO	Fósforo	Edaf.	P ppm, Bray & Kurtz I	---
16	PARENA	Arena porcentual	Edaf.	% A, >50 m, (1)	Ang.
17	PLIMG	Limo grueso porc.	Edaf.	% l. g., 20-50 m (1)	Ang.
18	PLIMF	Limo fino porc.	Edaf.	% l.f., 2-20 m (1)	Ang.
19	PARCI	Arcilla porcentual	Edaf.	% a., <2 m (1)	Ang.
20	TOTAL	Biomasa Total	Ecol.	gr/m ²	Log.
21	AEREA	Biomasa Aerea	Edol.	gr/m ²	Log.
22	SUBTE	Biomasa Subterránea	Ecol.	gr/m ²	Log.
23	REPRO	Biomasa Reproductiva	Ecol.	gr/m ²	Log.
24	PAEREA	B. Aerea Porcentual	Ecol.	%	Ang.
25	PSUBTE	B. Sub Porcentual	Ecol.	%	Ang.
26	PREPRO	B. Rep. Porcentual	Ecol.	%	Ang.

(1) Método de la pipeta de Robinson (2) Logarítmica, Angular.

poblaciones por 26 caracteres ambientales. Sobre esta matriz y a fin de detectar si existen variables ambientales correlacionadas con las variaciones en la biomasa y con el patrón de asignación de recursos en el gramón se realizó un análisis de regresión múltiple (ARM) (Dagnelie, 1975; Wilkinson, 1986). Como variables dependientes se utilizaron cada una de las estimaciones promedio de cada población de biomasa total, aérea, subterránea y reproductiva, así como sus porcentajes relativos. Como variables independientes se utilizaron las variables climáticas (10) y edáficas (9) (Tabla 2) en dos modelos estadísticos separados, debido a que el escaso número de poblaciones (N=14) no permitió analizarlos conjuntamente.

Una estrategia alternativa utilizada para la identificación de las variables independientes que más afectan o explican las variaciones en la variable dependientes fue la regresión múltiple paso a paso (ARMpp, "Stepwise Regression", Dagnelie, 1975; Wilkinson, 1986). Este método consiste en evaluar la reducción en la varianza no explicada por el modelo (C.M. Residual) al incorporar una nueva variable independiente una a la vez. De este modo solo se eligen aquellas variables que reduzcan la varianza residual en una proporción significativa. Se utilizó una significancia de 0,150 según se recomienda para estos casos (Wilkinson, 1986). Las variables independientes climáticas y edáficas fueron corridas en modelos separados. Una vez seleccionadas las variables más relevantes para cada caso, se corrieron modelos de ARM específicos utilizando el grupo de variables independientes conjuntamente, obteniéndose sus parámetros característicos (R, R², R²aj y el ANOVA de la regresión).

A fin de detectar la existencia de un patrón de variación en la biomasa y asignación de recursos en función de las variables climáticas y edáficas se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP). Trabajando sobre la matriz de datos ambientales unicamente: 14 poblaciones, (10 climáticos + 9 edáficas) se obtuvo la matriz de correlación entre variables sobre la cual se realizó un ACP.

RESULTADOS

La biomasa total varió entre las poblaciones desde 2.891,83 hasta 5.808,03 g. m² de los cuales correspondió un promedio de 72,5% al material subterráneo, 25% al aéreo y 2,5% al reproductivo. Las poblaciones muestreadas presentaron diferencias significativas en la biomasa total, aérea, subterránea y reproductiva, así como en las proporciones de aéreo, subterráneo y reproductivo, indicando un patrón de asignación de recursos variable (Tabla 3; Fig. 2). Aplicando el test de Tukey (P = 0,05) (Pimentel, 1978), las poblaciones pueden dividirse en tres grupos según su biomasa, poblaciones de: a) alta (de 3.500 a 4.500 g. m²): 40BO, 38RU, 41NJ, 31PE y 43BA; b) moderada (de 2.000 a 3.500 g.m²): 37LB, 32RO, 35MA, 44GV, 39PH, 42ME y 33LI; y c) baja (menos de 2.000 g.m²) biomasa total: 36LC y 34GA.

La Tabla 4 presenta los parámetros característicos de los modelos del ARM utilizados en cada caso (el modelo estadístico es el mismo, lo que cambia es la variable dependiente y las variables independientes consideradas en cada caso). El valor de R (coeficiente de correlación múltiple) indica el grado de correlación entre la variable dependiente y el conjunto de las variables independientes, el R² es análogo al coeficiente de determinación que indica el porcentaje de variación de la variable dependiente que es explicado por el modelo lineal. El R²aj es el R² ajustado según el tamaño muestral y que nos da una idea del grado de precisión con que podríamos predecir el valor de la variable dependiente en función del modelo en consideración (Dagnelie, 1975; Wilkinson, 1986).

En nuestro caso, debido a que el tamaño muestral fué bajo (N=14 poblaciones), los valores de R²aj son sensiblemente más bajos (cerca de cero) que el R² para casi todos los modelos salvo para la biomasa reproductiva en función de las variables edáficas (R²aj = 0,812), la biomasa subterránea porcentual - edáfica (R²aj = 0,705), la biomasa reproductiva porcentual - climáticas (R²aj = 0,688) y la biomasa aérea porcentual -

Tabla 3. ANOVA para biomasa Total, Aérea, Subterránea, Reproductiva (transformación logarítmica) y para las proporciones de la biomasa Aérea, Subterránea y Reproductiva (transformación arc seno).

ANOVA of Total, Aerial, Subterranean, and Reproductive biomass (Logarithmic transformation) and of Aerial, Subterranean and Reproductive proportion of biomass (Arcsen transformation).

F. Variación	G.L.	C.M.	F	P	C.M.	F	P
Total					Aéreo		
Población	13	0,392	5,016	0,000	0,585	6,713	0,000
Error	28	0,078			0,067		
Subterránea					Reproductiva		
Población	13	0,415	3,190	0,005	3,914	17,759	0,000
Error	28	0,130			0,220		
Proporción Aéreo					Proporción Subterráneo		
Población	13	0,017	2,162	0,043	0,019	2,444	0,023
Error	28	0,008			0,008		
Proporción Reproductivo							
Población	13	0,011	10,516	0,000			
Error	28	0,001					

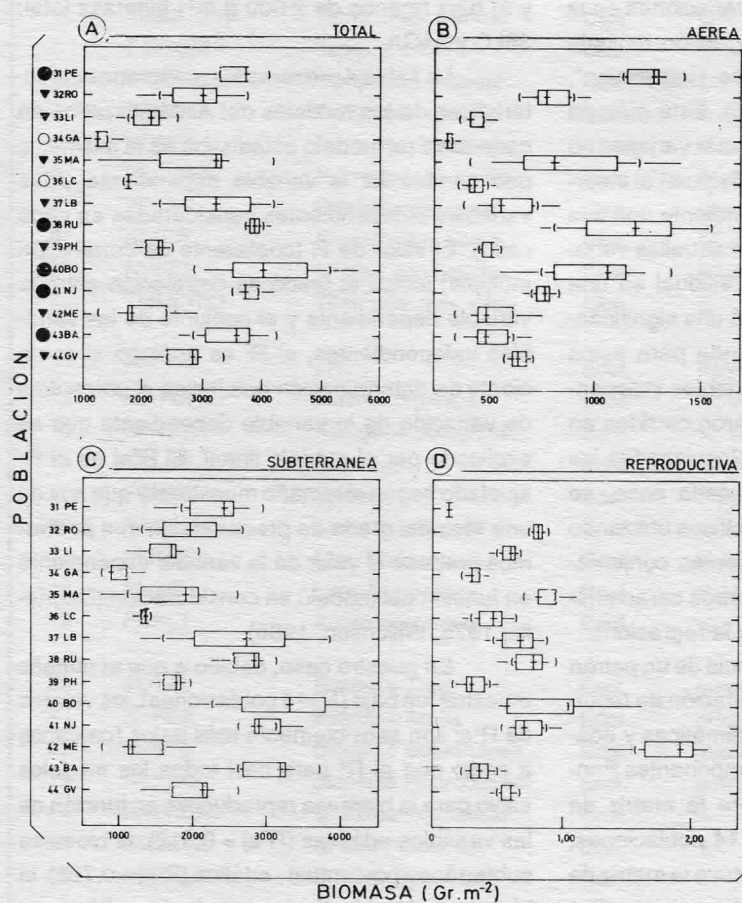


Fig. 2.- Biomasa (g. m^{-2}) A.- Total, B.- Aérea, C.- Subterránea, D.- Reproductiva, presente en cada una de las 14 poblaciones, (Fig. 1, Tabla 1). La línea horizontal indica el rango, la vertical dentro de los rectángulos indica la mediana y los laterales del mismo indican \pm desviación estándar. Poblaciones cuyos paréntesis no se superponen son diferentes estadísticamente ($P > 0,05$). Los símbolos indican poblaciones con una alta (●), moderada (△) o baja (○) biomasa total.

Biomass (g. m^{-2}) A.- Total, B.- Aerial, C.- Subterranean, and D.- Reproductive, present in each populations sampled (Fig. 1, Table 1). The horizontal line indicates the range, the vertical one within the rectangles indicates the median and the edges of the box indicate \pm Standard Deviation. Population whose parenthesis do not overlap are statistically different ($P > 0,05$). The symbols indicate populations with a high (●), moderate (△) or low (○) total biomass.

Tabla 4. Resumen del análisis de regresión múltiple para cada variable dependiente con cada grupo de variables independientes (climáticas y edáficas). R: coeficiente de regresión múltiple, R²aj: R² ajustado según el tamaño muestral (poblaciones = 14), G.L.: grados de libertad del ANOVA de la regresión, F: razón entre la varianza explicada y no explicada (residual) por la regresión, P: probabilidad de F, *: P < 0,05.

Summary of the multiple regression analysis of each dependent variable with each group of independent variable (climatic or edaphic). R: multiple regression coefficient; R²aj: R² adjusted for the sample size (populations = 14); G.L.: degree of freedom for the ANOVA of the regression; F: explained - non explained (residual) variance ratio for the regression; P: probability of F; * P < .05.

Var. Depen.	Var. Indep.	R	R ²	R ² aj	ANOVA Regresión		
					G.L.	F	P
B. Total							
	Climáticas	0,759	0,576	0,000	10;3	0,407	0,877
	Edáficas	0,840	0,705	0,042	9;4	1,063	0,517
B. Aérea							
	Climáticas	0,620	0,385	0,000	10;3	0,188	0,981
	Edáficas	0,810	0,657	0,000	9;4	0,851	0,616
B. Subterránea							
	Climáticas	0,848	0,719	0,000	10;3	0,766	0,674
	Edáficas	0,860	0,740	0,156	9;4	1,267	0,439
B. Reproductiva							
	Climáticas	0,913	0,833	0,277	10;3	1,499	0,409
	Edáficas	0,971	0,942	0,812	9;4	7,232	0,036
B. Aérea %							
	Climáticas	0,848	0,718	0,000	10;3	0,765	0,674
	Edáficas	0,917	0,842	0,485	9;4	2,362	0,212
B. Subterránea %							
	Climáticas	0,867	0,751	0,000	10;3	0,906	0,608
	Edáficas	0,954	0,909	0,705	9;4	4,459	0,082
B. Reproductiva %							
	Climáticas	0,963	0,928	0,688	10;3	3,863	0,147
	Edáficas	0,857	0,734	0,134	9;4	1,224	0,454

climáticas (R²aj = 0,674). Sólo en estos casos los modelos utilizados explican una proporción significativa de la variación. Sin embargo, de los F (C.M. explicado /C.M. residual) obtenidos en cada modelo, únicamente fue significativo (P < 0,05) el correspondiente a la biomasa reproductiva en función de las variables edáficas (P = 0,036).

Las variables independientes que presentaron los coeficientes de mayor valor en cada modelo fueron: PPTAC, HUMREL, TMMFRIO, NDHEL y VELVIEN entre las variables climáticas y PARENA, PLIMG, PLIMF y PARCI entre las edáficas. Esto indica que la humedad y las temperaturas mínimas de la localidad son las variables climáticas que más afectan o influyen las variaciones en la biomasa del gramón en el área pampeana. Del mismo modo, la textura, más que la fertilidad del suelo, es lo que determina las variaciones en la biomasa del gramón en esta área.

Las variables climáticas y edáficas seleccionadas como más importantes según el criterio seguido en el ARMpp (Tabla 5) son diferentes a

las que se señalaron para el ARM, en base a los valores relativos de sus coeficientes de regresión múltiple. Esto se debe a que en el ARM los coeficientes y los parámetros característicos de la regresión se ven afectados por las relaciones (covarianzas) entre las variables independientes entre sí, mientras que en el ARMpp la incorporación de una variable depende de su relación con la variable dependiente y de la relación de las variables independientes que se van incorporando al modelo únicamente con las que ya están incluidas en el mismo. Sólo se incorporan nuevas variables en la medida que aporten nueva información no contenida ya en las variables presentes en el modelo, lo que depende de la correlación entre ellas (Wilkinson, 1986).

Los modelos que utilizan aquellas variables obtenidas por el ARMpp (Tabla 5) dieron mejores ajustes a los datos que los estimados utilizando el conjunto de las variables (Tabla 4), presentando altos valores de R, R² así como valores de F estadísticamente significativos. El modelo estadístico de las variables SALES, NITROP y PLIMG (Tabla 5) explica un 84% de la

Tabla 5. Resumen de los resultados de la regresión paso a paso (ARMpp). Para cada variable dependiente se listan las variables independientes seleccionadas por el ARMpp (sólo cuando dan ajustes significativos), con su respectivo coeficiente de regresión en la ecuación que se describe con R, R², R²aj y su significancia según el ANOVA de la misma. Sign.: significancia, NS: no significativo, *: P < 0,05, ** P < 0,01 y *** P < 0,001.

Summary of the results of the stepwise regression (ARMpp). For each dependent variable the independent variables selected by the ARMpp are listed (only for those with a significant function), with the corresponding regression coefficient in the equation described with R, R², R²aj and its significance form ANOVA. Sign.: significance, NS: non significant; * P < .05; ** P < .01 and *** P < .001.

Variable Dependiente	R	R ²	R ² aj	g.l.	ANOVA Regresión		
					F	P	Sign.
B. Total	0,492	0,242	0,179	1,12	3,826	0,074	NS
B. Subterránea	0,576	0,332	0,210	2,12	2,731	0,109	NS
B. Reproductiva Log (B. Rep) = -0,771 SALES + 0,463 NITROP - 0,443 PLIMG	0,936	0,876	0,839	3,10	23,576	0,000	***
B. Aérea % T. Arc. (B.% A) = 0,755 MATORGP - 0,313 PARCI - 0,237 NDIPP	0,783	0,613	0,496	4,9	5,271	0,019	*
B. Subterránea % T. Arc. (B.% S) = -0,672 NITROP + 0,225 NDIPP	0,795	0,632	0,565	3,10	9,434	0,004	**
B. Reproductiva % T. Arc. (B.% R) = 0,703 SALES - 0,669 NITROP	0,803	0,645	0,581	2,11	9,999	0,003	**

variación en la biomasa reproductiva, con un ajuste altamente significativo. Esto permite predecir que habrá una mayor biomasa reproductiva bajo condiciones de bajo contenido de sales, baja proporción de limo grueso y altos contenidos de nitrógeno en el suelo, independientemente del resto de las condiciones ambientales.

El ARMpp para las variables de asignación de recursos dió por resultado la selección de variables ambientales cuyos modelos fueron todos estadísticamente significativos (Tabla 5). En función de los mismos, puede predecirse una mayor proporción de biomasa aérea (y una consiguiente disminución de biomasa subterránea porcentual) en suelos con alto contenido de materia orgánica, bajas proporciones de arcilla y precipitaciones concentradas en menor número de días. Habrá una alta proporción de biomasa reproductiva en suelos con un alto contenido en sales y bajo contenido de nitrógeno.

De la matriz de correlación entre variables ambientales pudieron identificarse dos grupos de variables climáticas - edáficas significativamente

correlacionadas entre ellas: i) variables que se relacionan con las condiciones de fertilidad del suelo: MATORGP, NITROP, SALES, FOSFO y LIMPF; y ii) variables relacionadas con las condiciones de humedad y de frío que caracterizan el clima local: TPROM, TMIN, TROCIO, HUMREL, PPTAC, NDHEL Y TMMFRIO.

Los cinco primeros componentes principales obtenidos en el ACP realizado sobre dicha matriz, explican el 84,70% de la variación total (Tabla 6). De ellos, el primero explica casi un 30% de la variabilidad, con un peso importante de las variables edáficas (químicas) que hacen a la fertilidad del suelo (coincidente con el grupo (i) recién nombrado). El segundo componente, con un 22,27% de la variabilidad, representa a las variaciones en las características climáticas (coincidente con el grupo (ii), mientras que el tercero (15,58%) a variables relacionadas con las condiciones hídricas del sitio.

Esto indica que los ambientes presentes en el área pampeana se diferencian entre sí fundamentalmente en las características químicas

Tabla 6. Resumen del Análisis de Componentes Principales. Peso de los 10 primeros caracteres (variables climáticas y edáficas en conjunto) ordenados según su valor en cada uno de los cinco componentes principales, valor propio y (porcentaje) de la varianza total explicada por cada uno.

Summary of the Principal Component Analysis. Weight of the first 10 characters (climatic and edaphic variables pooled) arranged upon its value in each of the five principal components, eigenvalue and (percentage) of total variance explained by each.

COMPONENTE					
1	2	3	4	5	
0,138 NITROP	0,208 TMMFRIO	-0,237 VELVIEN	-0,366 PH	0,339 TMAX	
0,135 MATORGP	0,197 PPTAC	-0,216 PLIMG	-0,345 PARCI	0,315 MATORGP	
0,134 FOSFO	-0,181 NDHEL	0,210 HUMREL	-0,297 NDIPP	0,298 NITROP	
0,119 PLIMF	0,157 TPROM	0,183 PARENA	-0,242 VELVIEN	0,246 NDIPP	
0,118 SALES	0,155 TROCIO	-0,181 PLIMF	0,233 TPROM	-0,230 VELVIEN	
-0,116 TMAX	0,127 PARCI	-0,175 TMIN	0,158 TMAX	0,217 TPROM	
0,108 HUMREL	0,120 TMIN	0,164 TROCIO	0,137 TROCIO	0,214 PARCI	
-0,107 NDIPP	-0,112 PARENA	-0,127 TMAX	0,109 NITROP	0,180 NDHEL	
-0,107 PARENA	0,098 HUMREL	0,120 PPTAC	0,089 PARENA	0,110 FOSFO	
-0,105 TMIN	0,077 PH	-0,099 TPROM	0,089 PLIMG	-0,097 PARENA	
5,672 (29,86)	4,231 (22,27)	2,960 (15,58)	1,839 (9,68)	1,388 (7,31)	

cas del suelo, por el valor de las temperaturas mínimas y por las condiciones hídricas reinantes. Estas variables no se corresponden con las variables más importantes en la determinación de las variaciones en la biomasa (TOTAL, AEREA,

SUBTE y/o REPRO) ni en la asignación de recursos (PAEREA, PSUBTE y/o PREPRO) según resulta del ARM (Tabla 4), aunque coinciden en parte con las del ARMpp (Tabla 5). En el ARM las condicionés de textura (más que las químicas) y

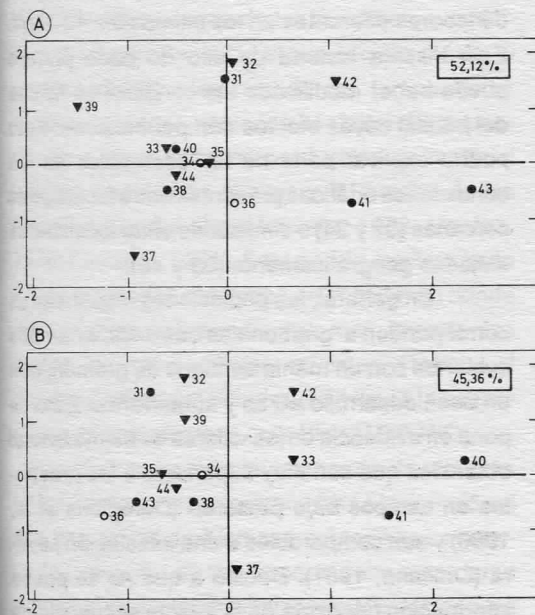


Fig. 3.- Proyección de las 14 poblaciones (Fig. 1, Tabla 1) en el espacio formado por los componentes principales: A.- I y II y B.- I y III, obtenidos del A.C.P., sobre la matriz de correlación entre caracteres edáficos y climáticos (Tabla 2). Los símbolos indican poblaciones con una alta (●), moderada (△) o baja (○) biomasa total. En el recuadro, el valor porcentual explicado por cada gráfico.

Projection of the 14 populations (Fig. 1, Tabla 1) in the space formed by the principal components: A.- I and II and B.- I and III, obtained from the P.C.A., on the edaphic and climatic characters correlation matrix (Table 2). The symbols indicate populations with a high (●), moderate (△) or low (○) total biomass. In the box, the percentage of variance explained by each graphic.

las condiciones de humedad y las temperaturas mínimas son las variables independientes más importantes en todos los casos. Por lo tanto, sólo en parte dichas variables coinciden con las que más varían en el área de estudio.

Si se grafican las poblaciones en los ejes de coordenadas formados por pares de componentes principales (Fig. 3), encontraremos que las poblaciones que presentan similares valores de biomasa total no se encuentran cercanas en dichas figuras. En la Fig. 3 se muestra la ubicación de las 14 poblaciones en los ejes formados por el 1 y 2 C.P. (52,12% de la variabilidad total) y por el 1 y 3 (45,36%). Cada población (Tabla 1) se acompaña por un símbolo que indica si la misma presentaba valores altos, moderados o bajos de biomasa total según los resultados del ANOVA y el test de Tukey correspondiente.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Los resultados presentados indican que:

1) hay diferencias significativas en la biomasa y en la asignación de recursos de las poblaciones de gramón en el área pampeana, permitiendo identificar 3 grupos de poblaciones con una alta, moderada y baja biomasa.

2) según surge del ARM la biomasa total, aérea y subterránea no muestran asociación significativa con respecto a las variables climáticas y/o edáficas consideradas.

3) la biomasa reproductiva y las variables de la asignación de recursos (porcentajes de aéreo, subterráneo y reproductivo) lograron ajustes significativos con algunas variables edáficas más no climáticas.

En el presente análisis se ha tratado de relacionar el patrón de variación en la biomasa y en la asignación de recursos del gramón sólo con las características físicas del hábitat ya que ellas son, en última instancia, las que determinan en

forma directa el comportamiento de una especie. Estos resultados no son extrapolables a otras áreas fuera del rango de las variables independientes muestreadas (por ejemplo, para Río Negro o Salta), donde las diferencias en las variables edáficas y/o climáticas son mucho mayores que las encontradas en el área pampeana lo que modificaría la estructura de los datos y, por consiguiente, los resultados obtenidos: Las variables consideradas explican solo parcialmente el patrón de variación del gramón en el área pampeana. La caracterización física del ambiente es útil para explicar la asignación de recursos a uno u otro compartimento pero no permite predecir con exactitud las cantidades absolutas de los mismos.

Esto podría estar influenciado por la historia de uso agropecuario de las localidades. El uso de un ambiente tiene efectos directos e indirectos sobre la biología de las especies que allí se encuentran. Directamente modificando el establecimiento, las tasas de crecimiento, mortalidad y/o reproducción, e indirectamente a través de cambios en las condiciones físicas del medio (v. gr. cambios en la textura y/o fertilidad del suelo). Si bien se seleccionaron ambientes sin evidencias de uso agropecuario reciente (en descanso), es probable que ellos hayan tenido una secuencia de labores diferentes en los últimos 5 a 10 años. Esta distinta historia de uso de cada potrero puede haber modificado las condiciones físicas del hábitat cuyos efectos aún permanecen. Esto podría explicar parte de las diferencias en las condiciones edáficas presentes entre localidades cercanas (32 y 34) o similitudes entre localidades alejadas geográficamente (33 y 40).

En general, las poblaciones muestreadas corresponden a "gramonales", es decir, a campos cubiertos con un manto continuo de gramón, con un buen desarrollo aéreo y subterráneo. Esto se pone en evidencia en los valores de biomasa total obtenidos que son muy superiores a los presentes en campos bajo pastoreo (Deregibus *et al*, 1986) y son comparables a una infestación severa (Lescano, 1981). Debido a que no se posee información fidedigna de la exacta secuencia de

labores de los últimos 5 - 10 años para cada potrero, esto no ha permitido relacionar precisamente el efecto de la historia de uso sobre las condiciones físico químicas del suelo y/o directamente sobre la abundancia y arquitectura del gramón. Sin embargo, la caracterización del ambiente edáfico permite predecir la biomasa reproductiva y asignación de recursos independientemente de la historia de uso. Por otro lado, la biomasa total y las cantidades absolutas de aéreo y/o subterráneo muestran una mayor dependencia de la historia de uso de cada potrero. Por ejemplo, la población 38 había estado en descanso desde hace por lo menos 10 años mostrando una alta biomasa total y una baja variabilidad espacial entre muestras. Esto podría deberse a que con el tiempo se logra una mejor ocupación del terreno, una mayor eficiencia en la utilización de los recursos del medio y, en consecuencia, una mayor abundancia.

Las diferencias en el ritmo de crecimiento y en la fenología entre las poblaciones podrían también influenciar este patrón. El gramón es una especie cuyo crecimiento es más rápido con altas temperaturas y un buen suministro de agua (Montaldi, 1979). Hay evidencias (Rochecouste, 1962; Horowitz, 1972; Lescano, 1981) de que el ritmo de crecimiento y desarrollo de esta maleza depende básicamente de las temperaturas mínimas del ambiente: inicia el crecimiento (aéreo y/o subterráneo) sólo cuando las temperaturas superen los 10° C, habiendo una estrecha dependencia entre el ritmo de producción de material verde y de rizomas nuevos y la marcha de las temperaturas del aire (Horowitz, 1972; Moreira, 1976; Lescano, 1981). Esto podría explicar parte de los resultados obtenidos en el ARM, en donde las variables independientes más importantes fueron las temperaturas mínimas (TMIN), el número de días con heladas (NDHEL) y la temperatura mínima del mes más frío (TMMFRIO).

Con respecto a la asignación de recursos en las poblaciones de gramón llama la atención el alto porcentaje de biomasa subterránea encontrado (cerca del 60 %), aunque debe recordarse que en él se incluyen los rizomas y estolones, ya

que resulta muy difícil separar unos de otros nítidamente cuando crecen bajo 20 - 30 cm. de hojas y tallos aéreos que forma el canopeo típico de un "gramonal". Las variables que definen a la asignación de recursos se encontraron correlacionados fuertemente con las condiciones de fertilidad (MATORGP, NITROP y SALES) y textura (PLIMG y PLIMF) del suelo. Montaldi (1974) ha demostrado que la concentración de azúcares en los tejidos en esta especie determina la morfogénesis de los distintos tipos de tallos. La concentración de azúcar es función de la capacidad fotosintética y asimiladora de la planta, y, como tal, depende de las condiciones ambientales. Del mismo modo, las condiciones edáficas (textura) determinan las curvaturas de los ápices en los tallos subterráneos y su exposición o no a las condiciones externas (aéreas) que pueden ocasionar, a su vez, modificaciones morfoanatómicas transformándolos en estolones y/o tallos erguidos (Rochecouste, 1962; Montaldi, 1979).

El gramón posee mecanismos fisiológicos que le permiten regular las proporciones relativas de material aéreo o subterráneo en función de las condiciones ambientales. Este balance en la asignación de recursos a los distintos compartimientos es un componente muy importante en la respuesta adaptativa de una especie a su medio (Grime, 1979; Schultze & Chapin, 1987) y puede ser la clave del éxito del gramón en el área pampeana. Mantener una cierta proporción de biomasa subterránea, que cumple funciones de reserva y de dispersión, puede permitirle acomodarse a la diversidad de usos de la tierra presentes en el área pampeana, así como a la incertidumbre en la sucesión de labores en un mismo potrero.

Otra probable causa de estos resultados puede ser la presencia de variabilidad genética entre las poblaciones en su respuesta (grado y/o dirección del cambio) ante determinadas condiciones climáticas y/o edáficas. Rochecouste (1962) encontró poblaciones separadas geográficamente compuestas de biotipos que presentaban diferencias en su productividad, hábito de crecimiento y fenología bajo condiciones unifor-

mes. Caro y Sanchez (1969) señalan la presencia de distintas formas de gramón (descriptas como especies distintas) en el área pampeana: *C. dactylon* y *C. affinis*. Maroder y col. (1985) han encontrado tres biotipos de *C. affinis* que presentan diferencias significativas en su patrón de crecimiento y fenología. El patrón de variación en las condiciones ambientales puede verse alterado por el de distribución espacial de los distintos biotipos.

En este trabajo se ha estudiado el patrón de variación en biomasa y en la asignación de recursos en relación a las condiciones ecológicas en que crecen distintas poblaciones de gramón, identificándose a las posibles causas del mismo.

En trabajos posteriores se analizarán las evidencias experimentales que permitirán evaluar la importancia relativa de los factores genéticos y ambientales en la respuesta del gramón.

AGRADECIMIENTOS

Al Ing. Agr. A. Von der Pahlen y al Dr. Jorge V. Crisci por su dirección y guía. Al CONICET y a la CIC de la Pcia. de Bs. As. por las becas y subsidios de viajes recibidos. A los laboratorios de Suelos y Malezas de la EERA INTA Pergamino, a O. Conta y a M. Mansilla por su valiosa ayuda en las campañas. A V. H. Calvetti y P. Estivariz por las figuras.

BIBLIOGRAFIA

- Albarracín, E.; J. Basail; A. Cascardo y J. Pizarro. Proyecto para el control de Sorgo de Alepo (*Sorghum halepense* y gramón (*Cynodon dactylon*) en el área pampeana de la República Argentina. Inf. Tec. EERA INTA Pergamino No. 151 (1978).
- Caro, J. A. y E. Sánchez. - Las especies de *Cynodon* (Gramineae) de la República Argentina. Kurtziana 5: 191-252 (1969).
- Dagnelie, P. - Analyse statistique a plusieurs variables. Les presses agronomiques de Gembloux, A.S.B.L. Belgique, 362 págs. (1975).
- Deregibus, V.A.; J.J. Casal y F. Simone. - Efectos de pastoreos con altas cargas de pasturas invadidas por la gramilla (*Cynodon dactylon*) Rev. Arg. Prod. Anim. 6: 689-694 (1986).
- Dirzo, R. & J. Sarukhán. - Perspectives on plant population ecology. Sinauer, 478 págs. (1984).
- Grime, J. P. - Plant strategies and vegetation processes. Wiley, N. Y. 222 págs. (1979).
- Horowitz, M. - Development of *Cynodon dactylon* (L.) Pers. Weed Res. 12: 207-220 (1972).
- Lescano, M. C. - Bioecología del gramón. INTA, Informe Técnico No. 37 (1981).
- Maroder, H. L.; C. A. Petetin; I. A. Prego; M. A. Cairaldi y E. Suárez. - Características de biotipos de *Cynodon affinis* Diferencias en el comportamiento de herbicidas. Resúmenes XVI Reunión Nacional de Fisiología Vegetal La Plata, Argentina, pág. 20 (1985).
- Montaldi, E. R. - Efecto de la sacarosa y otras sustancias sobre la forma de las hojas de *Cynodon dactylon* (L.) Pers. Rev. Fac. Agron. La Plata 50: 61-71 (1974).
- Montaldi, E.R. - Ecofisiología del gramón. Curso perfeccionamiento sobre malezas y su control. INTA-FAO-EERA INTA Pergamino (Mimeografiado). 4 págs. (1979).
- Moreira, I. - Aspectos de biología de infestantes rizomatosas, *Cynodon dactylon* (L.) Pers. e *Panicum repens* L. Inst. Sup. Agron. Lisboa. Tese doutorado 240 págs. (1976).
- Pimentel Gomes, F. - Estadística experimental. Ed. Hem. Sur 323 págs. (1978).
- Rocheouste, E. - Studies on the biotypes of *Cynodon dactylon* (L.) Pers. I. Botanical investigation. Weed Res. 1: 1-23 (1962).
- Rohlf, F. J. and R. R. Sokal. - Statistical Tables. Freeman, San Fco. xi + 253 págs. (1981).
- Sarandón, R. - Biología poblacional del gramón, 1. Variabilidad morfológica y ambiente. Rev. Fac. Agron., La Plata 64: 47-69 (1988).
- Schulze, E. D. and F. S. Chapin. - Plant specialization to environments of different resource availability. In: Schulze E. D. and H. Zwolfer (eds.) Ecological Studies 61: 120-148. Springer Verlag (1987).
- Servicio Meteorológico Nacional. - Estadísticas climatológicas 1961-1970. Serie B No. 35. Fuerza Aérea Argentina, Bs. As. 17 + 376 págs. (1970).
- Townsend, C. R. and P. Calow. - Physiological Ecology: an evolutionary approach to resource uses. Sinauer. 1 + 393 págs. (1981).
- Wilkinson, L. SYSTAT: the system of statistics. Evaston, IL, SYSTAT, Inc. 528 págs. (1986).