



Tesina de Grado para optar por el título de Bióloga

**Variación estacional en la biomasa  
subterránea en diferentes fisonomías  
vegetales de los pastizales de altura de las  
Sierras Grandes de Córdoba, Argentina**

**Tesinista:** Sofía Ulla

Firma:

**Directora:** Dra. Natalia Pérez Harguindeguy

Firma:

Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV)

Cátedra de Biogeografía- Ciencias Biológicas

Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales- UNC

**Año 2019**

# **Variación estacional en la biomasa subterránea en diferentes fisonomías vegetales de los pastizales de altura de las Sierras Grandes de Córdoba, Argentina**

## **Tribunal evaluador:**

◆ Dr. Carlos Urcelay

Firma:

◆ Dr. Mgtr. Fernando Rafael Barri

Firma:

◆ Dr. José Manuel Meriles

Firma:

**Calificación:**.....

**Fecha:** 27 de junio de 2019

# Índice

<b>Resumen</b>	<b>4</b>
<b>Introducción</b>	<b>6</b>
Objetivos	8
Hipótesis y resultados esperados	9
<b>Materiales y métodos</b>	<b>9</b>
Área de estudio	9
Diseño de muestreo	12
Procesamiento y mediciones	13
Análisis estadísticos	14
<b>Resultados</b>	<b>15</b>
<b>Discusión</b>	<b>19</b>
<b>Agradecimientos</b>	<b>23</b>
<b>Bibliografía</b>	<b>24</b>
<b>Anexos</b>	<b>29</b>

## **RESUMEN**

- 1- En los pastizales, la biomasa radical frecuentemente excede a la aérea. Debido a esto, entre otras razones, las raíces son importantes en su contribución a la formación de la Materia Orgánica del Suelo (MOS), principal reservorio de Carbono Orgánico del Suelo (COS) en estos sistemas.
- 2- En Pampa de Achala, parte de la vegetación está sujeta a uso ganadero. El ganado puede alterar el almacenamiento de COS al modificar la estructura de las comunidades vegetales y la asignación de C a los diferentes subsistemas (aéreo y subterráneo), de este modo, la cantidad y calidad de biomasa muerta que llega al suelo. En el área de estudio, altas cargas ganaderas determinan la dominancia en el paisaje de céspedes de pastoreo, poseedores de alta riqueza de especies predominantemente postradas o arrosetadas, mientras que cargas ganaderas bajas o nulas, promueven la dominancia de pajonales gruesos, dominados por gramíneas en macollo.
- 3- Se propuso como objetivo general determinar el patrón estacional de la biomasa radical en dos fisonomías vegetales (céspedes y pajonales gruesos). Para ello, se obtuvo la biomasa de raíces totales (sin considerar el grosor de las mismas), finas (grosor inferior a 1 mm) y gruesas en tres profundidades del suelo (0-5, 5-15, 15-30 cm), en un muestreo correspondiente a la temporada invernal. Los resultados obtenidos se compararon con aquellos resultantes de muestreos realizados en los mismos sitios, durante la temporada estival, por Pestoni S, 2018 y Sarquis et. al 2019.
- 4- En el muestreo invernal, los céspedes presentaron una cantidad superior de biomasa de raíces totales respecto a los pajonales gruesos. Esta tendencia se repitió con las raíces gruesas y finas, aunque estas últimas no presentaron diferencias significativas entre fisonomías, probablemente debido a la alta variabilidad en los céspedes. Tanto la

biomasa de raíces totales, como de finas y gruesas, disminuyeron con la profundidad.

- 5- No se encontraron diferencias significativas en la biomasa de raíces, totales, finas y gruesas, entre temporadas en ninguna de las fisonomías estudiadas. La diferencia en la biomasa de raíces entre céspedes y pajonales gruesos fue similar para ambas temporadas, siendo la biomasa radical total de los céspedes, aproximadamente, 4 veces mayor a la de los pajonales gruesos.
- 6- Los resultados sugieren que la biomasa radical no varía estacionalmente ni en consonancia con la variación de la vegetación aérea. Esto podría deberse a que los factores que controlan el crecimiento vegetal, específicamente la temperatura, podrían operar de manera diferente en ambos compartimientos (subterráneo y aéreo). Se propone estudios complementarios, como separar raíces vivas y muertas y realizar muestreos en otras temporadas del año y en años sucesivos, para corroborar el patrón encontrado.

## INTRODUCCIÓN

**Palabras clave:** Biomasa subterránea, pastizales, Carbono, pastoreo, variación estacional.

Los pastizales ocupan aproximadamente el 25% de la superficie terrestre, siendo uno de los biomas más extendidos a nivel global (Gang et al. 2014, Hui and Jackson 2005). Los suelos de los pastizales representan un gran reservorio de Carbono (C) no sólo por su extensión como bioma sino también porque la mayor proporción del C de estos sistemas se encuentra en ese subsistema (Soussana et al. 2004, Mc sherry y Ritchie, 2013). El mayor aporte de ese C, lo realizan las raíces, a través de la descomposición de sus tejidos, y a través de sus exudados (Hu et al., 2016; Shahbaz et al. 2016). Esto es posible, debido a que en los pastizales aproximadamente entre 60-90% de la productividad primaria neta ocurre bajo el suelo y el reservorio de biomasa radical frecuentemente excede el reservorio de biomasa aérea (Moretto et al. 2001, Hui and Jackson 2005, Gao et al. 2008). De este modo, las raíces constituyen uno de los factores más importantes en la formación y estabilización de la materia orgánica del suelo (MOS), principal reservorio de Carbono orgánico del suelo (COS) (Six et al. 2004, Piñeiro et al. 2010). Sumado a lo anterior, la materia muerta proveniente de las raíces, así como los exudados que las raíces producen, están en contacto directo con las comunidades microbianas del suelo (Klumpp et al. 2009) cuyos productos de resíntesis constituirán la MOS estabilizada asociada a las partículas del suelo (Johnson y Matchett 2001). A través de su efecto en la MOS, las raíces contribuyen, además, con la capacidad de retención de agua del suelo, su fertilidad y su estructura (Tiessen et al. 1994, Lal 2004).

En la actualidad la mayor parte de los pastizales de montaña son utilizados para ganadería debido al incremento en la demanda de carne y lácteos para consumo humano (FAO, 2008). El pastoreo puede afectar el almacenamiento de COS al modificar la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas en general (Piñeiro et al. 2010). En particular en los pastizales, el consumo directo de biomasa verde por parte de los herbívoros, al disminuir la

biomasa aérea, aumenta la proporción de biomasa subterránea con respecto al total de la biomasa. Al mismo tiempo el pastoreo puede estimular la producción de biomasa radical y/o de exudados a partir de las mismas (Lopez-Mársico et al. 2016, Holland et al. 1996, McNaughton et al. 1983). De estas dos maneras el pastoreo aumentaría la cantidad de C que llega a través de la materia muerta radical y de los exudados radicales al suelo (Piñeiro et al. 2010). Además, de forma indirecta, el pastoreo puede producir cambios en la estructura de la comunidad vegetal y/o en la química de los tejidos vegetales a nivel de especie alterando la calidad química de la materia muerta aérea y subterránea que llega al suelo (Altesor et al. 2005).

En los pastizales de Pampa de Achala (Provincia de Córdoba, Argentina), al igual que en otros pastizales templados sin limitaciones de nutrientes ni de agua (Colladon et al. 2010, Vaieretti et al. 2013), el disturbio causado por la herbivoría y el fuego asociado a ella promueve la dominancia en el paisaje de los llamados céspedes de pastoreo. Esta fisonomía posee alta riqueza de especies y está dominada por plantas postradas o arrosetadas y/o de pequeño tamaño (Pucheta et al. 1998, Cingolani et al. 2014). Por su parte, en los mismos pastizales, la ausencia de dicho disturbio promueve la dominancia de gramíneas en macollo tales como *Poa stuckertii*, *Festuca tucumanica* y *Deyeuxia hieronimi*. En los céspedes, tanto debido a las características descritas como al consumo directo de la biomasa verde, el aporte anual y estacional de la biomasa aérea es menor que en las fisonomías dominadas por gramíneas en macollo (Pucheta et al. 1998, Vaieretti et al. 2013).

Con respecto a la biomasa subterránea, los patrones son menos claros que los observados para la biomasa aérea. Pucheta et al. (2004) encontraron que un césped de pastoreo presentaba igual biomasa de raíces totales hasta 20 cm de profundidad, mayor contenido de raíces finas, pero menor proporción raíces finas:raíces gruesas, en comparación con un pajonal fino (excluido por 16 años). Por su parte, Jaras (2016) en un estudio de parches de césped y pajonales gruesos, dentro de un mismo potrero, encontró que la biomasa de raíces totales hasta los 5 cm en parcelas de céspedes era mayor que en parcelas de pajonales gruesos. Por último, Sarquis et al. (2019), comparando

parches de céspedes y pajonales gruesos, en contrastes de alambrado de distintos potreros encontró que la biomasa subterránea total, hasta 30 cm de profundidad, era mayor en los céspedes, que en pajonales gruesos. El patrón reportado por Sarquis et. al 2019 se debió principalmente a las diferencias encontradas hasta 5 cm, ya que a mayor profundidad las diferencias en biomasa subterránea se equiparan. A su vez, los céspedes presentaron menor proporción de raíces finas que los pajonales (Sarquis et. al 2019).

Al mismo tiempo, los estudios realizados hasta el momento no han podido explicar la falta de diferencias en el contenido de C orgánico de los suelos de las distintas fisonomías de los pastizales de Pampa de Achala; ni a partir de los patrones de materia muerta aportado por la biomasa foliar ni a partir de los patrones de biomasa radical o del balance entre ambas (Sarquis et. al 2019). Esto podría deberse a que, hasta el momento, los modelos no han incorporado las variaciones estacionales del aporte de biomasa subterránea y las diferencias en esta estacionalidad entre parches de distintas fisonomías. En relación a la estacionalidad, Pucheta et al. (2004) sugiere que la biomasa subterránea de los pajonales (al menos de los pajonales finos) podría mantenerse más constante a lo largo del año que la de los céspedes, ya que esta última podría descender de manera más marcada en la estación desfavorable. Esta respuesta diferencial estaría relacionada con las diferencias en identidad taxonómica y funcional de las fisonomías. Mientras que los pajonales están dominados por unas pocas gramíneas perennes en penacho, los céspedes presentan una gran riqueza taxonómica e incluyen, entre sus especies más abundantes, especies anuales como *Muhlenbergia peruviana* (Pucheta et al. 1998, Cingolani et al. 2014).

En este contexto, el objetivo principal de esta tesina fue determinar el patrón estacional de la biomasa radical en dos fisonomías vegetales (céspedes y pajonales gruesos). Se espera con este trabajo aportar al entendimiento de los factores que controlan el reservorio de C orgánico del suelo, un servicio ecosistémico fundamental brindado por los pastizales.

Como objetivos específicos se propuso: 1) determinar la cantidad de biomasa vegetal subterránea (en raíces totales, finas y gruesas) en dos fisonomías vegetales en un muestreo invernal, en un perfil de suelo de 30 cm y 2)



comparar el patrón encontrado para el muestreo invernal con el previamente encontrado para las mismas fisonomías en un muestreo estival.

### **Hipótesis y resultados esperados**

1) Debido a que el crecimiento está limitado por la temperatura y la humedad (Kaspar y Bland 1992, Fitter et al. 1998), se espera encontrar menor biomasa de raíces totales (y de raíces finas y gruesas) en la estación invernal (que en la región está caracterizado tanto por menor temperatura y como por menor precipitación) en comparación a lo encontrado en los mismos parches en un trabajo complementario en la estación estival.

2) Debido a las diferencias en composición taxonómica y funcional de la vegetación de las dos fisonomías comparadas, específicamente una mayor proporción de especies anuales en los sitios de céspedes (Pucheta et al. 1998, Cingolani et al. 2003, Vaieretti, 2010) se espera que la cantidad de biomasa subterránea en los céspedes disminuyan de manera más marcada en comparación con los pajonales en la estación invernal.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Área de estudio**

El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional Quebrada de Condorito y parte de la reserva Provincial Hídrica Pampa de Achala, pertenecientes al cinturón superior de las montañas de la provincia de Córdoba (1700-2800 m.s.n.m.) (ver Fig.1a). Los muestreos para la presente tesina se realizaron entre agosto y principios de septiembre de 2017, en lo que correspondería a la estación de mínimo crecimiento de la vegetación (Pucheta et. al 1998, 2004).

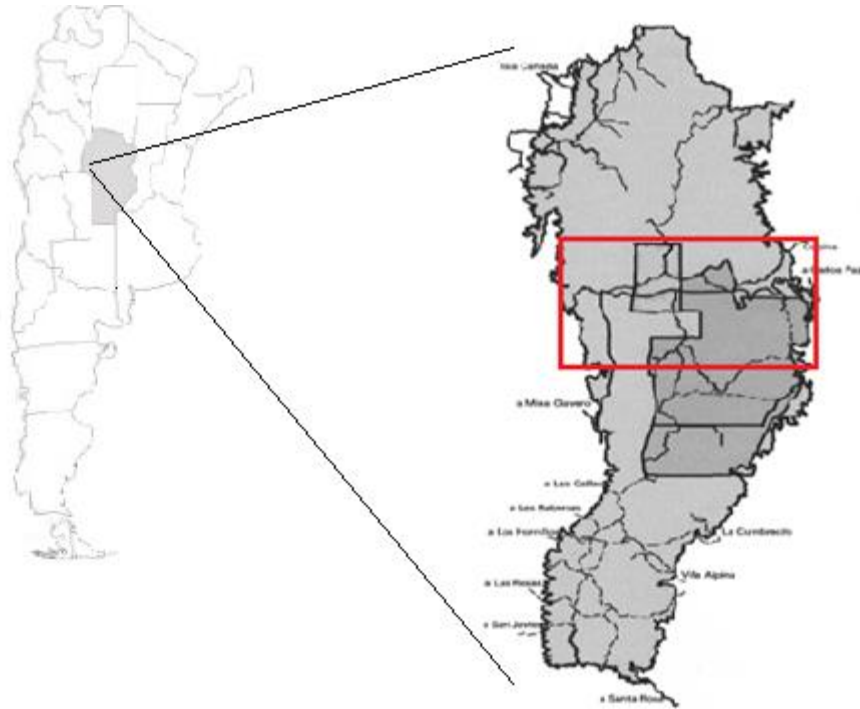
El clima del área es típicamente de montaña. La temperatura media del mes más frío y el más cálido son 4.0 y 11.4 °C, respectivamente, y no hay meses libre de heladas (Cabido et. al 1987). El régimen de lluvia es monzónico, con una media anual de precipitación de aproximadamente 900 mm concentrada en los meses más calurosos, desde octubre a abril (Cabido 1985,

Colladon 2010). Los meses más secos son usualmente junio, julio y agosto (Cingolani et al. 2015).

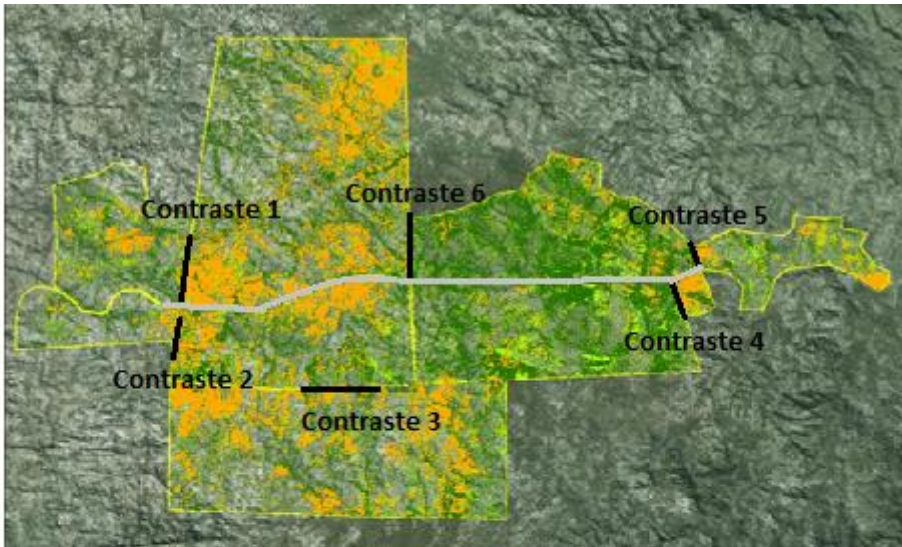
El paisaje está compuesto por un mosaico de pequeños parches de bosques dominados por *Polylepis australis*, pastizales y afloramientos de roca expuesta. Los pastizales pueden estar dominados por las denominadas pajas finas (*Deyeuxia hieronymi* y *Festuca tucumanica*) o por la denominada paja gruesa (*Poa stuckertii*), o por herbáceas y gramíneas cortas tales como *Lachemilla pinnata*, *Muhlebergia peruviana*, *Gentianella parviflora*, *Eryngium nudicaule*, (Cingolani et al. 2014). Las dos primeras fisonomías se conocen como pajonales, mientras que la última, típicamente mantenida por cargas ganaderas altas en interacción con fuego, se conoce como céspedes de pastoreo.

La ganadería doméstica fue introducida en el área hace más de 400 años y se mantiene este uso en la actualidad (Díaz et al. 1994). Dentro del Parque Nacional, el ganado ha sido mantenido o reintroducido en algunas áreas con la intención de mantener la diversidad vegetal y disminuir la acumulación de biomasa combustible para evitar riesgos de incendio. En otras áreas del parque el pastoreo ha sido excluido como parte de pruebas de planes de manejo y para evitar procesos erosivos (APN, 2007). Además del ganado doméstico, en tiempos más recientes y con el mismo objetivo, se han reintroducido guanacos (*Lama guanicoe*) en la seccional Trinidad del parque (Aprile y Schneider 2009). Por su parte, en la mayoría de las propiedades privadas que circundan al parque, el manejo del ganado es tradicional, con cargas ganaderas medianas a altas (0,23-0.35 unidades de ganado por ha de superficie no rocosa) y, ocasionalmente, con uso de fuego para abrir los pajonales y estimular la formación de céspedes de pastoreo (APN, 2007; Cingolani et al. 2013, 2014).

a)



b)



<b>Contraste 1</b>	<b>Contraste 6</b>	<b>Contraste 5</b>
PG   C	C   PG	PG   C
* PG   C *	* C   PG *	* PG   C *
PG   C	C   PG	PG   C

---

<b>Contraste 2</b>	<b>Contraste 3</b>	<b>Contraste 4</b>
C   PG	* PG PG PG	PG   C
* C   PG *	<hr style="width: 50%; margin: 0 auto;"/>	* PG   C *
C   PG	C C C *	PG   C

**Fig. 1: a)** Derecha: mapa del Parque Nacional Quebrada del Condorito (gris oscuro) y de la Reserva Hídrica Nacional de Achala (gris claro) con el área de estudio aproximada delimitada con un rectángulo rojo. Izquierda: mapa de Argentina (blanco) con la provincia de Córdoba señalada en gris. **b)** Arriba: disposición de los pares de contrastes de alambrado (líneas negras) en el área de estudio, con las diferentes fisonomías a cada lado. **Naranja:** césped, **verde oscuro:** pajonal grueso, **verde claro:** pajonal fino. Abajo: representación esquemática de la ubicación de los sitios de muestreo a cada lado del alambrado. C: césped, PG: pajonal grueso. \* (Asterisco) representa las parcelas en las que se separó raíces finas y gruesas. La línea gris representa la ruta provincial 34.

## Diseño de muestreo

Para llevar a cabo el objetivo 1 se seleccionaron un total de seis contrastes de alambrado de manera que de un lado de cada contraste predominaran los pajonales gruesos dominados por *Poa stuckertii* (debido a cargas ganaderas bajas o nulas) y del otro lado, predominan los céspedes de pastoreo (debido a una presión ganadera alta) (ver Fig.1b). A cada lado del alambrado de cada contraste, se seleccionaron 3 sitios de muestreo donde se delimitó, en cada uno, una parcela de 25 m<sup>2</sup> (6 contrastes (bloques) x 3 sitios de cada fisonomía → n=18). La elección de sitios en contrastes de alambrado se realizó con el objetivo de obtener la máxima similitud en condiciones ambientales y edáficas y de modo que las fisonomías predominantes, que son las que se desea evaluar, se deban exclusivamente al efecto de cargas ganaderas contrastantes. En cada parcela se tomó una muestra compuesta de cuatro muestras de suelo (dispuestas cerca de cada una de las esquinas de la parcela) con un barreno a tres profundidades diferentes 0-5 cm, 5-15 cm y 15-30 cm. Del mismo modo que para las raíces totales, se tomaron muestras compuestas para la obtención de raíces finas y gruesas, pero únicamente en un solo sitio de muestreo por fisonomía por contraste (6 contrastes x 1 sitio de cada fisonomía → n=6).

Con el objetivo de comparar los resultados de biomasa radical total obtenidos para el muestreo invernal con los obtenidos para el estival, los datos fueron comparados con aquellos previamente tomados en los mismos sitios durante la temporada estival (febrero y marzo), por Sarquis et. al 2019 y Pestoni (2018, comunicación oral) (6 contrastes x 3 sitios/parcelas de cada fisonomía → n=18 para cada una de las temporadas). Además, pero solo para tres de los seis contrastes (contrastes 2, 4 y 6), y en un solo sitio por

fisonomía por cada uno de los tres contrastes, se compararon los datos de biomasa de raíces finas y gruesas obtenidos en ambas temporadas (3 contrastes x 1 sitio por cada fisonomía → n=3 para cada temporada).

## **Procesamiento y mediciones**

A partir de la muestra compuesta de suelo tomada de cada parcela se obtuvo la biomasa subterránea total (raíces finas + gruesas). Para obtenerla se separaron las raíces cuidadosamente de la tierra, la hojarasca aérea y los invertebrados que pudiera haber en la muestra, utilizando tamices y pinzas. Las raíces así colectadas se colocaron en un agitador para retirar los restos de suelo que aún permanecían adheridos a ellas y luego se las lavó con piseta y se las llevó a estufa hasta peso seco. Posteriormente se obtuvo el peso de la biomasa con una balanza de precisión y se almacenó el material seco en bolsas de papel hasta el momento de realizar las determinaciones de C. A partir de las muestras de suelo, previo a la obtención de la biomasa subterránea, se determinó el peso húmedo total (raíces + suelo + piedras) y se obtuvo una pequeña submuestra de suelo libre de raíces y piedras en la cual se midió la humedad mediante el método gravimétrico, para cada una de las profundidades. Para los cálculos además se utilizó el peso seco de la muestra (raíces +suelo +piedras luego de la estufa), el peso de las piedras, y la densidad aparente del suelo. La medida de densidad aparente fue tomada de estudios previos en los mismos sitios (Sarquis et. al 2019). Para la separación de raíces finas y gruesas, cada muestra de tierra se colocó en una bolsa de tela de tipo voile para eliminar parte del suelo mediante lavado bajo el agua corriente. Posteriormente el material restante se colocó en un tamiz de 0,5 mm y se realizó un lavado por suspensión. Una vez obtenida la biomasa subterránea total de esa muestra se la clasificó en fina o gruesa dependiendo de si tenía un diámetro inferior a 1 mm o superior a este, respectivamente (Pucheta et. al 2004). Por último se las peso y almacenó. El diámetro de las raíces se midió sobre un papel milimétrado.

Adicionalmente, se determinó el contenido de C en raíces (6 contrastes x 3 sitios por cada fisonomía → n= 18) mediante técnica de calcinación,

utilizando una mufla (modelo 331, Indef. Hornos Eléctricos S.A.) a 550°C. El contenido de C se estimó como la mitad del peso libre de cenizas (Moretto et al. 2001, Larreguy et al. 2014). No se midió por separado el C contenido en raíces finas y gruesas, ya que un estudio previo realizado en tres de los seis contrastes analizados aquí no encontró diferencias significativas en la relación C:N entre las raíces de diferentes fisonomías. (Sarquis et. al, 2019).

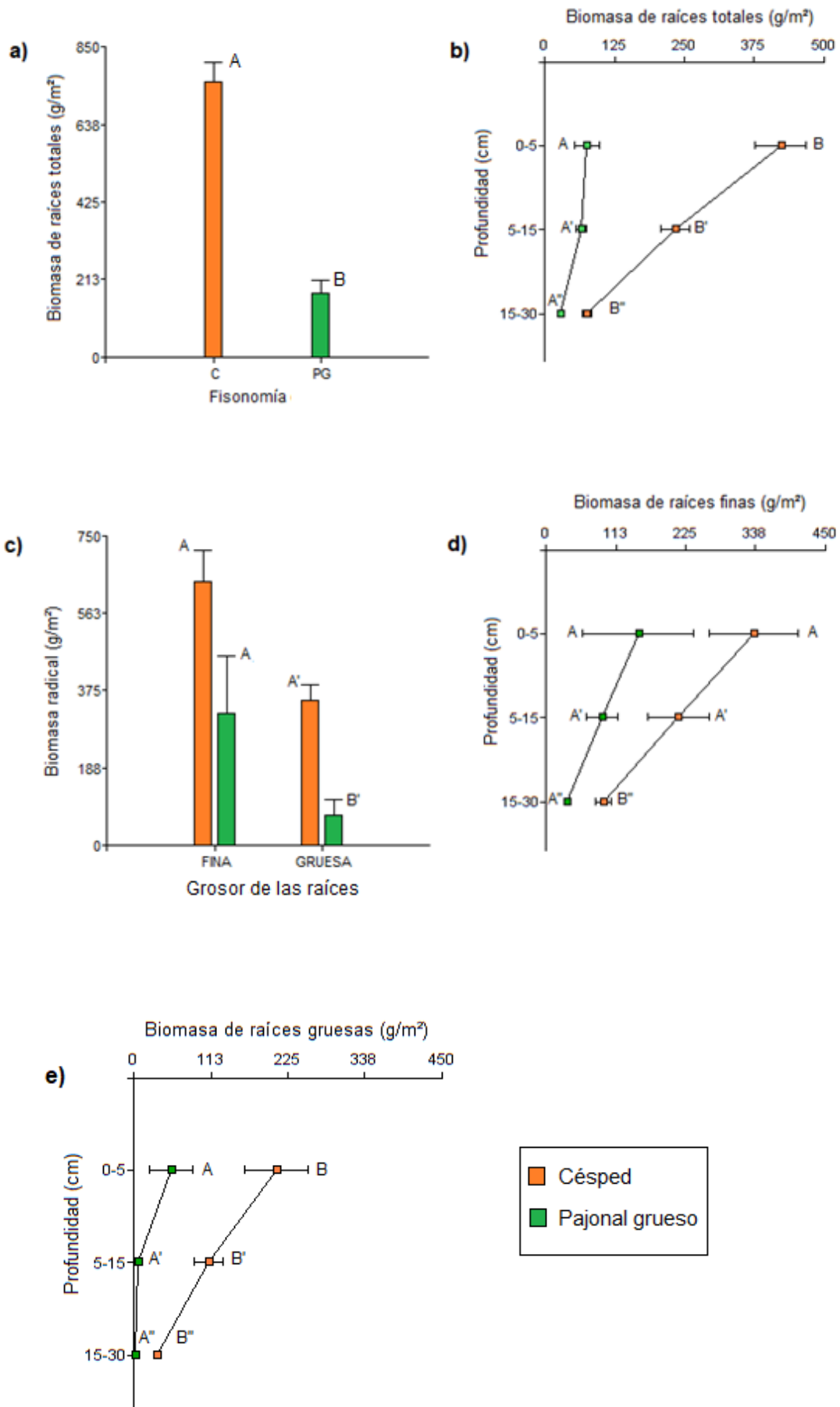
### **Análisis estadísticos**

El análisis de los datos se realizó mediante modelos lineales generales y mixtos en el programa Infostat versión 2018 con interfaz en R. En todos los modelos se especificó a los contrastes como efecto aleatorio, debido a que los sitios que se encuentran a los lados de cada contraste podrían no ser independientes entre sí debido a particularidades de su localización, es decir que se consideraron como bloques experimentales. Siempre que fuese necesario se homogeneizó la varianza de uno o varios efectos fijos, mediante el modelo de función de varianzas varIdent. Las diferencias entre las medias se establecieron mediante un test LSD de Fisher ya que en la mayoría de los casos no se cumplieron los supuestos de normalidad de los errores. Por último, los modelos elegidos se seleccionaron según los Criterios de Información de Aikaike y Bayesiano. Para comparar la biomasa de raíces totales (y su contenido de C), finas y gruesas entre las diferentes fisonomías analizadas, para todo el perfil de suelo (0-30 cm) y para cada una de las profundidades por separado (0-5, 5-15 y 15-30 cm), se usó como factor fijo a la fisonomía. Para la comparación de biomasa de raíces totales (y su contenido de C) finas y gruesas entre temporadas, para todo el perfil de suelo (0-30 cm) y para cada una de las profundidades por separado (0-5, 5-15 y 15-30 cm) se utilizó como factor fijo a la temporada. Las comparaciones en todos los casos se realizaron para cada una de las fisonomías por separado, entre temporadas.

## **RESULTADOS**

### **Biomasa de raíces totales, finas y gruesas de la temporada fría y seca**

Las raíces totales de los céspedes ( $739,31 \pm 63,25 \text{ g/m}^2$ ) en el muestreo de invierno superaron aproximadamente 4 veces a la de los pajonales gruesos ( $173,70 \pm 63,89 \text{ g/m}^2$ ) en el mismo muestreo. Estas diferencias se debieron fundamentalmente a las variaciones observadas en los primeros 5 cm del suelo (Fig. 2 a y b). Este patrón se repitió para el C alojado en dichas raíces (C:  $340,28 \pm 31,57 \text{ g/m}^2$ , PG:  $88,38 \pm 32,54 \text{ g/m}^2$ ) (Ver anexos: Fig. 5). Los céspedes, además, presentaron 8 veces más raíces gruesas ( $351,60 \pm 38,08 \text{ g/m}^2$ ) que los pajonales ( $42,33 \pm 41,22 \text{ g/m}^2$ ) (Fig. 2 c). Con respecto a las raíces finas, si bien el valor absoluto de biomasa en los céspedes ( $640,02 \pm 92,35 \text{ g/m}^2$ ) fue el doble que lo encontrado en los pajonales ( $319,46 \pm 113,11 \text{ g/m}^2$ ), esas diferencias no fueron significativas, debido a la alta variabilidad encontrada (Fig. 2 c). Mientras que la biomasa de raíces gruesas se diferenció entre fisonomías en todas las profundidades, la biomasa de raíces finas lo hizo únicamente en la profundidad de 15 a 30 cm (Fig. 2 d y e). Por último, la relación raíces gruesas: raíces finas fue mayor en los céspedes (relación  $0,53 \pm 0,06$ ) que en los pajonales gruesos ( $0,13 \pm 0,07$ ).

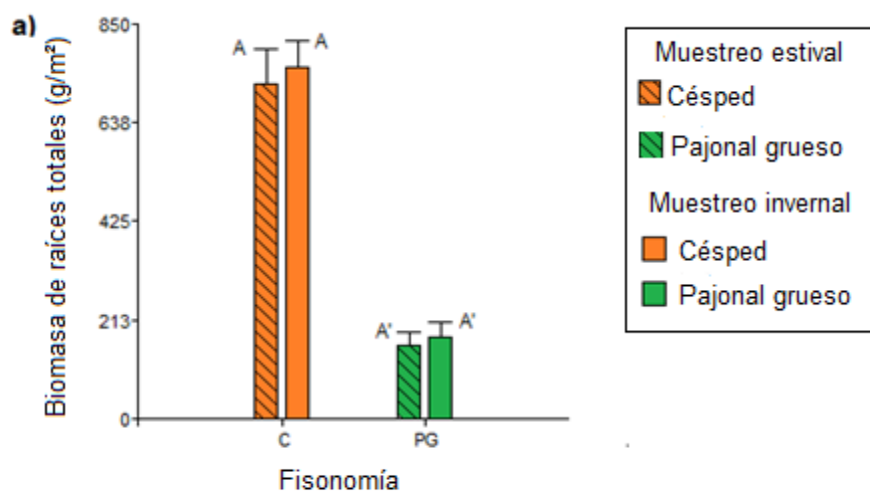


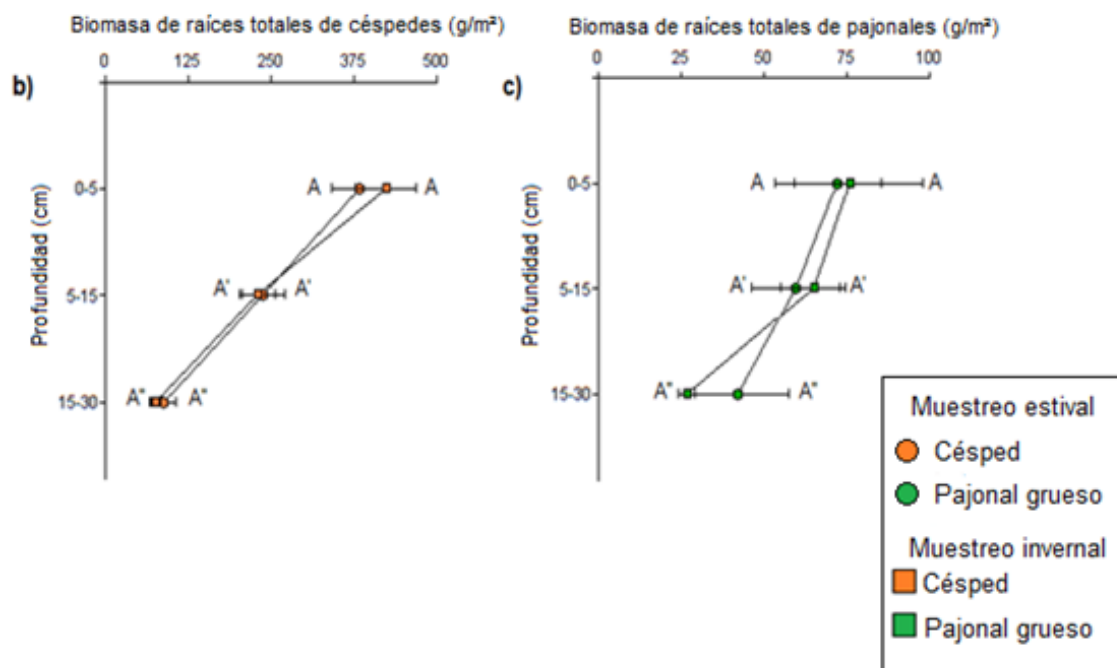


**Fig. 2:** **a)** Biomasa de raíces totales (g/m<sup>2</sup>) para todo el perfil de suelo (0-30 cm). **b)** Biomasa de raíces totales (g/m<sup>2</sup>) por profundidad. **c)** Biomasa de raíces finas y gruesas (g/m<sup>2</sup>) para todo el perfil de suelo (0-30 cm). **d)** Biomasa de raíces finas (g/m<sup>2</sup>) por profundidad. **e)** Biomasa de raíces gruesas (g/m<sup>2</sup>) por profundidad. C: césped, PG: pajonal grueso. **Naranja:** césped, **verde:** pajonal grueso. Letras diferentes indican diferencias significativas. Las barras representan el error estándar.

### Comparación de biomasa de raíces totales entre temporadas

No se observaron diferencias significativas entre el patrón de biomasa radical total observado en el muestreo invernal (C: 728,96 ± 110,44 g/m<sup>2</sup>, PG: 176,62 ± 42,97 g/m<sup>2</sup>) con el observado en el muestreo estival (C: 692,21 ± 110,44 g/m<sup>2</sup>, PG: 161,03 ± 33,08 g/m<sup>2</sup>) (Fig. 3 a), ni para el perfil completo hasta 30 cm de profundidad (fig. 3 b) ni para ninguna de las profundidades analizadas (Fig. 3 c). En línea con esos resultados, la diferencia en la biomasa de raíces entre céspedes y pajonales gruesos fue similar para ambas temporadas (Fig. 3 a), siendo la biomasa radical total de los céspedes 4 veces mayor a la de los pajonales gruesos en ambas temporadas.



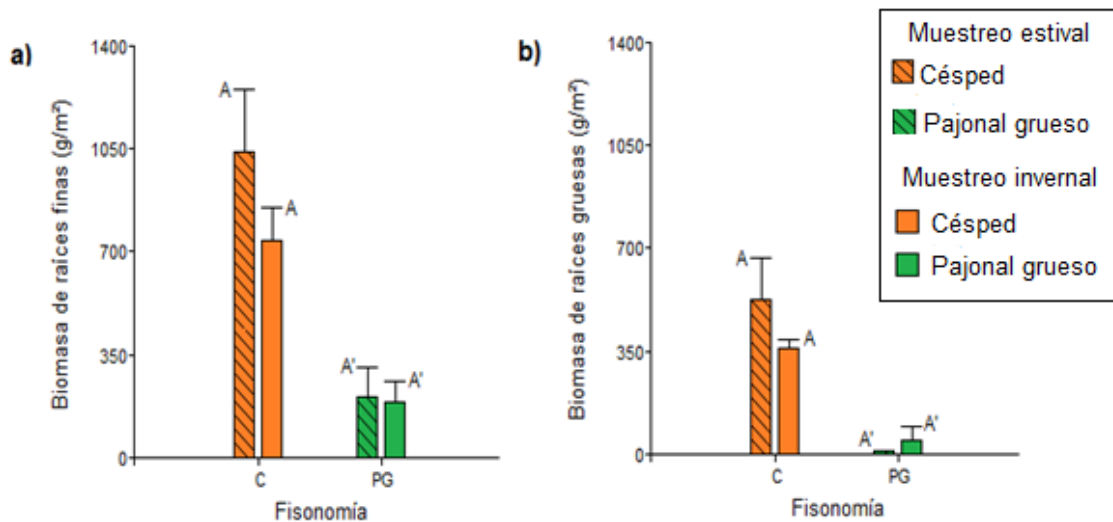


**Fig. 3:** **a)** Comparación de biomasa de raíces totales ( $\text{g/m}^2$ ) entre temporadas para todo el perfil de suelo (0-30 cm). **b)** Comparación de biomasa de raíces totales ( $\text{g/m}^2$ ) de céspedes entre temporadas por profundidad. **c)** Comparación de biomasa de raíces totales ( $\text{g/m}^2$ ) de pajonales gruesos por profundidad. C: césped, PG: pajonal grueso. Naranja: césped, verde: pajonal grueso. Barra sin rayar / cuadrado muestreo invernal. Barra rayada/ círculo: muestreo estival. Letras diferentes representan diferencias significativas. Las barras representan el error estándar.

### Comparación de raíces finas y gruesas entre temporadas

Las raíces finas de céspedes y pajonales gruesos, de ambas temporadas representaron la mayor proporción de las raíces totales. La biomasa de raíces finas no presentó diferencias significativas entre temporadas, ni en céspedes (muestreo estival:  $1038,63 \pm 172,06 \text{ g/m}^2$ , muestreo invernal:  $737,75 \pm 172,06 \text{ g/m}^2$ ) ni en pajonales (muestreo estival:  $209,64 \pm 83,73 \text{ g/m}^2$ , muestreo invernal:  $187,79 \pm 83,73 \text{ g/m}^2$ ). Lo mismo ocurrió con las raíces gruesas (C: muestreo estival:  $526,23 \pm 139,32 \text{ g/m}^2$ , muestreo invernal:  $358,85 \pm 29,91 \text{ g/m}^2$ ; PG: muestreo estival:  $10,23 \pm 30,27 \text{ g/m}^2$ , muestreo invernal:  $49,46 \pm 30,27 \text{ g/m}^2$ ). En ninguna de las dos

fisionomías se encontraron diferencias significativas en la biomasa de raíces finas ni en las gruesas, a ninguna de las profundidades analizadas (ver anexos: fig. 6).



**Fig. 4:** **a)** Comparación de biomasa de raíces finas ( $\text{g/m}^2$ ) entre temporadas para todo el perfil de suelo (0-30 cm). **b)** Comparación de biomasa de raíces gruesas ( $\text{g/m}^2$ ) entre temporadas para todo el perfil de suelo (0-30 cm). C: césped, PG: pajonal grueso. Naranja: césped, verde: pajonal grueso. Barra sin rayar: muestreo invernal. Barra rayada: muestreo estival. Letras diferentes representan diferencias significativas. Las barras representan el error estándar.

## DISCUSIÓN

Los resultados del presente trabajo muestran que la biomasa de raíces totales (y también la biomasa de raíces finas y gruesas) de la temporada invernal, no disminuyó, como se esperaba según la hipótesis 1, respecto a la obtenida durante la temporada estival. Por su parte, las diferencias en biomasa de raíces totales, finas y gruesas fueron similares entre fisionomías en las dos temporadas analizadas, con lo que también se rechazó la hipótesis 2 propuesta. En ambas temporadas los céspedes (fisionomía dominante en los potreros con presión ganadera alta) presentaron mayor biomasa radical total,

respecto a los pajonales gruesos, fisonomía dominante en los potreros excluidos del ganado (o con cargas ganaderas bajas). Las raíces finas y gruesas siguieron el mismo patrón que las raíces totales.

### **Patrón de la biomasa radical de la temporada fría y seca**

Tal como sugiere la evidencia previa en el sitio de estudio (Jaras, 2016, Sarquis et. al 2019), los céspedes presentaron una cantidad superior de biomasa subterránea respecto a los pajonales gruesos. Se ha propuesto que este patrón se debe a que el ganado estimula el crecimiento de biomasa subterránea en respuesta compensatoria al consumo directo de biomasa aérea (Mc Naughton, 1983). A largo plazo, este patrón también se relacionaría con el recambio de especies que produce el consumo de los herbívoros. Este consumo selectivo de especies palatables estimula, además de una alta riqueza, la dominancia de formas de vida de crecimiento postrado o arrosetado (Pucheta et al. 1998, Cingolani et al. 2014). Estas formas de vida poseen, además, adaptaciones para la reproducción vegetativa y para el almacenamiento de nutrientes en sus raíces (bulbos, rizomas y raíces napiformes), las cuales, en el presente trabajo, representaron un gran aporte a la biomasa subterránea total.

También en concordancia con lo encontrado en otros estudios en el área, la biomasa de raíces finas y gruesas siguió, en general, el patrón de la biomasa de raíces totales reportado por Sarquis et. al 2019 (para los mismos sitios en la temporada estival) y, Pucheta et. al 2004 (para otro potrero dentro del área de estudio), es decir mayor biomasa en céspedes que en pajonales. Al mismo tiempo, y siguiendo el patrón encontrado por Pucheta et. al (2004) y Sarquis et. al (2019) para la misma área, las raíces finas representaron el mayor aporte a la biomasa total en ambas fisonomías. Resultados similares fueron reportados en otros pastizales en general (Bahn et. al 2006, Reinhardt y Miller 1990), aunque también se reportaron algunas excepciones a este patrón (en un sitio excluido de pastoreo en pastizales de EEUU, Derner et. al 2006, en pastizales de Canadá, Steinaker y Wilson, 2005). Finalmente, el hecho de que en ambas fisonomías, la biomasa de raíces totales (y finas y gruesas) disminuya con la profundidad es un patrón que se observó en numerosos

estudios (Garcia-Pausas et. al 2011, Ma et. al 2008, Sarquis et. al 2019). Esta disminución de la biomasa de raíces con la profundidad estaría relacionada a la disminución en la disponibilidad de nutrientes que también ocurre con la profundidad y que no justificaría una gran inversión en raíces en capas subsuperficiales (Guo et. al 2007).

### **Patrón estacional de la biomasa radical**

A pesar de que se considera que la temperatura y la humedad limitan el crecimiento de la biomasa vegetal, nuestros resultados sugieren que la biomasa radical no varía estacionalmente. Esto podría deberse a que la temperatura, que en el área de estudio es el factor más limitante para la productividad/ biomasa aérea, podría no ser el predictor más importante del crecimiento de la biomasa radical (Garcia Pausas et. al 2011, Fitter 1998). Se ha propuesto que la respuesta de las raíces a la temperatura es compleja y difícil de generalizar, ya que esta puede covariar con otros factores como la disponibilidad de nutrientes y el contenido de agua, entre otros y, además puede variar entre especies, genotipos de una misma especie, e incluso entre diferentes estadios ontogénicos (Kaspar y Bland 1992, Pregitzer et. al 2000).

Nuestros resultados también indican que la biomasa radical tampoco varía en consonancia con la variación de la biomasa aérea, que en el área de estudio presenta valores máximos durante la temporada estival y tiende a disminuir en la invernal (Pucheta et. al 1998). En relación a esto, algunos autores, han propuesto que los controles sobre la productividad aérea y subterránea pueden operar de manera diferente, y debido a eso puede existir un desfase entre los picos de productividad (Abramoff y Finzi, 2015, Steinaker y Wilson, 2008, 2010). Específicamente, los autores sugieren que el pico máximo de productividad/biomasa radical, se produciría posterior al de la biomasa aérea. Es decir, que otra de las razones por las cuales no se encontraron diferencias en la biomasa radical entre temporadas, podría deberse a que las fechas seleccionadas para los muestreos estivales e invernales, no detectaron los picos máximo y mínimo de biomasa radical. Sin embargo, debe tenerse en cuenta, que las fechas elegidas en el presente estudio, fueron seleccionadas teniendo en cuenta los picos máximos y mínimos

de biomasa radical en el área de estudio detectados en estudios previo (Pucheta et al. 2004). La bibliografía previa en el sitio (Pucheta, et al 1998 y 2004) indicaría que los picos de biomasa subterránea se encuentran relativamente acoplados a los de la biomasa aérea, es decir que aportarían evidencias en contra de un desfase aéreo-subterráneo. Resta evaluar, sin embargo, si este patrón se repite a lo largo de los años o si muestreos más intensivos temporalmente (por ejemplo anuales) permiten detectar alguna variación adicional.

Otra consideración metodológica que podría hacer hacerse es que, podría ocurrir que entre temporadas no se observe variación en la cantidad de raíces totales, finas y gruesas, pero que sí varíe la proporción de raíces vivas y muertas dentro de ellas. Trabajos previos en el área de estudio (Pucheta et. al 2004) muestran que las diferencias en la biomasa radical entre temporadas son mayores cuando se comparan las raíces vivas o muertas por separado, que cuando se compara la biomasa de raíces totales (vivas + muertas). Esto se debe a que mientras que las raíces vivas presentan un pico máximo en la temporada de crecimiento, las muertas lo tienen en la temporada invernal (Pucheta et. Al 2004). Sin embargo, las raíces finas que en el presente estudio representaron el mayor aporte a las raíces totales (85, 97% en pajonales gruesos y 64,27 % en céspedes) son en general, raíces vivas, debido a que las raíces finas muertas son degradadas muy rápidamente (Pucheta et. al 2004). Teniendo esto en cuenta, podríamos asumir que, si bien las raíces gruesas que cuantificamos podrían tener una proporción importante de raíces muertas (que a su vez podría variar entre temporadas), las raíces finas no lo tendrían. Siendo que las raíces finas, que asumimos están en general vivas, no mostraron diferencias significativas en su biomasa entre temporadas (aunque sí una tendencia a mayor biomasa en el muestreo estival en los céspedes) podemos asumir que el patrón no cambiaría en gran magnitud si hubiéramos separado raíces vivas y muertas.

Finalmente, resulta interesante plantearnos por qué no se observó, al menos en los céspedes, los cuales poseen una abundancia significativa de especies anuales en comparación con los pajonales gruesos (Pucheta et. al 1998), una disminución en la biomasa de raíces en la temporada de invierno tal

como se observó en un trabajo anterior en el área de estudio (Pucheta et. al 2004). A pesar de que la bibliografía previa (Pucheta et. al 1998) sugiere que en los céspedes, la cobertura de anuales es de aproximadamente 20%, censos recientes de vegetación en 14 de los parches de céspedes utilizados en nuestro estudio, muestran que la cobertura de anuales es muy variable, y que como resultado, la cobertura media de especies anuales sería de sólo un 10% (Pestoni, 2019, datos no publicados). Es posible entonces que el aporte de biomasa radical de las especies anuales, no resulte significativo a la hora de incidir en la variación estacional. Adicionalmente, no podemos descartar que en los céspedes, caracterizados por una alta riqueza de especies, exista competencia interespecífica por el espacio y que ante la muerte de un grupo, como son las anuales, otros compensen el crecimiento (Schmid, 2002).

Como consideraciones finales, podemos decir que si bien desfasar más los muestreos, separar raíces vivas de muertas y realizar muestreos más exhaustivos temporalmente podría arrojar resultados más precisos, nuestros resultados, en el contexto de estudios previos, indican cierta estabilidad de la biomasa radical. Esto implica que, en principio, las diferencias en el aporte de raíces entre temporadas no explicaría la falta de diferencias en el contenido de C en el suelo entre fisonomías encontrada en otros estudios en el área.

### **AGRADECIMIENTOS**

Quiero agradecer a la Cátedra de Biogeografía y al Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV) por brindarme el espacio y las herramientas necesarias para realizar mi tesina, también al Parque Nacional Quebrada de Condorito, a la Reserva Hídrica Provincial Pampa de Achala y a los propietarios de los campos por otorgarme el permiso para desarrollar los muestreos. Además quiero agradecer a los subsidios de SECyT-UNC y PIP-CONICET por proporcionar los fondos necesarios para que este proyecto pudiera llevarse a cabo.

Deseo agradecer especialmente a mi directora Nati, por recibirme como su tesinista, guiarme en este proceso de aprendizaje y por estar siempre

predispuesta a brindarme la ayuda que necesitaba. También a Sofi Pestoni y Agus Sarquis por todo lo que me enseñaron, la paciencia que me tuvieron y por su compañerismo. A Rosario Iglesias por tener la amabilidad de realizar el mapa de coberturas de las distintas fisonomías y compartirlo. A mucha de la gente del IMBIV que de una u otra forma me ayudaron, Norma, Lucas, Lucre.

Por último, pero no menos importante, quiero agradecer a mi familia por el apoyo que me dieron en estos años y a mis amigos de la facu “BIOTURROS” ya que sin ellos mi trayecto por esta bella carrera no hubiera sido igual.

### **BIBLIOGRAFIA**

- Abramoff R. Z., y Finzi A. C. 2015. Are above- and below-ground phenology in sync? *New Phytologist* vol 205:1054–1061.
- Altesor A., Oesterheld M., Leoni E., Lezama F. y Rodriguez C. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology* 179:83–91.
- APN, 2007. Plan de Manejo Parque Nacional Quebrada del Condorito y Reserva Hídrica Provincial de Achala. Editorial APN, Ciudad Autónoma de Buenos Aires.
- Aprile G. y Schneider C. 2009. Respuesta comportamental de guanacos (*Lama guanicoe*) translocados y reintroducidos en el Parque Nacional Quebrada del Condorito, Provincia de Córdoba, Argentina . *APRONA Bol. Cient.* 41: 69-87.
- Bahn M., Knapp M., Garajova, Z., Pfahringer N., Cernusca A. 2006. Root respiration in temperate mountain grassland differing in land use. *Global Change Biology* 12:995–1006.
- Cabido M. 1985. Las comunidades vegetales de la pampa de Achala. Sierras de Córdoba, Argentina. *Documents Phytosociologiques* 9:431-443.



- Cabido M., Breimer R. y Vega G. 1987. Plant communities and associated soil types in a high plateau of the Córdoba mountains, Central Argentina. *Mt. Res. Dev.* 7:25-42.
- Cingolani A. M., Cabido M. R., Renison D., y Solís Neffa V, 2003. Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 14(2):223-232.
- Cingolani A. M., M. V. Vaieretti, M. A. Giorgis, M. Poca, P. A. Tecco, y D. E. Gurvich. 2014. Can livestock grazing maintain landscape diversity and stability in an ecosystem that evolved with wild herbivores? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 16:143–153.
- Cingolani A.M., Poca M., Giorgis M.A., Vaieretti M.V., Gurvich D.E., Whitworth-Hulse J. I., Renison D. 2015. Water provisioning services in a seasonally dry subtropical mountain: Identifying priority landscapes for conservation. *Journal of Hydrology* 525: 178–187.
- Cingolani, A.M., Vaieretti, M.V., Giorgis, M.A., La Torre, N., Whitworth-Hulse, J.I., Renison, D., 2013. Can livestock and fires convert the sub-tropical mountain rangelands of central Argentina into a rocky desert? *Rangeland J.* 35: 285–297.
- Colladon L., Felici G. S., Pazos I. 2010. Anuario pluviométrico 2005–2010. Cuenca del Río San Antonio. Sistema del Río Suquía - Provincia de Córdoba. Instituto Nacional del Agua y del Ambiente (INA) y Centro de Investigaciones de la Región Semiárida (CIRSA), Córdoba.
- Díaz S., Acosta A. y Cabido M. 1994. Community structure in montane grasslands of central Argentina in relation to land use. *J.Veg. Sci.* 5:483-488.
- Derner J. D., Boutton T. W., Briske D. D. 2006 Grazing and ecosystem carbon storage in the North American Great Plains. *Plant and Soil* 280:77–90.
- Fitter A.H, Graves J.D., Self G.K., Brown T.K., Bogie D.S., Taylor K. 1998. Root production, turnover and respiration under two grassland types along an altitudinal gradient: influences of temperature and solar radiation. *Oecologia* 114:20-30.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations [FAO] 2008. FAOSTAT. URL: <http://faostat.fao.org/>.

- Gang C., Zhou W., Chen Y., Wang Z., Sun Z., Li J., Qi J., Odeh I. 2014. Quantitative assessment of the contributions of climate change and human activities on global grassland degradation. *Environ Earth Sci*, 72:4273–4282.
- Gao Y. Z., Giese M., Lin S., Sattelmacher B., Zhao Y., Brueck H. 2008. Belowground net primary productivity and biomass allocation of a grassland in Inner Mongolia is affected by grazing intensity. *Plant Soil* 307:41–50.
- Garcia- Pausas J., Casals P., Romanya J., Vallecillo S., Sebastia M. T. 2011. Seasonal patterns of belowground biomass and productivity in mountain grasslands in the Pyrenees. *Plant Soil* 340: 315-326.
- Guo L. B., Wang M., Gifford R. M. 2007. The change of soil carbon stocks and fine root dynamics after land use change from a native pasture to a pine plantation. *Plant Soil* 299:251–262.
- Holland J. N., Cheng W. y Crossley D. A., 1996. Herbivore-induced changes in plant carbón allocation:assessment of belowground carbón fluxes using carbón-14. *Oecologia* 107:87-94.
- Hui D. y Jackson R. B. 2005. Geographical and interannual variability in biomass partitioning in grassland ecosystems: a synthesis of field data. *New Phytologist* 169:85–93.
- Hu Ya-Lin, De-Hui Zeng, Xiang-Qing Ma y Scott X. Chang. 2016. Root rather than leaf litter input drives soil carbon sequestration after afforestation on a marginal cropland. *Forest Ecology and Management* 362:38–45.
- Jaras D. J. 2016. Efecto del pastoreo sobre los reservorios y flujos de carbono en pastizales de altura en las Sierras Grandes de Córdoba. Tesina de grado. FCEFyN-UNC.
- Johnson L. C. y Matchett J. R. 2001. Fire and grazing regulate belowground processes in tallgrass prairie. *Ecology* 82:3377–3389.
- Kaspar T. C. y Bland W. L. 1992. Soil temperatura and root growth. *Soil Sci* 154:290-299.
- Klumpp k., Fontaine s., Attard E., Le Roux X., Gleixner G., Soussana J. F. 2009. Grazing triggers soil carbon loss by altering plant roots and their control on soil microbial community. *Journal of Ecology* 97:876–885.

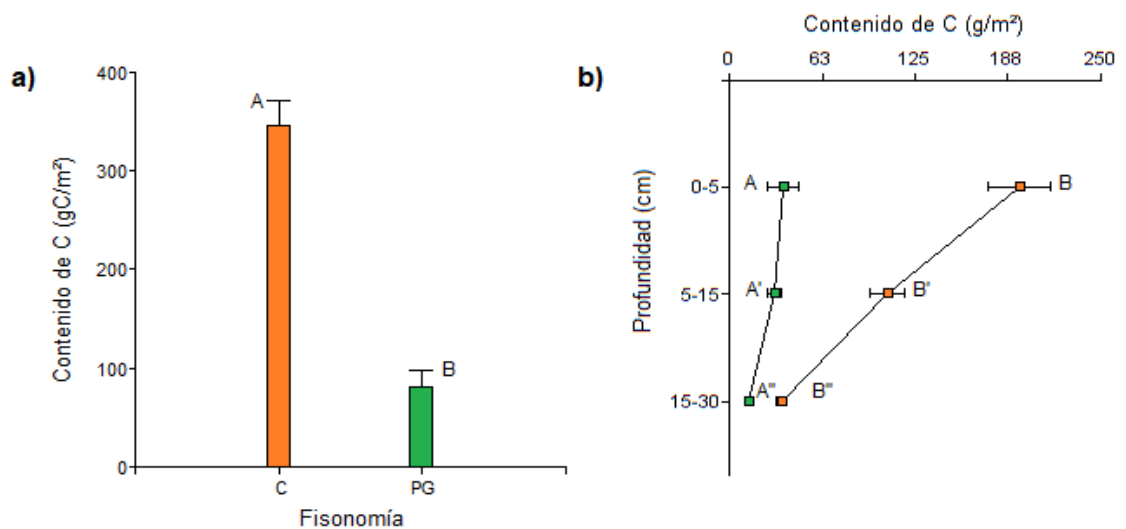
- Lal R. 2004. Soil Carbon Sequestration Impacts on Global Climate Change and Food Security. *Science* Vol. 304, Issue 5677, pp. 1623-1627.
- Larreguy C., Carrera A. L., Bertiller M.B. 2014. Effects of long-term grazing disturbance on the belowground storage of organic carbon in the Patagonian Monte, Argentina. *Journal of Environment Management* 134:47-55.
- López-Mársico L., Oyarzabal M., Altesor A., Paruelo J.M. 2016. Efecto del pastoreo sobre la productividad primaria neta subterránea de un pastizal templado. *Ecología Austral* 26:256-263.
- Ma W., Yang Y., He J., Zeng H., Fang J. 2008. Above- and belowground biomass in relation to environmental factors in temperate grasslands, Inner Mongolia. *Science in China Series C: Life Sciences* vol. 51 no. 3 263-270.
- Mc Sherry M. E. y Ritchie M. E. 2013. Effects of grazing on grassland soil carbon: a global review. *Global Change Biology* 19:1347–1357.
- McNaughton S. J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329-336.
- Moretto A. S., Distel R. A., Didoné N. G. 2001. Decomposition and nutrient dynamic of leaf litter and roots from palatable and unpalatable grasses in a semi-arid grassland. *Applied Soil Ecology* Volume 18, Issue 1, Pages 31-37.
- Pestoni S. 2018. Comunicación oral.
- Piñeiro G., Paruelo J. M., Oesterheld M., Jobbágy E. G. 2010. Pathways of Grazing Effects on Soil Organic Carbon and Nitrogen. *Rangeland Ecol Manage* 63:109–119.
- Pregitzer K. S., King J. S., Burton A. J., Brown S. E. 2000. Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytol.* 147:105–115.
- Pucheta E., Bonamici I., Cabido M., Díaz S. 2004. Below-ground biomass and productivity of a grazed site and neighbouring ungrazed enclosure in a grassland in central Argentina. *Austral Ecology* 29:201–208.
- Pucheta E., M. Cabido, S. Díaz, y G. Funes. 1998. Floristic composition, biomass, and aboveground net plant production in grazed and protected sites in a mountain grassland of central Argentina. *Acta Oecologica* 19:97-105.

- Rasse D., P., Rumpel C., Dignac M., F. 2005. Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilization. *Plant and Soil* 269: 341–356.
- Reinhardt D. R. and Miller R. M. 1990. Size classes of root diameter and mycorrhizal fungal colonization in two temperate grassland communities. *New Phytol*, 116, 129-136
- Sarquis A., Pestoni S., Cingolani A. M., Pérez Harguindeguy N. 2019. Physiognomic changes in response to herbivory increase carbon allocation to roots in a temperate grassland of central Argentina. *Plant Ecol.* <https://doi.org/10.1007/s11258-019-00945-w>.
- Schmid I. 2002. The influence of soil type and interspecific competition on the fine root system of Norway spruce and European beech. *Basic and Applied Ecology*, Volume 3, Issue 4, Pages 339-346.
- Shahbaz M., Y. Kuzyakov y F. Heitkamp. 2016. Decrease of soil organic matter stabilization with increasing inputs: Mechanisms and controls. *Geoderma* 304:76-82.
- Six J., Bossuyt H., Degryze S., Deneff K. 2004. A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil & Tillage Research* 79:7–31.
- Soussana J. F., Loiseau P., Vuichard N., Ceschia E., Balesdent J., Chevallier T., Arrouays D. 2004. Carbon cycling and sequestration opportunities in temperate grasslands. *Soil Use and Management* 20:219-230.
- Steinaker D. F. y Wilson S. D. 2008. Phenology of fine roots and leaves in forest and grassland. *J Ecol* 96(6):1222–1229.
- Steinaker D. F., Wilson S. D., Peltzer D. A. 2010. Asynchronicity in root and shoot phenology in grasses and woody plants. *Glob Change Biol* 16(8):2242–2251.
- Steinaker D. F and Wilson S. D. 2005. Belowground litter contribution to nitrogen cycling at a northern grassland- forest boundary. *Ecology*, 86(10), pp. 2825–2833
- Tiessen H., Cuevas E., Chacon P. 1994. The role of soil organic matter in sustaining soil fertility. *Nature* vol 371: 783-785.

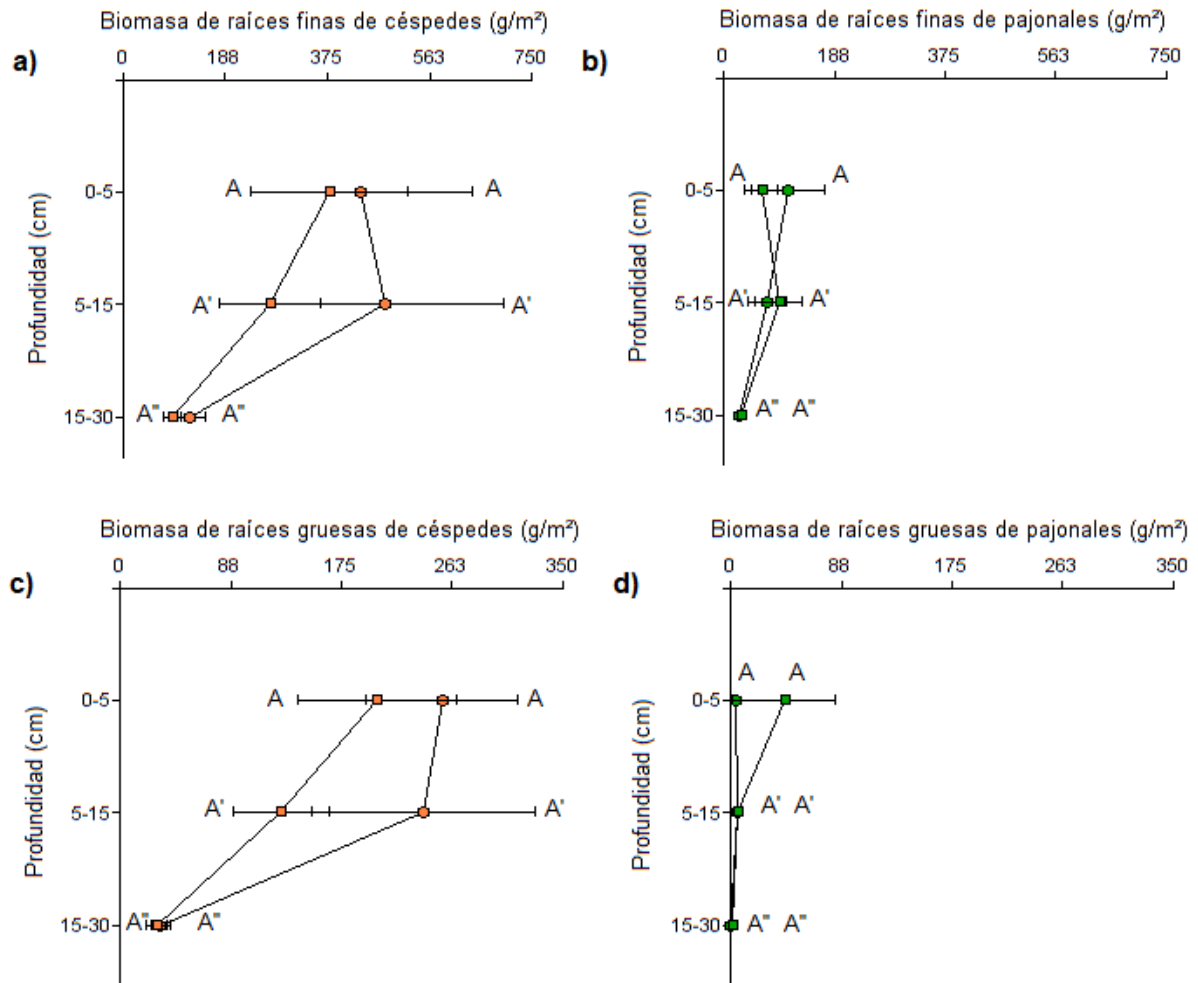
Vaieretti M. V., Cingolani A. M., Pérez-Harguindeguy N., Cabido M. 2013. Effects of differential grazing on decomposition rate and nitrogen availability in a productive mountain grassland. *Plant and Soil* 371:675–691.

Vaieretti M.V. (2010) Estructura de la vegetación y dinámica de la descomposición: el rol de la herbivoría en pastizales de altura bajo uso ganadero. Tesis de Doctorado, FCEF y N, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.

## ANEXOS



**Fig.5: a)** Contenido de C de la biomasa de raíces totales (g/m<sup>2</sup>) para todo el perfil de suelo (0-30 cm). **b)** Contenido de C de la biomasa de raíces totales (g/m<sup>2</sup>) por profundidad. C: césped, PG: pajonal grueso. **Naranja:** césped, **verde:** pajonal grueso. Letras diferentes indican diferencias significativas. Las barras representan el error estándar.



**Fig. 6:** **a y b)** Comparación de biomasa de raíces finas (g/m<sup>2</sup>) por profundidad, entre temporadas, en céspedes y pajonales gruesos respectivamente. **c y d)** comparación de biomasa de raíces gruesas (g/m<sup>2</sup>) por profundidad, entre temporadas, en céspedes y pajonales gruesos respectivamente. **Naranja:** césped, **verde:** pajonal grueso. Cuadrado: muestreo invernal. Círculo: muestreo estival. Letras diferentes representan diferencias significativas. Las barras representan el error estándar.

