

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE AGRONOMÍA

Inclusión del género *Paspalum* en mezclas forrajeras: efectos sobre la disponibilidad de forraje, la resistencia a la invasión, y la estabilidad

por

Mauricio Diego TEJERA NIEVES

TESIS presentada como uno de los requisitos para obtener el título de *Magister* en Ciencias Agrarias opción Ciencias Vegetales.

MONTEVIDEO

URUGUAY

Mayo 2014

Tesis aprobada por el tribunal integrado por: Pablo Boggiano, Rafael Reyno, Mónica Cadenazzi, Daniella Bresciano y Gervasio Piñeiro, el 26 de mayo del 2014.

Autor: Mauricio Tejera. Director: Valentín Picasso. Codirector: Pablo Speranza

## AGRADECIMIENTOS

A mis tutores Valentín Picasso y Pablo Speranza por permitirme formar parte de su equipo de trabajo, por su apoyo y sus valiosos aportes que contribuyeron a mi formación académica y profesional.

A los docentes involucrados en el comité de seguimiento y evaluación: Amabelia del Pino, Alice Altesor, Sebastian Mazzilli, Laura Astigarraga, Pablo Boggiano, Gervasio Piñeiro y Mónica Cadenazzi, quienes aportaron notablemente al desarrollo de la presente investigación.

Al personal del Centro Regional Sur por su buena disposición para coordinar el trabajo de campo y su buen trato. A los integrantes de los departamentos de Biología Vegetal y Producción Animal y Pasturas, particularmente a Nicolás Glison y Pablo Sandro.

A Andrea Pena, Juan Manuel Cardozo y Alfredo López por su desinteresada ayuda en el trabajo de laboratorio.

A innumerables compañeros de clase que conocí a lo largo de este camino, bastiones indispensables de compañerismo, compromiso y alegría.

A la familia, los amigos y el barrio, por su paciencia para entender mis ausencias y mis largas explicaciones a su pregunta “¿Qué es lo que haces?”. Por brindarme contención en los momentos difíciles y demostrarme que “No se está solo en altamar”.

La presente investigación fue financiada por la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII), en su programa de Posgrados Nacionales (POS NAC 3505) y el Fondo María Viñas (FMV 5989) y por el Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA), en su proyecto Fondo de Promoción de Tecnología Agropecuaria (FPTA 177).

## TABLA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS.....	III
TABLA DE CONTENIDO .....	IV
RESUMEN .....	VII
SUMMARY .....	VIII
<u>1. INTRODUCCIÓN</u> .....	1
1.1. INTRODUCCIÓN .....	1
<u>1.1.1. Producción ganadera a partir depasturas sembradas</u> .....	1
<u>1.1.2. Persistencia de las pasturas</u> .....	1
1.1.2.1. Disminución de las especies sembradas .....	2
1.1.2.2. Colonización de especies invasoras.....	4
<u>1.1.3. Inclusión de gramíneas perennes estivales</u> .....	6
<u>1.1.4. <i>Paspalum dilatatum</i> y <i>P. notatum</i> como candidatos</u> .....	7
<u>1.1.5. Competencia en las mezclas</u> .....	7
<u>1.1.6. Antecedentes de <i>Paspalum</i> y sus limitantes</u> .....	9
1.2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	9
<u>2. MATERIALES Y MÉTODOS</u> .....	11
2.1. SITIO DE MUESTRO Y DISEÑO EXPERIMENTAL.....	11
2.2. SIEMBRA Y MANEJO DE LAS MEZCLAS FORRAJERAS .....	12
2.3. SITUACIÓN CLIMÁTICA .....	14
2.4. OBTENCIÓN DE DATOS .....	14
<u>3. INCLUSION OF A WARM-SEASON GRASS IN A COOL-SEASON GRASS- LEGUME MIXTURE IMPROVES SOIL COVER IN FALL AND WINTER</u> .....	16
3.1. ABSTRACT .....	16
3.2. INTRODUCTION .....	17
3.3. MATERIALS AND METHODS .....	19

3.4.	RESULTS .....	23
3.5.	DISCUSSION .....	27
3.6.	CONCLUSION .....	28
3.7.	REFERENCES .....	29
4.	<u>ESTABILIDAD TEMPORAL Y ESTACIONAL DE MEZCLAS FORRAJERAS CON</u> <u>PASPALUM</u> .....	32
4.1.	RESUMEN.....	32
4.2.	SUMMARY .....	33
4.1.	INTRODUCCIÓN .....	34
	<u>4.1.1. Estacionalidad de pasturas</u> .....	34
	<u>4.1.2. Estabilidad: definiciones</u> .....	34
	<u>4.1.3. Estabilidad temporal: <math>S = \mu/\sigma</math></u> .....	35
	<u>4.1.4. Interpretación de la fórmula y sus componentes</u> .....	36
	<u>4.1.5. Como potenciar la estabilidad</u> .....	38
	<u>4.1.6. Relación diversidad-estabilidad</u> .....	38
4.2.	OBJETIVO E HIPÓTESIS.....	39
4.3.	MATERIALES Y MÉTODOS.....	40
4.4.	RESULTADOS.....	41
	<u>4.4.1. Evolución de las mezclas forrajeras</u> .....	41
	<u>4.4.2. Estabilidad en todo el período de muestreo</u> .....	44
	4.4.2.1. Mezcla forrajera .....	44
	4.4.2.2. Especies .....	45
	<u>4.4.3. Estabilidad estacional</u> .....	47
	4.4.3.1. Mezcla forrajera .....	47

4.4.3.2. Especies .....	47
4.5. DISCUSIÓN .....	49
<u>4.5.1. Evolución de las mezclas forrajeras</u> .....	49
<u>4.5.2. Estabilidad de las mezclas forrajeras</u> .....	50
4.6. CONCLUSIÓN .....	53
4.7. BIBLIOGRAFÍA .....	54
<u>5. SÍNTESIS Y CONCLUSIONES</u> .....	59

## RESUMEN

Una de las principales limitantes de la producción ganadera en Uruguay es la corta vida útil de sus pasturas sembradas. El origen templado de las especies sembradas determina una disminución de su producción en verano y consumo de recursos del ambiente, favoreciendo la colonización de especies invasoras. En consecuencia, las pasturas perennes deben ser re-implantadas cada 3-4 años. Una de las alternativas para solucionar este problema es la inclusión de gramíneas perennes estivales. El género *Paspalum* presenta buena adaptación a las condiciones ambientales regionales y buen potencial forrajero. Sin embargo la investigación nacional previa ha sido de pequeña escala y por cortos períodos de tiempo, lo cual ha limitado la inclusión de este género en mezclas comerciales. El objetivo de esta investigación fue evaluar la inclusión de dos gramíneas perennes estivales, *P. dilatatum* y *P. notatum*, sobre la disponibilidad de forraje, la resistencia a la invasión, y la estabilidad de una mezcla convencional de leguminosas y gramíneas invernales en parcelas de 1 hectárea bajo pastoreo de ganado lechero, durante 4 años. Las mezclas no mostraron diferencias en su disponibilidad de forraje, ni biomasa de especies invasoras. Las mezclas con *Paspalum* presentaron mayor cobertura en otoño y las mezclas con *P. notatum* presentaron menor cobertura en invierno. Las mezclas no mostraron diferencias para los indicadores de estabilidad temporal utilizados. El componente invernal de la mezcla (*Festuca*) disminuyó en mezclas con *P. notatum*, lo cual no ocurrió en mezclas con *P. dilatatum*. El denso tapiz generado por *P. notatum* puede aumentar la cobertura en otoño pero disminuir la disponibilidad en invierno debido a una reducción en la abundancia de *Festuca*. Para maximizar los beneficios de la inclusión de una gramínea perenne estival es recomendable que las especies presenten una habilidad competitiva moderada, como *P. dilatatum*, de forma de evitar impactos negativos sobre el componente templado.

**Palabras clave:** gramíneas perennes estivales, diversidad funcional, competencia, persistencia

## Inclusion of *Paspalum* genre in forage mixtures: effects on forage availability, resistance to invasion and stability

### SUMMARY

One of the main limitations of livestock production in Uruguay is the short lifespan of sown pastures. The temperate origin of the sown species implies that during summer they reduce their production and resources intake, favoring invasive species colonization. Therefore, perennial pastures must be resown each 3-4 years. A potential solution for this problem could be including warm season grasses. *Paspalum* species have good adaptation to the environment of the region and good forage production. However, short-term and small-scale national studies had limited the inclusion of this species to commercial forage mixtures. The aim of this study was to evaluate the inclusion of two warm-season grasses, *P. dilatatum* and *P. notatum*, on seasonal forage availability, weed colonization and stability of a conventional grass-legume mixture under grazing dairy cattle in Uruguay using 1ha plots during 4 years. Mixtures did not differ in their forage or weeds biomass. Mixtures with *Paspalum* had higher soil cover in fall, while mixtures with *P. notatum* had the lowest soil cover in winter. Mixtures did not show differences in the temporal stability index used. The cool season grass (fescue) decreased its biomass in mixtures with *P. notatum* while it did not in mixtures with *P. dilatatum*. The dense sod formed by *P. notatum* increased overall forage biomass of the mixture during fall but decreased the mixture performance during winter, probably due to a reduction of fescue soil cover. These results suggest that in order to maximize the benefits of a warm season grass addition on mixture performance and stability it is desirable to choose a species with a moderate competing ability, like *P. dilatatum*, to avoid a negative impact on the cool-season components.

**Keywords:** warm-season grasses, functional diversity, competition, temporal stability, pasture persistence

## **1. INTRODUCCIÓN**

### **1.1. INTRODUCCIÓN**

#### **1.1.1. Producción ganadera a partir de pasturas sembradas**

La producción ganadera enfrenta actualmente el desafío de aumentar su producción y también su sustentabilidad. Los productores deben asegurar que sus prácticas sean económica, ecológica y socialmente viables. El uso de pasturas perennes brinda una gran cantidad de beneficios ambientales, como ser; ciclado de nutrientes, resistencia a la invasión, tolerancia a fluctuaciones ambientales, mejoras en la calidad del agua, secuestro de carbono, entre otras (Sanderson et al., 2004). Además de optimizar la cantidad y calidad de forraje para la producción animal, aumentar la sustentabilidad implica reducir los efectos negativos sobre el ambiente (Watkinson y Ormerod, 2001). En este marco las mezclas mixtas de leguminosas y gramíneas son una alternativa muy utilizada para alimentar el ganado en las regiones donde ambos grupos son bien adaptados, como ser las zonas templadas y frías de Nueva Zelanda, Australia, América del Norte, Europa, Argentina y Uruguay. Estas mezclas mantienen un buen balance de sustentabilidad, independencia de insumos y provisión de forraje suficiente (Sleugh2000, Peeters et al., 2006, Muir et al., 2011). Las gramíneas proveen la mayoría de la energía digestible, mientras que las leguminosas contribuyen a aumentar la calidad de forraje al aportar proteína cruda, fibras de rápida degradación y algunos minerales como el fósforo (Jung y Allen, 1995, Tracy y Sanderson, 2004a, Muir et al 2011).

#### **1.1.2. Persistencia de las pasturas**

Uruguay se encuentra, desde un punto de vista climático, en una región de transición entre la región templada y la subtropical, lo cual proporciona condiciones climáticas erráticas que repercuten en la temperatura y la disponibilidad de agua. Esto determina que las pasturas puedan sufrir períodos de estrés en cualquier época de año disminuyendo su persistencia. En nuestro país, la corta duración de

las rotaciones forrajeras es uno de los principales problemas de los predios lecheros (González y Astigarraga, 2012). Hablamos de baja persistencia cuando las especies sembradas han disminuido su población y son reemplazadas por especies invasoras o bien, cuando se han perdido otras características deseables, como ser su calidad de forraje (Parsons et al., 2011). El costo de siembra de una pastura es considerable y los productores tienen mucho para perder si las especies sembradas no cumplen con estos requisitos y las pasturas son invadidas por malezas. En Nueva Zelanda, país con sistemas de producción similares y región climática equivalente, se cree que tanto desde un enfoque económico como ambiental, los beneficios del uso de pasturas serían alcanzados luego de los 5 años de uso (Macdonald y Matthew, 2011). En efecto encuestas a productores de dicho país postulan la baja persistencia dentro de las mayores limitantes en la producción de las pasturas (Daly et al., 1999, Kelly et al., 2011, Tozer et al., 2011a).

Entender los factores que conducen una mejor persistencia de la pastura permitirá mejorar la sustentabilidad económica en los predios pastoriles (Daly et al., 1999), de hecho, duplicar el tiempo la vida útil de una pastura, 4 a 8 años, puede tener un efecto muy importante sobre el balance económico de los productores (Brazendale y Bryant, 2011). En general se pueden determinar dos limitantes para alcanzar su longevidad potencial en las regiones templadas y subtropicales, la disminución de las especies sembradas y la consecuente colonización de especies no deseables.

#### **1.1.2.1. Disminución de las especies sembradas**

La disminución de especies sembradas puede ser permanente, por la pérdida de individuos o estacional por la entrada en latencia debido a condiciones adversas para las especies sembradas. Si bien el primer caso es bastante controlado debido al uso adecuado de tecnologías de siembra y preparación, se ha registrado hasta un 50% de biomasa de especies invasoras, en las primeras etapas pos-siembra (Moliterno, 2000). En cuanto a la disminución de especies por la ocurrencia de

condiciones ambientales adversas, estos eventos tienen el agravante de que presentan efectos acumulativos con el pasar de los años. En la región, el verano representa una estación crítica para la mayoría de las especies sembradas ya que, su origen templado (región mediterránea) las hace vulnerables a períodos de elevada temperatura y baja disponibilidad de agua disminuyendo su producción (Dear y Ewing, 2008). Formoso (2007) evaluó en mezclas puras 6 de las especies perennes o bianuales más utilizadas en la región durante 5 años, 2 gramíneas perennes: Festuca (*Lolium arundinaceum*), Dactylis (*Dactylis glomerata*), 3 leguminosas perennes Trébol blanco (*Trifolium repens*), Lotus (*Lotus corniculatus*), Alfalfa (*Medicago sativa*) y una leguminosa bianual, Trébol rojo (*Trifolium pratense*) (Figura 1).

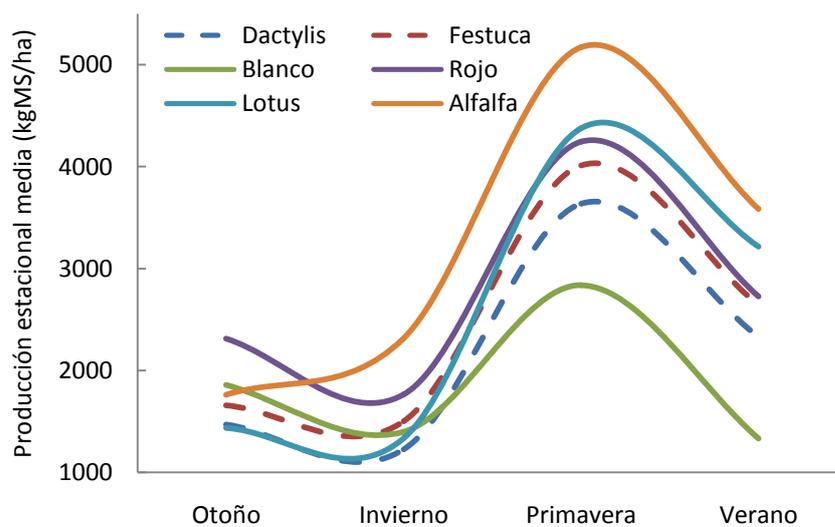


Figura 1: Producción estacional media ( $\text{KgMS}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) de 6 especies perennes o bianuales, seguidas durante el período 2001-2005. (Datos:Formoso, 2007)

En dicho estudio, determinó que todas las especies analizadas presentan su máxima entrega de forraje hacia la primavera y su mínima durante el invierno, con un marcado descenso de la producción en verano. En verano las mezclas forrajeras sembradas presentan altos riesgos de colonización por especies invasoras mejor adaptadas, lo cual con el devenir de los años, termina por acortar notablemente la

vida útil de una pastura. A su vez, como consecuencia del déficit de forraje en este período se le suma períodos de sobrepastoreo en esta estación y en otoño lo cual termina por agravar más la situación (Formoso, 2011). Conforme la pastura “envejece” las especies sembradas disminuyen notablemente su abundancia, permitiendo que, en Uruguay y Argentina, las pasturas no exceden los 4-5 años (Formoso, 2007).

### **1.1.2.2. Colonización de especies invasoras**

La disminución del crecimiento de las especies sembradas, ya sea estacional, por entrar en latencia, o permanente por la pérdida de sus individuos, libera recursos aumentando la probabilidad de colonización efectiva por especies invasoras (Panetta y Wardle, 1992). En la presente investigación, se considera como especies invasoras a aquellas que no son sembradas originalmente en la mezcla. Las mismas están mejor adaptadas a las altas temperaturas y escasas de agua, y a su vez perjudican o deprimen el crecimiento de las especies sembradas, por mecanismos explicados en el siguiente párrafo. Esto implica importantes pérdidas económicas al reducir el rendimiento, la calidad de forraje, deteriorar la producción animal y aumentar los costos de manejo debido al uso de herbicidas y la resiembra de pasturas (Pimentel et al., 2000, Olson, 2006)

De acuerdo Tozer et al. (2011b) las especies invasoras requieren tres condiciones para su colonización efectiva: espacios libres de competencia, ventajas competitivas frente a las especies sembradas y alta presión de propágulos. En nuestras praderas, dichas condiciones se encuentran notablemente potenciadas. El efecto del pastoreo produce frecuentes disturbios lo cual favorece la formación de espacios libres de competidores. Una vez generados dichos espacios las especies invasoras tienen mayor probabilidad de ocuparlos debido a su alta producción de propágulos y la baja presión de las especies sembradas, por su escasa producción de semillas (para optimizar su calidad se evita la floración) y su disminución a lo largo del tiempo. Por último, una vez implantadas, las nuevas colonizadoras son

mejores competidoras debido a su crecimiento agresivo, alta producción de semillas y gran proliferación vegetativa (Harris, 1970).

En nuestra región, las gramíneas con metabolismo  $C_4$  son las principales candidatas a la colonización de estos espacios ya que durante el verano las altas temperaturas y la escasez de agua les brindan importantes ventajas frente a las  $C_3$ . La ruta fotosintética  $C_4$  presenta una bomba de  $CO_2$  que aumenta su concentración en regiones cercanas a los haces vasculares, permitiendo un suministro constante de  $CO_2$  en el aparato fotosintético (Percy y Ehleringer, 1984). Esto le permite una ruta fotosintética más rápida y eficiente, mayor temperatura óptima y mayor rango de saturación de luz del proceso fotosintético y mayor eficiencia en el uso de agua y nitrógeno, brindándole notables ventajas competitivas, mayormente en veranos cálidos y húmedos (Campbell et al., 1996). Otro gran inconveniente de estas especies como malezas es que una vez establecidas son altamente persistentes y suprimen el establecimiento de las templadas. En particular *Cynodon dactylon*, gramínea perenne estival, exótica, con metabolismo  $C_4$ , es citada como la principal maleza en Uruguay (Rios y Giménez, 1992). Su carácter agresivo y excluyente, gran propagación vegetativa, frecuente baja calidad de forraje y reposo invernal la convierte en un componente indeseable de las pasturas, mayormente responsable de la corta duración de la fase de pastura de las rotaciones más frecuentes en nuestro país (Santiñaque, 1979, Garcia, 1995). Su incidencia limita la persistencia de las pasturas, disminuye su rendimiento de forraje y aumenta su variabilidad, brindando incluso un forraje de baja a mediana productividad, siendo además poco apetecible (Rosengurtt et al., 1970). La alta infección inicial de esta maleza pueden generar una vida útil de apenas 2 años y se estima que pueden involucrar pérdidas de hasta una tonelada de materia seca por cada 10 puntos porcentuales que avance su cobertura (Garcia, 1995).

### 1.1.3. Inclusión de gramíneas perennes estivales

Una estrategia para reducir el déficit de oferta forrajera en verano, y la consecuente colonización por especies exóticas, es la inclusión de especies con alto crecimiento en dicho período. De esta manera, la inclusión de gramíneas perennes estivales surge como alternativa interesante. De acuerdo a la teoría de similitud límite, una comunidad tendrá menos probabilidades de ser invadida por especies, si la misma presenta una especie funcionalmente similar a la potencial invasora (Stubbs & Bastow Wilson, 2004). Así, por tratarse en su mayoría de plantas con metabolismo C<sub>4</sub>, su inclusión generaría una importante competencia con las posibles malezas disminuyendo sus probabilidades de colonización. La inclusión de especies ha sido probada como una alternativa útil para aumentar la resistencia a la invasión en pasturas (Sanderson et al. 2004, Tracy y Sanderson 2004b). En particular la inclusión de gramíneas C<sub>4</sub> han generado importantes incrementos en la cobertura del tapiz en suelos pobres en nitrógeno (Tilman et al., 1997). Desde un punto de vista ecológico, podría tener importantes implicancias ya que por tratarse de comunidades con baja riqueza de especies, la adición de una nueva especie puede tener importantes efectos sobre el funcionamiento del sistema (Connolly et al., 2009). En 28 sitios de Europa, pasturas de 4 especies fueron notoriamente más productivas que sus respectivos monocultivos (Kirwan et al., 2007). La inclusión de una gramínea perenne estival implica un aumento de la diversidad funcional, lo cual optimizaría el funcionamiento ecosistémico (Mouillot et al., 2011). A su vez, por tratarse de pasturas integradas mayormente por especies templadas, dicha inclusión tendría un bajo nivel de solapamiento con las especies restantes lo cual lo potenciaría aún más (Díaz y Cabido, 2001). En nuestra región la inclusión de gramíneas perennes estivales implica un desafío extra: la ocurrencia de frecuentes heladas en invierno limita la adaptación de otras estivales ampliamente utilizadas. Por esta razón, varias especies del género *Paspalum* con diferentes grados de domesticación han sido propuestas (Pizarro, 2000).

#### **1.1.4. *Paspalum dilatatum* y *P. notatum* como candidatos**

*Paspalum dilatatum* y *P. notatum* son gramíneas perennes C<sub>4</sub>, nativas de América del Sur ampliamente conocidas por sus altos rendimientos y buena adaptación al pastoreo (Pizarro, 2000). Ambas presentan hábitos de crecimientos contrastantes: *Paspalum dilatatum* es cespitosa mientras que *P. notatum* es rizomatosa. Estas diferencias son muy importantes al sembrarlas en mezclas forrajeras ya que no sólo determinan distintas tasas de crecimiento sino también diferentes interacciones con el resto de los componentes. Seguramente la formación de matas por parte de las plantas de *P. dilatatum* afectará en baja medida el desarrollo de las otras especies de las mezclas. Su inclusión en mezclas aumenta la producción y disminuye la presencia de malezas (Colman, 1971, Santiñaque y Carambula, 1981, Venuto et al., 1991, Acosta et al., 1994). Por otro lado, la formación de densos tapices de *P. notatum* hace que sus mezclas sean muy difíciles de mantener ya que termina por excluir a las demás especies (Redfearn y Nelson, 2003).

#### **1.1.5. Competencia en las mezclas**

Tan importante como la especie a incluir, es su comportamiento en la mezcla y los efectos sobre las otras especies que pueda tener. Comunidades más diversas optimizarán su funcionamiento cuanto más equitativamente se distribuyan sus componentes, ya que la abundancia relativa es un importante determinante de la relación diversidad y funcionamiento (Kirwan et al., 2007). Dada una población con un determinado número de especies en un área determinada, su equidad dependerá de cómo las especies distribuyan el terreno, o sea de similitud en las abundancias relativas de cada una. La equidad será baja si una o pocas especies ocupan una mayor proporción, mientras que será alta si todas ocupan la misma área. En particular ciertos estudios sostienen que comunidades con mayor equidad en la abundancia de sus especies presentan mayor productividad primaria (Wilsey y Potvin, 2000, Mattingly et al., 2007) y mayor resistencia a la invasión (Wilsey y Polley, 2002, Tracy et al., 2004, Tracy y Sanderson, 2004b). Comunidades cuyas

especies se distribuyen homogéneamente consumen una mayor proporción de recursos, aumentando la producción primaria y generando un ambiente más competitivo y con menores lugares libres de competencia, que dificulta la invasión de malezas (Tracy y Sanderson 2004b). Otro mecanismo que determina los efectos de la diversidad relativa de las especies, es las interacciones que ocurren entre ellas (Loreau, 2000), siendo la competencia entre especies una de las más importantes (Hillebrand et al.,2008). Si la competencia entre un par de especies es muy intensa, una ocupará mayor proporción del terreno, excluyendo a la otra disminuyendo la equidad de la comunidad. Esto guarda una estrecha relación con el tipo de especies involucradas. Si una determinada característica está asociada con una única especie (ej., fijación de nitrógeno por parte de las leguminosas), el aumento en la equidad puede reducir o diluir la magnitud de dicho proceso (Hillebrand et al., 2008). Por el contrario si el proceso involucra todos los miembros de la comunidad (ej., producción total de forraje) un aumento en la equidad de las especies lo potenciará.

En nuestro caso, lo ideal sería que la inclusión de una gramínea perenne estival aumente la diversidad específica sin modificar la equidad, o sea sin fuertes interacciones con el resto de los componentes. De esta manera se evitaría su dominancia, permitiendo aprovechar los beneficios de todas las especies presentes. Los fenómenos de competencia requieren especial atención entre las gramíneas debido a la capacidad de exclusión, ya comentada, de *P. notatum*. La oferta forrajera dependerá mayormente de dichas especies y su fluctuación en el tiempo está condicionada por la gramínea de mayor abundancia. Si las invernales excluyen las estivales, la mezcla será susceptible a las estaciones cálidas, mientras que si son las estivales, la producción de forraje podrá ser escasa en invierno. Cabe destacar que las gramíneas perennes estivales pueden ser sensibles a climas fríos, sin embargo el follaje de *P. dilatatum* es más tolerante a heladas y climas fríos que el de *P. notatum* (Colman, 1971, Da Costa et al., 2003, Fachinetto et al., 2012). En suma el óptimo se encontraría en una alternancia de sus abundancias a lo largo del

año, según las condiciones óptimas para cada especie, donde los períodos de crecimiento activo de una se correspondan con períodos de latencia de la otra.

#### **1.1.6. Antecedentes de *Paspalum* y sus limitantes**

Una de las grandes limitantes que presenta la investigación de pasturas, en particular la realizada sobre la inclusión de nuevas especies, es la pequeña escala de sus unidades experimentales. En particular, la totalidad de los estudios realizados sobre *Paspalum* han sido realizados en pequeñas parcelas y por cortos intervalos de tiempo (Santiñaqui y Carámbula 1981, Acosta et al.,1994, Acosta et al., 1996). A escalas pequeñas, las dinámicas de las especies están determinadas mayormente por su tamaño y tipo de crecimiento, a medida que la escala del ensayo se agranda, factores ambientales empieza a obtener un rol preponderante, como ser la heterogeneidad espacial y temporal (Crawley y Harral, 2001, Byers y Noonburg, 2003). De este modo estudios a largo plazo permiten evaluar las mezclas en repetidas condiciones extremas, como ser heladas severas y eventos de sequía. Y estudios de gran escala posibilitan determinar fehacientemente las dinámicas de las especies bajo prácticas de manejos similares a las utilizadas en predios productivos (ej.: maquinaria comercial, pastoreo por ganado), considerando a su vez una mayor heterogeneidad ambiental.

### **1.2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS**

Los objetivos de la presente investigación son determinar los efectos de la inclusión de dos especies del género *Paspalum*, como componente estival de una mezcla convencional, a lo largo de 4 años bajo prácticas corrientes de manejo sobre:

1. la disponibilidad de forraje
2. la resistencia a la invasión de otras especies
3. la competencia sobre las gramíneas invernales
4. la estabilidad temporal de las mezclas

Se espera que la mezcla con gramíneas estivales presente una mayor biomasa de forraje y mayor resistencia a la invasión, siendo más pronunciado en la mezcla con *P. notatum* por su mayor tasa de crecimiento. Se espera que la mezcla con *P. notatum* sea más competitiva con la gramínea invernal por el hábito rizomatoso del *P. notatum*. Se espera que las mezclas con *Paspalum* sean más estables ya que la inclusión de las estivales proporcionará una complementariedad en producción de biomasa de las especies presentes. Sin embargo la posible exclusión del componente invernal en las mezclas con *P. notatum* y su baja tolerancia a las heladas, pueden hacer a la mezcla más sensible a condiciones invernales disminuyendo su estabilidad respecto a las mezclas con *P. dilatatum*.

## **2. MATERIALES Y MÉTODOS**

Para cumplir con los objetivos planteados se utilizó el mismo ensayo, a detallarse en las secciones siguientes. Las diferencias en la obtención, utilización y análisis de los datos serán explicadas en la correspondiente sección de cada capítulo.

### **2.1. SITIO DE MUESTREO Y DISEÑO EXPERIMENTAL**

La investigación fue realizada en la Estación Experimental Centro Regional Sur de la Facultad de Agronomía, Universidad de la República, localizada en Joanicó, departamento de Canelones (coordenadas: S 34° 36'' O 56° 13''), desde diciembre del 2009 hasta abril 2013. Se utilizó un diseño experimental de bloques completos al azar con tres repeticiones. Cada unidad experimental (parcela) presentaba un área de 0,96 ha. Se aplicaron tres tratamientos: mezcla convencional (MC) de Festuca (*Lolium arundinaceum*, cv Tacuabé), trébol blanco (*Trifolium repens*, cv. Zapicán) y lotus (*Lotus corniculatus*, cv INIA Draco), mezcla convencional con *Paspalum dilatatum* (cv Chirú) (MC+PD) y mezcla convencional con *Paspalum notatum* (cv Pensacola) (MC+PN).

Los suelos predominantes en el experimento son Vertisoles Típicos, Lúvicos y Brunosoles Éútricos Típicos con grados de erosión e2 y e3, lo cual se corresponde con una pérdida de un 25 % de la capa superficial y Clases de pendiente B (1,5 a 3 %). Previo a la instalación del ensayo se realizaron análisis de suelo para cada bloque, los datos de pH, porcentaje de carbono orgánico, nitratos y fósforo se presentan en la Tabla 1.

Tabla 1: Análisis de suelo realizado en cada una de las repeticiones (bloques) del experimento, previo a la instalación del ensayo. Se presentan valores de pH (en H<sub>2</sub>O), porcentaje de carbono orgánico (% C.Org), Nitratos (N-NO<sub>3</sub>, µgN.g<sup>-1</sup>) y fósforo (Bray I, µg P.g<sup>-1</sup>)

	pH	% C.Org	N-NO <sub>3</sub>	Bray I
Bloque 1	6,6	2,23	12,1	12,6
Bloque 2	5,8	2,11	11,1	12,3
Bloque 3	5,4	1,93	7,8	8,5

## 2.2. SIEMBRA Y MANEJO DE LAS MEZCLAS FORRAJERAS

Las gramíneas estivales fueron sembradas el 11 de diciembre de 2009 en las parcelas destinadas a MC+PN y MC+PD, con una densidad de siembra de 19,5 kg.ha<sup>-1</sup> y 15 kg.ha<sup>-1</sup> para *P. dilatatum* y *P. notatum*, respectivamente. El método utilizado fue de siembra directa (Semeato SHM 11/13 15/17) en líneas a 0,17m de distancia y una profundidad de siembra de 0,01 – 0,015m. Junto con la siembra se realizó una fertilización con una dosis de 100 kg.ha<sup>-1</sup> de fertilizante 7 N–40 P–0 K. Debido a la baja implantación de *P. dilatatum* (observación visual) se realizó una resiembra de dicha gramínea el 3 de mayo de 2010 con una densidad de siembra de 30 kg.ha<sup>-1</sup> (semilla sin peletar), mediante siembra directa (Fankhauser 3100) a una profundidad de 0,01 – 0,015m.

La gramínea invernal y las leguminosas fueron sembradas el 30 de abril del 2010 en todas las parcelas del ensayo sobre suelo totalmente descubierto de especies espontáneas. Se utilizó una densidad de siembra de 1,5kg.ha<sup>-1</sup> para trébol blanco (*Trifolium repens* cv. Zapicán) 1,2 kg.ha<sup>-1</sup> para lotus (*Lotus corniculatus* cv. INIA Draco) y 1,0kg.ha<sup>-1</sup> de Festuca (*Lolium arundinaceum* cv. Quantum) mediante siembra directa (Fankhauser 3100) y con una fertilización inicial de 120 kg.ha<sup>-1</sup> de fertilizante 7N–40P–0K.

A los 3 meses luego de la siembra se tomaron medidas de implantación de cada componente de la mezcla. La implantación de las gramíneas estivales se analizó en febrero 2010 mientras que la implantación de la gramínea invernal y las leguminosas se determinó en junio 2010 (Tabla2). Para ello se realizaron 45 conteos en cada parcela utilizando un cuadrante de 0,10m<sup>2</sup>.

Tabla 2: Implantación (plantas.m<sup>-2</sup>) de las especies sembradas y malezas en tres mezclas forrajeras; Mezcla convencional (MC) de Festuca, Trébol blanco y Lotus, MC más *P. dilatatum* (MC+Pd)y MC más *P. notatum* (MC+Pn)

Tratamiento	Festuca	Lotus	Trébol	<i>P. dilatatum</i>	<i>P. notatum</i>	Maleza
MC	120	97	63	0	0	137
MC+PD	133	101	65	8	0	99
MC+PN	101	83	49	0	114	77

Previos a la siembra se realizaron tres aplicaciones del herbicida Glifosato (sal isopropilamina), en todas las parcelas del ensayo; a fines de octubre, primer y tercer semana de diciembre 2009, dirigida al control de *Echinochloa crusagalli* y *Digitaria sanguinalis*. La dosis utilizada fue 4,0 L.ha<sup>-1</sup> de producto comercial (360 g.L<sup>-1</sup> de principio activo) en cada una de las aplicaciones. La tercera semana de marzo de 2010 se realizó una nueva aplicación únicamente en parcelas destinadas a la MC (previo a su siembra) con igual dosis que las aplicaciones precedentes. En la misma fecha también se aplicó Gramoxone (Paraquat) en parcelas con MC+PD y MC+PN la dosis utilizada fue de 1,0 L.ha<sup>-1</sup> de producto comercial (275 g.L<sup>-1</sup> de principio activo). También fue realizado tratamiento mecánico que consistió en una pasada de rotativa y rastra de dientes para limpiar rastros en parcelas con MC+PD y MC+PN el 12 de abril del 2010.

Los pastoreos eran realizados por vacas lecheras. Los animales entraban al ensayo la pastura cuando alcanzaba los 0,20m y se retiraba el ganado cuando el

remanente era de 0,10m aproximadamente. En total se realizaron 19 pastoreos con aproximadamente 50 vacas cada uno.

### **2.3. SITUACIÓN CLIMÁTICA**

La descripción climática del sitio experimental en cada momento de muestreo se encuentra en la Tabla 3. La temperatura promedio mensual fue similar a los registros históricos. En cuanto a la precipitación acumulada mensual, fue menor al promedio histórico durante el primer verano (diciembre 2010 y enero 2011) en marzo 2011 y 2012 y en octubre 2012. Los meses de enero, agosto y diciembre del 2012 y marzo 2013 tuvieron registros por encima del valor histórico. Los registros de heladas fueron similares a los promedios históricos para cada mes, menos en agosto 2013 cuando se registró mayor frecuencia de dichos eventos.

### **2.4. OBTENCIÓN DE DATOS**

Para cumplir con los objetivos de la investigación se evaluó la disponibilidad de forraje de las mezclas, la cobertura del suelo del tapiz sembrado y la biomasa de malezas. Dichas variables eran evaluadas en cuadrantes (submuestreos) de 0, 10m<sup>2</sup>, repetidos 45 veces para determinar la cobertura del suelo y 15 para la disponibilidad de forraje. La biomasa de cada especie sembrada y las especies invasoras eran determinadas por medio de cortes, mientras que cobertura de las especies presentes era determinada por estimación visual de acuerdo a la abundancia en cada cuadrante. Dichas metodologías se encuentran explicadas en detalle en el capítulo 3. Los análisis correspondientes en cada capítulo fueron realizados utilizando el paquete estadístico R (R Development Core Team, 2012).

También se realizó un muestreo de suelos para determinar la biomasa radicular presente en cada mezcla, dichos resultados no serán presentando en esta tesis. Para ello se extrajeron 2 núcleos de suelo de 0,20 x0,20 x0,30m de cada parcela. Cada núcleo era dividido a los primeros 0,10m generando 2 secciones. Cada uno era lavado, por separado, con abundante agua hasta extraer el contenido radicular el cual era secado durante 48h a 60°C y luego pesado.

Tabla 3: Caracterización climática del sitio experimental durante el transcurso del ensayo: temperatura promedio mensual (°C), precipitación acumulada mensual (mm) y registro de heladas en cada mes de muestreo. El promedio histórico se presenta entre paréntesis.

	2010	2011				2012						2013	
	nov	ene	mar	may	nov	ene	mar	may	ago	oct	nov	ene	mar
Temperatura	18,9 (18,7)	23,3 (23,0)	22,3 (20,3)	15,4 (13,4)	22,1 (18,7)	22,3 (23,0)	14,3 (20,3)	9,4 (13,4)	15,3 (11,3)	12,5 (16,0)	21,2 (18,7)	23 (23,0)	21,2 (20,3)
Precipitación	1 (80,0)	43,1 (80,1)	47,8 (98,8)	71,5 (72,2)	31,5 (80,0)	180,7 (80,1)	46 (98,8)	81,4 (72,2)	186,6 (69,1)	27,6 (88,2)	229,5 (80,0)	62,9 (80,1)	125,3 (98,8)
Heladas	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	14 (5)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)

### **3. INCLUSION OF TWO WARM-SEASON GRASSES IN A COOL-SEASON GRASS-LEGUME MIXTURE: EFFECTS ON FORAGE BIOMASS, SOIL COVER AND COMPETITION<sup>1</sup>**

M. Tejera<sup>1</sup>, P. Speranza<sup>2</sup>, L. Astigarraga<sup>1</sup>, V. Picasso<sup>1</sup>

1: Departamento de Producción Animal y Pasturas, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay. Código postal: 12900.

2: Laboratorio de Evolución y Domesticación de las Plantas, Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay. Código postal: 12900.

Corresponding author: mauricio.tejera.n@gmail.com

#### **3.1. ABSTRACT**

In Uruguay, the short sown pastures lifespan and weed colonization are a serious problem in grazing dairy systems. The aim of this study was to evaluate the effect on seasonal forage biomass, soil cover, and weed colonization of the inclusion of two warm-season grass with different growth habits in a grass-legume mixture under grazing. Three different pasture mixtures were evaluated: conventional pasture (CP) [(Fescue (*Lolium arundinaceum*), white clover (*Trifolium repens*) and birds foot trefoil (*Lotus corniculatus*)], CP with *Paspalum dilatatum* (CP+Pd) and CP with *Paspalum notatum* (CP+Pn). Thirteen samplings were performed during a 4 years trial, and they were grouped by season. Mixtures with *Paspalum* showed higher soil cover than CP in fall, while in winter CP had higher soil cover than CP+Pn. Competition was similar between mixtures with *Paspalum*, when considering Fescue biomass, but it was bigger in CP+Pd when considering Fescue soil coverage. *Paspalum notatum* dense sod could increase biomass production during fall but decreased the mixture performance during winter by reducing

---

<sup>1</sup>Artículo a ser enviado a la revista Grass and Forage Science

Fescue soil cover. The addition of a warm season grass species with a moderate competing ability (like *P. dilatatum*) is desirable to avoid a negative impact on the cool-season component of the pasture.

Keywords: *Paspalum*, pasture persistence, growth habit, functional diversity, competition

### 3.2. INTRODUCTION

Livestock systems must increase productivity and improve sustainability. Complex forage mixtures (i.e. with more than two species) can provide various ecosystem services, such as year-round biomass production, persistence, resistance to weed invasion, tolerance to fluctuating environmental conditions, and improvement of water quality (Papadopoulos et al., 2012, Picasso et al., 2008, Sanderson et al., 2004). Grass-legume pastures combine sustainability, independence of inputs, and sufficient yield to feed livestock and society (Muir et al., 2011, Sleugh et al., 2000, Peeters et al., 2006). Because of all these advantages, in temperate and warm-temperate regions, legume-cool-season grass mixtures are widely used in beef and dairy production systems (e.g. North America, Europe, New Zealand, Argentina, and Uruguay).

The main limitation of these perennial pastures to achieve their potential longevity in sub-tropical and warm-temperate regions is their poor adaptation to survive or remain productive during the period of high temperature and low water availability in the summer. This is partly due to the temperate origin of most of the species used (Dear and Ewing, 2008). This reduces summer yield and enhances the probability of colonization by weeds, which are better adapted to warmer drier conditions. In fact, the lifespan of pasture mixtures in Uruguay and Argentina, seldom exceeds three to four years; beyond this period, pastures become severely invaded by weeds and their forage yield drastically decreases (Formoso, 2007). Moreover, the forage shortage during the summer is enhanced by the subsequent overgrazing period that takes place every fall when the proportion of land which is

effectively available for grazing decreases as old pastures are ending their productive lifespan and new pastures are being sown (Formoso, 2011).

One well-known strategy to overcome seasonal periods of low forage production is the inclusion of a species with a high growth rate during that period. In warm temperate regions, this means including a warm-season grass. When species richness is low, as in sown pastures, ecosystem function can be increased by adding new species at relatively high levels of nutrient availability (Connolly et al., 2009). Results from ecological studies suggest that functional traits rather than the number of species governs outputs of ecosystem services like primary productivity and resistance to invasion (Mouillot et al., 2011). Indeed, the inclusion of a single functional group could dramatically enhance ecosystem function provided it does not overlap other species niches (Díaz y Cabido, 2001), so the inclusion of the perennial warm season grass functional group in the commonly sown pastures may have a considerable effect on ecosystem services when the other components are mostly cool-season species. In the Campos and Pampas region of South America where winter frosts are frequent, the widely grown tropical grasses are not well adapted. For this reason, several native *Paspalum* species with different degrees of domestication have been historically proposed as warm-season forage crops although farmers' adoption has been low (Pizarro, 2000).

*Paspalum dilatatum* (Dallisgrass) and *P. notatum* (Bahia grass) are C<sub>4</sub> grasses, native from South America and are widely known for their high forage yield and adaptation to grazing (Pizarro, 2000). However, they have contrasting growth habits: *P. dilatatum* is cespitose and *P. notatum* is rhizomatous. This difference determines different growth rates and possibly different interactions with other species when sown in a mixture. The bunched shape of *P. dilatatum* is expected to leave bare ground which can be used by the other species sown in the mixture (Bennett, 1941). It has been shown that *P. dilatatum* can enhance productivity and reduce weed colonization of mixtures in small experimental plots (Colman, 1971,

Acosta et al., 1994, Venuto et al., 1991). On the other hand, as *P. notatum* produces rhizomes and develops a dense sod, mixtures of *P. notatum* are difficult to maintain (Redfearn and Nelson, 2003) and literature reporting *P. notatum* performance in mixtures is scarce. A second difference between these two grasses is that the foliage of *P. dilatatum* is more tolerant to frost than *P. notatum* (Fachinetto et al., 2012, da Costa et al., 2003, Colman, 1971).

Most previous studies have been conducted at small plot scales and over few years (Acosta et al., 1996, Acosta et al., 1994, Santiñaqui and Carámbula 1981). In small areas (micro-scale) species' dynamics are ruled by their size and growth form (Crawley and Harral, 2001), but over large spatial and temporal scales environmental factors play a major role (Byers and Noonburg, 2003). Therefore, long-term studies are necessary to evaluate the performance of mixtures under repeated extreme environmental conditions, such as frost or drought events, and large-scale studies are needed to assess species' dynamics under usual production management practices (e.g., commercial machinery and livestock grazing). The aim of this study was to evaluate the contribution of these two *Paspalum* species to a legume-cool-season grass mixture, on forage availability, weed colonization, and to evaluate possible competition between grasses in a large-scale experiment, under usual production management practices in grazing dairy systems in Uruguay.

### 3.3. MATERIALS AND METHODS

The study was conducted in Centro Regional Sur Experimental Station of the University of the Republic in Canelones, Uruguay (S 34° 36' W 56° 13'). The trial was laid out in a complete randomized blocks design with three replicates and three treatments consisting of different pastures mixtures: a conventional pasture (CP) [(tall Fescue, (*Lolium arundinaceum*), white clover, (*Trifolium repens*) and birds foot trefoil (*Lotus corniculatus*)], CP with *Paspalum dilatatum* (CP+Pd) and CP with *Paspalum notatum* (CP+Pn). Each plot was 0.96ha. Plot's soils were typical vertisols and experiment was sown in a mild slope.

The experimental site had been previously planted to *Avena sativa*. Glyphosate[N-(phosphonomethyl)glycine] was sprayed 3 times before planting the pastures, each time with 360 g.L<sup>-1</sup> of active ingredient (equivalent to 4.0 L.ha<sup>-1</sup> of the commercial formulation) to eradicate the plants of Avena and weeds like *Echinochloa crusagalli* and *Digitaria sanguinalis*. Warm-season grasses were sown in December 11, 2009; seed density was 19.5 kg.ha<sup>-1</sup> for *P. dilatatum* (cv. Chirú) and 15 kg.ha<sup>-1</sup> for *P. notatum* (cv. Pensacola). At this time, plots were fertilized (100 kg.ha<sup>-1</sup>, 7 – 40 – 0, ratio of N:P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>:K<sub>2</sub>O). Cool-season grass and legumes were sown in April 10, 2010. The distance between seedlines was 0.17m; seed density was 1.0 kg.ha<sup>-1</sup> for tall Fescue (cv. Quantum), 1.5kg.ha<sup>-1</sup> for white clover (cv. Zapicán) and 1.2 kg.ha<sup>-1</sup> for bird foot trefoil (cv. INIA Draco). At this time, all plots were fertilized again at the same dose as before.

Dairy cows started grazing when pasture height was 0.20m and were removed when height was around 0.1m. This management involved 5 to 6 grazing periods per year. Before grazing, available forage biomass and soil cover was measured in each pasture. Plots were sampled 13 times since the pastures were sown. Sampling moments were: December 2010, January, March, May, and December, 2011, January, March, May, August, October, and December 2012 and February and March 2013. Biomass was sampled by clipping 15 quadrants of 0.1m<sup>2</sup> per plot. Samples were separated into component species and weeds (unsown species) in the laboratory, dried at 60°C for 48h, and weighed. Total forage biomass for pasture was calculated as the sum of forage biomass of each sown species. Soil cover of each species was visually estimated by sampling 45 quadrants of 0.1m<sup>2</sup> per plot. Total soil cover for each pasture was calculated as the sum of the cover of each sown species.

Table 1 shows the climate description of the experimental site. Average month temperature was similar to the historical average. Month precipitation was different from historical average in some months; it was low in the first summer

(December 2010, January 2011), in March 2011 and 2012 and October 2012. It was higher than the average record in January 2012, August 2012, December 2012 and March 2013. Frost events were unusually high in August 2012.

A competition index was used to highlight the effects of *Paspalum* species on Fescue performance, calculated as the ratio between Fescue performance (soil cover or biomass) in CP+Pd or CP+Pn relative to the Fescue performance in CP. If the competition index was equal to one Fescue was not affected by *Paspalum* presence; if it was less than one, Fescue was handicapped by *Paspalum* presence; if it was larger than one Fescue performance would be enhanced by *Paspalum*.

Forage biomass and soil cover of each species sown, and weeds were analyzed using a repeated measured analysis considering treatment, sampling moment, and season as fixed effects. Sampling moments were nested in seasons: summer was from December to February, fall from March to May, winter from June to August and spring from September to November. The variance-covariance matrix used was autoregressive of order one. Interaction treatment by season and treatment by moment nested in season were tested. Seasonal means were considered as the average between the sampling moments on each one. Grand mean was the average across seasons. Tukey-Kramer's test was used when necessary. Significant differences were assessed at  $P < 0.05$ . Competition index was proven to be normal. Seasonal and grand means were tested using t-test for differences between mixtures with *Paspalum*, and each mixture was tested versus one.

Table 1: Mean monthly temperature (°C), precipitation (mm) and number of frost events for each sampled month. Historic mean for each variable, from 1960 to 2000 is presented in brackets below.

	2010	2011				2012						2013	
	Nov	Jan	Mar	May	Nov	Jan	Mar	May	Aug	Oct	Nov	Jan	Mar
Temperature	18.9 (18.7)	23.3 (23.0)	22.3 (20.3)	15.4 (13.4)	22.1 (18.7)	22.3 (23.0)	14.3 (20.3)	9.4 (13.4)	15.3 (11.3)	12.5 (16.0)	21.2 (18.7)	23 (23.0)	21.2 (20.3)
Precipitation	1 (80.0)	43.1 (80.1)	47.8 (98.8)	71.5 - (72.2)	31.5 (80.0)	180.7 (80.1)	46 (98.8)	81.4 (72.2)	186.6 (69.1)	27.6 (88.2)	229.5 (80.0)	62.9 (80.1)	125.3 (98.8)
Frost events	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	14 (5)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)

### 3.4. RESULTS

Treatments did not differ in mean available forage biomass of sown species, and were similar on each season (Table 1). Mean sown soil cover was similar too, but it showed differences between treatments on each season (Table 2). In particular, pastures were similar during summer, but CP with *Paspalum* had higher soil coverage than CP during fall. On winter CP+Pn showed the lowest record, while CP was the highest, CP+Pd had an intermediate record, showing no differences with the others mixtures. During spring, CP and CP+Pd were both higher than CP+Pn.

Mean Fescue biomass was higher on CP than CP+Pn, and showed intermediate values on CP+Pd, the same tendency was shown during summer and was similar on the other seasons (Table 1). Fescue mean soil coverage was higher on CP and CP+Pd than CP+Pn. In particular, it was higher on CP than CP+Pn and showed intermediate values on CP+Pd during summer and spring, and was higher on CP than both CP with *Paspalum* on fall (Table 2). Treatment did not differ on its Fescue soil coverage during winter.

White clover and lotus soil coverage and biomass were similar between treatments when considering each season and on average (Table 1 and 2). Together they represent 15%, 13% and 17% of the total biomass on CP, CP+Pd and CP+Pn respectively and 26%, 21% and 25% of sown soil coverage. *P. dilatatum* and *P. notatum* had similar soil coverage and biomass, they shown the highest record on fall and its lowest on winter (Table 1 and 2). Weeds record was low and no differences were found between treatments for soil cover and biomass (Table 1 and 2).

Mean fescue biomass odd ratio was similar between CP+Pd and CP+Pn, but CP+Pn was significantly different from 1 (Table 3). It was bigger in CP+Pd than CP+Pn when considering its soil coverage. During summer and fall fescue, odd ratio was bigger on CP+Pd than CP+Pn when considering its biomass and soil coverage. During winter, it was bigger on CP+Pd when considering soil coverage while it was

bigger on CP+Pd during spring when considering Fescue biomass. Only CP+Pn Fescue biomass odd ratio was different from 1 through the seasons.

Table 1: Mean dry biomass (DB) ( $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\pm\text{SE}$ ) and samples times on each season for sown species, weeds and total sown biomass in each season and grand mean ( $\bar{X}$ , over seasons), for three grazed pastures; a conventional Pasture (CP) (*Lolium arundinaceum*, *Trifolium repens* and *Lotus corniculatus*), CP with *Paspalum dilatatum* (CP+Pd) and CP with *Paspalum notatum* (CP+Pn). Each pasture plot was 0.96ha, replicated three times.

	Summer	Fall	Winter	Spring	$\bar{X}$
n	4	4	1	4	13
DB Fescue					
CP	1383 ± 88a‡ 1215 ± 92	1604 ± 158	1572 ± 292	1930 ± 152	1622 ± 227 a
CP+Pd	ab	1437 ± 158	1280 ± 292	1802 ± 152	1434 ± 263 ab
CP+Pn	998 ± 88 a	1115 ± 158	545 ± 292	1662 ± 152	1080 ± 459 b
DB White clover					
CP	81 ± 22	27 ± 18	21 ± 9	432 ± 49	140 ± 196
CP+Pd	73 ± 24	42 ± 18	13 ± 9	392 ± 49	130 ± 176
CP+Pn	117 ± 22	17 ± 18	9 ± 9	456 ± 49	150 ± 210
DB Lotus					
CP	207 ± 28	201 ± 40	20 ± 9	204 ± 43	158 ± 92
CP+Pd	186 ± 30	186 ± 40	14 ± 9	145 ± 43	133 ± 81
CP+Pn	202 ± 28	217 ± 40	17 ± 9	182 ± 43	155 ± 93
DB <i>Paspalum</i>					
CP	---	---	---	---	---
CP+Pd	198 ± 50 b	521 ± 122	17 ± 5	188 ± 53	231 ± 210
CP+Pn	482 ± 48 a	739 ± 122	15 ± 5	299 ± 53	384 ± 305
DB Weeds					
CP	65 ± 63	100 ± 32	20 ± 9	138 ± 34	81 ± 50
CP+Pd	75 ± 65	66 ± 32	17 ± 9	124 ± 34	71 ± 44
CP+Pn	147 ± 63	24 ± 32	24 ± 9	152 ± 34	87 ± 72
DB Sown					
CP	1670 ± 87	1835 ± 209	1613 ± 279	2640 ± 199	1940 ± 476
CP+Pd	1675 ± 91	2185 ± 209	1324 ± 279	2527 ± 199	1928 ± 533
CP+Pn	1799 ± 87	2088 ± 209	587 ± 279	2599 ± 199	1768 ± 854

‡Means followed by different letter are significantly different ( $P < 0.05$ )

Table 2: Mean soil cover percentage (%C) ( $\pm$ SE) and samples times on each season for sown species, weeds and total sown soil cover in each season and grand mean (over seasons) for three grazed pastures; a conventional pasture (CP) (*Lolium arundinaceum*, *Trifolium repens* and *Lotus corniculatus*), CP with *Paspalum dilatatum* (CP+Pd) and CP with *Paspalum notatum* (CP+Pn). Each pasture plot was 0.96ha, replicated three times.

	Summer	Fall	Winter	Spring	X
n	4	4	1	4	13
%CFescue					
CP	40 $\pm$ 3a $\ddagger$	50 $\pm$ 3 a	54 $\pm$ 6	46 $\pm$ 4 a	48 $\pm$ 5 a
CP+Pd	32 $\pm$ 3 ab	36 $\pm$ 3 b	49 $\pm$ 6	40 $\pm$ 4 ab	39 $\pm$ 2 a
CP+Pn	26 $\pm$ 3 b	28 $\pm$ 3 b	29 $\pm$ 6	28 $\pm$ 4 b	28 $\pm$ 1 b
%C White clover					
CP	6 $\pm$ 2	4 $\pm$ 1	5 $\pm$ 1	13 $\pm$ 3	7 $\pm$ 4
CP+Pd	5 $\pm$ 2	4 $\pm$ 1	2 $\pm$ 1	11 $\pm$ 3	6 $\pm$ 3
CP+Pn	6 $\pm$ 2	3 $\pm$ 1	2 $\pm$ 1	11 $\pm$ 3	6 $\pm$ 4
%CLotus					
CP	10 $\pm$ 1	11 $\pm$ 1	5 $\pm$ 2	13 $\pm$ 2	10 $\pm$ 3
CP+Pd	10 $\pm$ 1	9 $\pm$ 1	3 $\pm$ 2	11 $\pm$ 2	8 $\pm$ 3
CP+Pn	11 $\pm$ 1	9 $\pm$ 1	5 $\pm$ 2	12 $\pm$ 2	9 $\pm$ 3
%CPaspalum					
CP	---	---	---	---	---
CP+Pd	17 $\pm$ 2	19 $\pm$ 1 b	3 $\pm$ 0	10 $\pm$ 1 b	12 $\pm$ 6
CP+Pn	20 $\pm$ 2	30 $\pm$ 1 a	3 $\pm$ 0	15 $\pm$ 1 a	17 $\pm$ 10
%CWeeds					
CP	3 $\pm$ 2	6 $\pm$ 1	3 $\pm$ 1	5 $\pm$ 1	4 $\pm$ 1
CP+Pd	3 $\pm$ 2	4 $\pm$ 1	2 $\pm$ 1	7 $\pm$ 1	4 $\pm$ 2
CP+Pn	6 $\pm$ 2	3 $\pm$ 1	5 $\pm$ 1	8 $\pm$ 1	6 $\pm$ 2
%CSown					
CP	57 $\pm$ 2	65 $\pm$ 1 b	65 $\pm$ 4 a	72 $\pm$ 1 a	65 $\pm$ 5
CP+Pd	63 $\pm$ 2	68 $\pm$ 1 a	57 $\pm$ 4 ab	72 $\pm$ 1 a	65 $\pm$ 6
CP+Pn	63 $\pm$ 2	71 $\pm$ 1 a	39 $\pm$ 4 b	66 $\pm$ 1 b	60 $\pm$ 12

$\ddagger$ Means followed by different letter are significantly different ( $P < 0.05$ )

Table 3: Competition index for Fescue soil cover and Fescue biomass ( $\pm$ SE) for each season and the grand mean (over seasons), calculated by the ratio between Fescue soil cover or biomass in a conventional pasture (CP; *Lolium arundinaceum*, *Trifolium repens* and *Lotus corniculatus*) and Fescue soil cover or biomass in a conventional pasture in CP with *Paspalum dilatatum* (CP+Pd,) or CP with *Paspalum notatum* (CP+Pn). Testing if Fescue biomass and soil cover on CP+Pd and CP+Pn was different from Fescue in CP and between each other.

	Summer	Fall	Winter	Spring	X
n	4	4	1	4	13
DB Fescue					
CP+Pd	0.86 $\pm$ 0.15 * a <sup>‡</sup>	0.75 $\pm$ 0.16 * a	0.99 $\pm$ 0.031 a	0.98 $\pm$ 0.16	0.89 $\pm$ 0.11 a
CP+Pn	0.62 $\pm$ 0.15 * b	0.57 $\pm$ 0.20 * b	0.83 $\pm$ 0.29 b	0.87 $\pm$ 0.19	0.72 $\pm$ 0.15 * a
%C Fescue					
CP+Pd	0.81 $\pm$ 0.16* a	0.74 $\pm$ 0.16* a	0.93 $\pm$ 0.24	0.87 $\pm$ 0.18 a	0.84 $\pm$ 0.080* a
CP+Pn	0.67 $\pm$ 0.24* b	0.57 $\pm$ 0.20* b	0.53 $\pm$ 0.24*	0.64 $\pm$ 0.23* b	0.60 $\pm$ 0.063 * b

\*Competition index significantly different from 1

<sup>‡</sup> Means followed by different letter are significantly different (P < 0.05)

### 3.5. DISCUSSION

Inclusion of warm season grasses had no effect on pastures mean performance or weeds colonization; they were very similar when considering their sown biomass or sown soil coverage and weeds biomass. In other experiments inclusion of *P. dilatatum* in mixtures increased forage yield (Acosta et al., 1994, Venuto et al., 1991, Santiñaque and Carámbula, 1981). The inclusion of *P. notatum* has not been widely proved and it is considered as a difficult specie to mix with (Kretschmer et al., 1973, Redfearn and Nelson, 2003). When considering seasonal performance of each treatment, it showed that mixtures did not differ during summer probably because of the low precipitation recorded (Table 1), but mixtures with *Paspalum* were higher than CP in fall. When weather conditions are less severe, the inclusion of warm season grasses could help to overcome the dry period. C<sub>4</sub> grasses are more tolerant to dry conditions and high temperatures, and could recover their active growth as soon as conditions become better for them, increasing performance of mixtures in that period. In winter, *Paspalum* species decreases their biomass and soil cover, probably due to the cool weather during this period and the high number of frost events. However high fescue soil cover in CP+Pd could maintain high mixture coverage, being similar to CP. The low record of CP+Pn soil cover could be due to the low levels of fescue during this period. When considering the benefits of including new functional groups in pastures, it matters the functional group identity and the relative abundance of each component. Otherwise, the community would only be as resistant to extreme conditions as the dominant species is.

The disagreement with the hypothesis, inclusion of warm season would increase pasture production, could be due to competition between grasses. Probably warm season grasses exclude the other grass in the mixture, as shown in Table 2 and 3 fescue mean biomass and mean soil cover were smaller in mixtures with *Paspalum*. In addition, the competition index showed competition when considering Fescue soil coverage. However, it seems that mixture with *P. notatum*

had a strong effect excluding Fescue as, it presents the lowest fescue records, while CP+Pd had similar fescue soil cover with CP and intermediate biomass values. Besides, when considering biomass competition, CP+Pn is the only significantly competitive, as CP+Pd did not differ from one, and soil cover competition showed higher index in CP+Pn. The different growth habits of *Paspalum* species and its effects on the others species, could also explain the different response of each mixture in each sample moment and their performance throughout the length of the experiment. The cespitose growth habit of *P. dilatatum* and the low establishment number of plants at the beginning of the experiment could had left available resources that were effectively taken over by other species in the mixtures. This allowed the higher fescue soil coverage in this mixture. The rhizomes production of *P. notatum* developed a dense sod that could reduce the effective colonization of other sown species, particularly resulting in lower fescue soil cover. In spite of this, CP+Pd did not differ its performance from the other mixtures, probably due to the slow *P. dilatatum* establishment.

### 3.6. CONCLUSION

A strong point of large-scale experiment is that they evidence the effects across different weather conditions considering inter-annual variation. Inclusion of *Paspalum* in pastures seems to hold communities with better response to irregular precipitation records, recovering more quickly than mixtures without *Paspalum*. However, the different growth habits between *P. notatum* and *P. dilatatum* could have different effects on different on mixtures. When testing these effects all the year round, the dense sod production of *P. notatum* could increase mixture production during summer but drop off mixture performance during the cold season, as it turned to exclude fescue. In that way, it is important to keep its coverage levels moderated, may be by specific grazing events, because it could exclude other component species doing the mixture more tolerant to warm season but weaker to winter conditions.

### 3.7. REFERENCES

ACOSTA G.L., DEREGIBUS V.A. and HAMMAR ALDATZ R. (1996) Inclusion de Pasto miel en pasturas. 2 Efecto sobre el valor nutritivo. *Revista Argentina de Produccion Animal*, **16**, 157–167.

ACOSTA G.L., DEREGIBUS V.A. and ZUCCHINI F. (1994) Pasto miel en pasturas. 1 Efecto sobre la producción forrajera. *Revista Argentina de Produccion Animal*, **14**, 175–185.

BENNETT H.W. (1941) *Pastures in Mississippi*. Mississippi:Mississippi State College Agriculture Experimental Station.

BYERS J. and NOONBURG E. (2003) Scale dependent effects of biotic resistance to biological invasion. *Ecology*, **84**, 1428–1433.

COLMAN R.L. (1971) Quantity of pastures and forage crops for dairy production in the tropical regions of australia. *Tropical Grasslands*, **5**, 181–194.

CONNOLLY J., FINN J.A., BLACK A.D., KIRWAN L., BROPHY C. and LÜSCHER A. (2009) Effects of multi-species swards on dry matter production and the incidence of unsown species at three Irish sites. *Irish Journal of Agricultural and Food Research*, **48**, 243–260.

CRAWLEY M.J. and HARRAL J.E. (2001) Scale dependence in plant biodiversity. *Science*, **291**, 864–868.

DA COSTA D., SCHEFFER-BASSO S.M., FAVERO D. and FONTANELI R.S. (2003) Caracterização Morfofisiológica e Agronômica de Paspalum dilatatum Poir . Biótipo Virasoro e Festuca arundinacea Schreb . 2 . Disponibilidade de Forragem e Valor Nutritivo. *Revista Brasileira de Zootecnia*, **23**, 1061–1067.

DEAR B. and EWING M. (2008) The search for new pasture plants to achieve more sustainable production systems in southern Australia. *Animal Production Science*, **48**, 387–396.

DÍAZ S. and CABIDO M. (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 646–655.

FACHINETTO J.M., SCHNEIDER R., HUBBER K.G.C. and DALL'AGNOL M. (2012) Avaliação agronômica e análise da persistência em uma coleção de acessos de *Paspalum notatum* Flüggé (Poaceae). *Revista Brasileira de Ciências Agrárias - Brazilian Journal of Agricultural Sciences*, **7**, 189–195.

FORMOSO F. (2007) *Manual para la siembra directa*. Montevideo: Insitituto Nacional de Investigación Agropecuaria.

FORMOSO F. (2011) *Forrajeras y leguminosas del forraje*. Efectos del estrés ambiental e interferencia de gramilla (*Cynodon dactylon*, (L) PERS.). Montevideo: Insitituto Nacional de Investigación Agropecuaria.

KRETSCHMER A.E., BROLMANN J.B., SNYDER G.H. and GASCHO G.J. (1973) Production of Six Tropical Legumes Each in Combination with Three Tropical Grasses in Florida<sup>1</sup>. *Agronomy Journal*, **65**, 890.

MOUILLOT D., VILLÉGER S., SCHERER-LORENZEN M. and MASON N.W.H. (2011) Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PloS one*, **6**, e17476.

MUIR J., PITMAN W. and FOSTER J. (2011) Sustainable, low-input, warm-season, grass–legume grassland mixtures: mission (nearly) impossible? *Grass and Forage Science*, **66**, 301–315.

PAPADOPOULOS Y.A., MCELROY M.S., FILLMORE S.A.E., MCRAE K.B., DUYINSVELD J.L. and FREDEEN A.H. (2012) Sward complexity and grass species composition affect the performance of grass-white clover pasture mixtures. *Canadian Journal of Plant Science*, **92**, 1199–1205.

PEETERS A., PARENTE G. and GALL A. LE. (2006) Temperate legumes: key species for sustainable temperate mixtures. *Grassland Science in Europe*, **11**, 205–220.

PICASSO V.D., BRUMMER E.C., LIEBMAN M., DIXON P.M. and WILSEY B.J. (2008) Crop Species Diversity Affects Productivity and Weed Suppression in Perennial Polycultures under Two Management Strategies. *Crop Science*, **48**, 331.

PIZARRO E. (2000) Potencial forrajero del género *Paspalum*. *Pasturas Tropicales*, **22**, 38–45.

REDFEARN D.D. and NELSON C.J. (2003) Grasses for southern areas. p. 153–154. In: Barnes, R., Nelson, C.J., Collins, M., Moore, K.J. (eds.), *Forages: An Introduction to Grassland Agriculture*. Iowa State. Ames, IA.

SANDERSON M., SKINNER R. and BARKER D. (2004) Plant species diversity and management of temperate forage and grazing land ecosystems. *Crop Science*, **44**, 1132–1144.

SANTIÑAQUE F. and CARAMBULA M. (1981) Productividad y comportamiento de distintas mezclas forrajeras. *Investigaciones Agronómicas*, **2**, 16–21.

SLEUGH B., MOORE K.J., GEORGE J.R. and BRUMMER E.C. (2000) Binary Legume–Grass Mixtures Improve Forage Yield, Quality, and Seasonal Distribution. *Agronomy Journal*, **92**, 24.

VENUTO B.C., BURSON B.L., HUSSEY M.A., REDFEARN D.D., WYATT W.E. and BROWN L.P. (1991) Forage Yield, Nutritive Value, and Grazing Tolerance of Dallisgrass Biotypes. *Crop Science*, **43**, 295–301.

## **4. ESTABILIDAD TEMPORAL Y ESTACIONAL DE MEZCLAS FORRAJERAS CON PASPALUM<sup>2</sup>**

M. Tejera<sup>1</sup>, P. Speranza<sup>2</sup>, V. Picasso<sup>1</sup>

1: Departamento de Producción Animal y Pasturas, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay. Código postal: 12900.

2: Laboratorio de Evolución y Domesticación de las Plantas, Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay. Código postal: 12900.

Correo electrónico primer autor: mauricio.tejera.n@gmail.com

### **4.1. RESUMEN**

En Uruguay las mezclas forrajeras presentan una producción de forraje no uniforme a lo largo del año. Esto es debido, mayormente, al origen templado de las especies sembradas lo cual implica bajas ofertas de forraje durante el verano. El objetivo de la presente investigación fue evaluar si la inclusión de una gramínea perenne estival, *Paspalum dilatatum* o *P. notatum*, puede aumentar la estabilidad de una mezcla forrajera. Comparamos el índice de estabilidad temporal ( $\mu/\sigma$ ) de 3 mezclas forrajeras: mezcla convencional (MC: Festuca, trébol blanco y Lotus) mezcla convencional con *P. dilatatum* y mezcla convencional con *P. notatum* a partir de la oferta forrajera y la cobertura del tapiz sembrado de cada una a lo largo de 4 años o agrupando los momentos de muestreo por estaciones. Las mezclas no mostraron diferencias en el índice para la serie total o la estacional. El análisis de los componentes del índice tampoco mostró diferencias, evidenciando que las hipótesis de *overyielding*, *insurance effect* o efecto portafolio no ocurrieron. Se detectó una alta competencia entre las gramíneas lo cual pudo perjudicar la estabilidad de cada mezcla. Fenómenos de exclusión competitiva en las mezclas puede ser muy peligrosos para la estabilidad ya que convierten a la mezcla muy

---

<sup>2</sup>Artículo a ser enviado a la revista Agrociencia Uruguay

sensible a las condiciones climáticas limitantes de la especie dominante. El uso de índices cuantitativos para determinar la estabilidad de producción de una mezcla forrajera resultó muy importante para su comparación, el cual se sugiere sea realizado en siguientes investigaciones.

Palabras clave: Índice de estabilidad temporal, competencia, gramíneas perennes estivales, pasturas, diversidad funcional.

## **TEMPORAL AND SEASONAL STABILITY IN FORAGE MIXTURES WITH PASPALUM**

### **4.2. SUMMARY**

In Uruguay forage mixtures production is not uniform along a year. It is mainly due to the temperate origin of the species sown; this implies that they would have low production during summer. The aim of this study was to evaluate the inclusion of perennial warm season grasses, *P. dilatatum* or *P. notatum* on mixtures stability. We compared the temporal stability index ( $\mu/\sigma$ ) of 3 mixtures: conventional pasture (CP: Fescue, white clover and lotus) CP with *P. dilatatum* and CP with *P. notatum* using available forage and soil cover records over 4 years long or grouping sampling moments seasonally. Mixtures did not differ in their stability index neither when considering the whole series nor the seasonal one. Index component analysis did not show differences between mixtures, which could suggest that insurance effect,overyielding and portfolio effect, did not happen in the communities. High competition was determinate between grasses sown, and this could handicap mixture stability. Competitive exclusion events could be very detrimental to stability as the mixture become very sensible to the dominant species climate limitations. Using quantitative indexes to calculate the temporal stability was very useful to compare among the different mixtures and it is why we suggest its use in further studies.

Key words: Temporal stability index, competition, perennial warm season grasses, pastures, functional diversity.

## **4.1. INTRODUCCIÓN**

### **4.1.1. Estacionalidad de pasturas**

El rápido incremento de la población mundial y su consecuente demanda de alimentos y energía hacen a la sociedad muy dependiente de los servicios provistos por ecosistemas naturales y manejados (Kremen, 2005). Tal es el caso de la producción primaria en pasturas sembradas. En este aspecto, no sólo es deseable obtener altos rendimientos sino también que los mismo se perpetúen en el tiempo, o sea una elevada estabilidad de los mismos en cuanto a cantidad y calidad (Frankow-Lindberg et al., 2009). Sin embargo las pasturas sembradas presentan a nivel mundial importantes problemas de estacionalidad en su oferta forrajera, con períodos de exceso y déficit de forraje, tanto en pasturas multiespecies (García, et al., 2008, Omer et al., 2006) como en monocultivos (Pontes y Carrere, 2007; Formoso, 2007). Sin embargo la información existente sobre la estabilidad de pasturas sembradas es muy escasa. En el área, dicha temática ha sido considerada desde un enfoque cualitativo, describiendo la estabilidad de la producción de acuerdo a la similaridad, subjetiva, de los rendimientos en los distintos momentos de muestreo (Carámbula, 2004; Campbell et al., 1999; Johnson et al., 1996; Santiñaque y Carambula, 1981). La utilización de índices para caracterizar la estabilidad brinda una gran ventaja para el estudio de las mezclas: la capacidad de comparar distintas mezclas según la estabilidad de las mismas.

### **4.1.2. Estabilidad: definiciones**

En ecología, el concepto de estabilidad presenta una amplia variedad de significados tanto cualitativos como cuantitativos (véase Pimm, 1984), los cuales pueden llevar a diferentes conclusiones (Lehman y Tilman, 2000) e incluso han perjudicado su estudio (Ives y Carpenter, 2007; Grimm y Wissel, 1997). De forma

general los conceptos se pueden agrupar en aquellos que la consideran la estabilidad relacionada a la variabilidad en el tiempo (asociada a la persistencia) (Elton, 1958) y en aquellos que consideran la estabilidad en respuesta a un disturbio, como el retorno al equilibrio (May, 1974) vinculada a las ideas de resiliencia y resistencia. En el marco de la presente investigación, el concepto de estabilidad a estudiar es el primero. Particularmente nos centraremos en la estabilidad temporal, es decir en el estudio de la variabilidad de un atributo de una función frente a la variabilidad ambiental. La misma presenta gran interés para los productores ya que deben asegurar un determinada cantidad de forraje todos los años para alimentar su ganado (Frankow-Lindberg et al., 2009).

#### **4.1.3. Estabilidad temporal: $S = \mu/\sigma$**

A la hora de estimar la estabilidad también hay una gran variabilidad de índices. En esta investigación utilizaremos la estabilidad temporal ( $S$ ) definida por Tilman (1999) y Lehman y Tilman (2000), como la variación temporal de la abundancia de una comunidad, calculado como la media de una función ecológica sobre el desvío estándar de la misma,  $S = \mu/\sigma$ . También puede ser definida como la capacidad de un ecosistema de amortiguar perturbaciones ambientales, manteniendo constante la función ecológica de interés (Tilman et al., 2006; Lehman y Tilman, 2000; Yachi y Loreau, 1999). La ventaja de esta definición es el estrecho vínculo con su fórmula de cálculo, el primer término “capacidad de un ecosistema de amortiguar perturbaciones ambientales” se corresponde con el denominador (varianza ocasionada por el efecto ambiental) y “manteniendo constante la función ecológica de interés” se relaciona con el numerador (sin alterar la media de la función) (Proulx et al., 2010). Su rango comprende desde cero (asintóticamente) para comunidades con alta variabilidad en relación a la media (menos estables) hasta infinito, cuando la variabilidad de la comunidad es muy baja (mayor estabilidad). Dicho índice se corresponde al inverso del coeficiente de variación sobre 100, pero vale aclarar que en nuestro caso la varianza no representa los

errores de muestreo sino fluctuación en el tiempo de la abundancia de las especies. Además de la simpleza para su cálculo el mismo tiene otras ventajas, por ejemplo; tiende a crecer para comunidades más estables lo cual facilita su interpretación y es adimensional lo cual facilita su comparación (Lehmany Tilman, 2000).

#### 4.1.4. Interpretación de la fórmula y sus componentes

Este índice de estabilidad temporal tiene como ventaja adicional que, ambos componentes usados para su cálculo son sensibles a las dinámicas de interacción interespecíficas de la comunidad y su estructura permite definir cómo la diversidad afecta la estabilidad temporal (Lehman y Tilman, 2000). Analizando más detalladamente los componentes el numerador de la función, biomasa de la comunidad, es la suma de biomasa de todas las especies que la integran, y el denominador, desvío estándar de la comunidad, la suma de sus respectivas varianzas. Basándose en propiedades estadísticas de la suma de varianzas, el desvío de la comunidad puede ser obtenido como la raíz cuadrada de la suma de las varianzas de cada población, más las covarianzas de las mismas.

$$S = \frac{\mu}{\sigma} = \frac{\sum \text{Abundancia}}{\sqrt{\sum \text{Varianza} + 2 \cdot \sum \text{covarianza}}}$$

La importancia de los tres términos es que sus cambios están relaciones estrechamente con efectos de la diversidad y se puede vincular con una hipótesis detrás de la relación diversidad-estabilidad. Aumentos de la estabilidad temporal con el aumento de la diversidad se pueden deber a, aumentos en la suma de biomasa (efecto *overyielding*), disminuciones en la suma de varianzas (efecto Portafolio) y/o disminuciones en la suma de covarianzas (Interacciones entre especies) (Tilman et al., 1997).

La explicación de Lehman y Tilman (2000) para cada relación es: el efecto *overyielding* ocurre cuando la biomasa de una comunidad es mayor a la biomasa del monocultivo con mayor rendimiento de las especie que la integran. Como su factor

correspondiente ( $\Sigma$  abundancia) se encuentra en el numerador de la función, si dicho efecto ocurre con la inclusión de una especie, tenderá a aumentar el índice, o sea hará a la comunidad más estable.

Por su parte el efecto Portafolio se basa en la reducción de la biomasa de las especies conforme aumenta la diversidad (Doak et al., 1998). Una vez más, por propiedades de la varianza, dicha reducción produce una reducción más que proporcional en la varianza total. Esto implica que en una comunidad integrada por varias especies, las fluctuaciones de su biomasa serán mucho menor que las fluctuaciones en biomasa de las especies que la integran. Por lo tanto, como su término ( $\Sigma$  varianza) se encuentra en el denominador al aumentar la diversidad el ecosistema se estabiliza.

Por último, la covarianza determina como es la varianza conjunta de dos especies. Si es positiva, ambas especies tienden a crecer o decrecer juntas, si es negativa los crecimientos de una especie se corresponden con disminuciones de la otra y si es cercano a cero implica que sus dinámicas son independientes o bien no varían en el tiempo. De esta manera, dicho indicador se relaciona estrechamente con las interacciones entre las especies, siendo negativa en competencia y positiva en mutualismos. Por esto, como dicho término ( $\Sigma$  covarianza) se encuentra en el denominador conforme disminuya (o se haga más negativa) su efecto estabilizará la comunidad. De acuerdo con lo anterior, fenómenos de competencia entre las especies podrían aumentar la estabilidad de la comunidad, según Tilman (1999) esto es debido a que se aumenta la redundancia del sistema. Sin embargo la idea de que una suma negativa de covarianzas entre la abundancia de las especies ha perdido fundamento. Loreau y de Mazancourt (2013) mencionan varias razones por las cuales, la idea de la competencia como estabilizadora de comunidades por compensación de las dinámicas no es válida. Sostienen que si bien pueden aumentar la asincronía de la comunidad su efecto no es suficiente para estabilizar la comunidad. Otro punto de vista sería que dicha covarianza negativa entre las

especies este dado por fenómenos de asincronía, la cual ya fue presentada como una potente directriz de la estabilidad. Podría ser que si una especie aumenta su crecimiento al mismo tiempo que otra disminuye ocurriría una compensación en las dinámicas poblacionales, que terminaría por estabilizar la comunidad.

#### **4.1.5. Como potenciar la estabilidad**

Existen varias alternativas para disminuir los efectos de la variabilidad climática sobre la oferta forrajera y otras funciones ecosistémicas de importancia económica. En sistemas intensivos una alternativa es el riego para disminuir los efectos de sequía (Smeal et al., 2005) o ajustar las fechas de siembra para evadir temperaturas adversas y precipitaciones severas. Sin embargo, otra alternativa es manejar la estructura del sistema, al variar el número (riqueza), la abundancia relativa (equidad) o la identidad funcional de las especies a incluir en la siembra corresponde a una de las pocas herramientas económicamente viables para reducir fluctuación y aumentar la estabilidad temporal de la producción de pasturas, pastizales y otros ecosistemas dominados por plantas perennes (Ospina et al., 2012).

#### **4.1.6. Relación diversidad-estabilidad**

Resultados de varios experimentos comprueban la relación positiva entre la diversidad y la estabilidad de una comunidad herbácea (Polley et al., 2013; Proulx et al., 2010; van Ruijven y Berendse, 2007; Tilman et al., 2006). Tracy y Sanderson (2004a) no encontraron diferencias en el rendimiento de mezclas forrajeras simples y complejas cuando se consideraron la variabilidad interanual, pero las mezclas complejas tuvieron menos variación entre años húmedos y secos. En este caso atribuyen el aumento en la estabilidad a la presencia de especies resistentes a la sequía en las mezclas complejas. De esta forma, la relación no sólo se basa en el número de especies. Varios autores proponen que las predicciones sobre la estabilidad de la comunidad pueden ser mejoradas incorporando a la riqueza de especies información de sobre los grupos funcionales involucrados y su abundancia

relativa (Polley et al., 2013; Roscher et al., 2012; Griffin et al., 2009). Así, los efectos sobre la estabilidad de una comunidad serán mayores cuanto más diferente sea la respuesta de la especie incorporada a las fluctuaciones ambientales en comparación con las especies residentes (Ives et al., 2000) y más homogéneamente se distribuyan las mismas (Tracy y Sanderson, 2004a). Las especies más tolerantes a perturbaciones ambientales deberían compensar la disminución de otras especies durante los disturbios ayudando a estabilizar la oferta de biomasa a lo largo del tiempo (Tracy y Sanderson, 2004b). De esta manera el aumento en la diversidad puede aumentar la asincronía entre las dinámicas de las especies, permitiendo que aumentos de unas se compensen con disminuciones de otras manteniendo la función ecosistémica relativamente invariante con las fluctuaciones ambientales (Polley et al., 2013; Proulx et al., 2010). De esta manera, la estabilidad de pasturas constituidas mayormente por especies templadas podría ser aumentada a partir de la inclusión de gramíneas perennes estivales que compensen la disminución en la producción de biomasa durante la época estival.

#### **4.2. OBJETIVO E HIPÓTESIS**

En este marco, el objetivo del presente capítulo será evaluar los efectos de la inclusión *P. dilatatum* y *P. notatum*, como componente estival de una pastura integrada mayormente por especies templadas, sobre la estabilidad de su oferta forrajera y su cobertura del suelo. Se espera que el ciclo estival de las mismas permita una oferta forrajera más homogénea durante el año, aumentando su estabilidad. Sin embargo se espera que la inclusión de *P. dilatatum* estabilice más la mezcla ya que la formación de densos tapices de *P. notatum* podría afectar a la gramínea invernal haciendo la mezcla sensible a las condiciones invernales, disminuyendo su biomasa en dicha época y por consiguiente disminuyendo su estabilidad, como fue determinado en el capítulo 2 de la tesis.

### 4.3. MATERIALES Y MÉTODOS

Dicho objetivo fue evaluado en el diseño experimental ya explicado en el capítulo dos. Se comparó la estabilidad temporal de la oferta forrajera y cobertura del tapiz sembrado de tres tratamientos: mezcla convencional (MC) de Festuca (*Lolium arundinaceum*, cv. Tacuabé), Trébol blanco (*Trifolium repens*, cv. Zapicán) y Lotus (*Lotus corniculatus*, cv INIA Draco), mezcla convencional y *Paspalum dilatatum* (cv Chirú) (MC+PD) y mezcla convencional y *Paspalum notatum* (cv Pensacola) (MC+PN).

Las variables utilizadas como indicadores de la oferta forrajera de las pasturas fueron, la biomasa vegetal ( $\text{kgMS}\cdot\text{ha}^{-1}$ ) y la cobertura del suelo de todas las especies sembradas. Ambas variables fueron estudiadas antes de cada pastoreo, cuando asumimos que las especies alcanzaron su máxima biomasa. En total se realizaron 14 muestreos; uno en el 2010 (noviembre 2010), cuatro en el 2011 (enero, marzo, mayo y noviembre), seis en el 2012 (enero, marzo, agosto, octubre y diciembre) y tres en el 2013 (febrero, marzo y abril). En cada muestreo la biomasa vegetal fue determinada a partir del corte de 15 cuadrantes de  $0,10\text{m}^2$  por parcela. Las muestras colectadas eran separadas en especies sembradas, secadas en una estufa a  $60^\circ\text{C}$  por 48 horas y pesadas. La biomasa de las especies invasoras no fue considerada en este análisis. La cobertura de las especies sembradas y especies invasoras fue determinada a partir de su estimación visual en 45 cuadrantes de  $0,10\text{m}^2$ . La oferta forrajera fue determinada como la suma de la biomasa de las especies sembradas y la cobertura total del tapiz sembrado a partir de la suma de la cobertura de cada una de las mencionadas especies.

Como forma de determinar la evolución de las mezclas forrajeras en el tiempo, se graficó la biomasa presente y la cobertura en cada muestreo. Como primera aproximación se consideró al momento de muestreo como variable categórica, luego se la consideró como variable continua y se realizaron regresiones

lineales. A partir de dichas regresiones se comparó el coeficiente principal entre las mezclas utilizando intervalos de confianza.

La estabilidad de las pasturas fue estudiada a partir del índice de estabilidad temporal definido por Tilman (1999) y Lehman y Tilman (2000) como la variación temporal de la oferta forrajera de una comunidad, calculado como la media temporal de la oferta forrajera sobre el desvío estándar de la misma,  $S = \mu/\sigma$ . También se calcularon los componentes del indicador, a saber: Media temporal de oferta forrajera, Suma de varianzas y Suma de covarianzas. Las series temporales utilizadas fueron los 14 muestreos efectuados y los promedios estacionales: verano (diciembre-febrero), otoño (marzo-mayo), invierno (junio-agosto) y primavera (setiembre-noviembre). Cuando la estabilidad es determinada con la serie estacional, se la refiere como estabilidad estacional. También se calculó el índice de estabilidad temporal para cada una de las especies integrantes de las mezclas, para ambas series temporales ya mencionadas y las varianzas temporales de las mismas.

Como el efecto del momento de muestreo está resumido en el índice, la estabilidad temporal de la mezcla y de cada especie fue analizada según un modelo de diseño de bloques completos al azar con bloque como efecto aleatorio y tratamiento como efecto fijo. En caso de corresponder se realizaron pruebas de comparación múltiple (Tukey). Tanto el índice de estabilidad como sus componentes; media temporal, suma de varianzas y suma de covarianzas cumplieron con las pruebas de normalidad y heterogeneidad de varianzas por lo que fueron analizadas según ANAVA, considerando bloque y tratamiento como efectos fijos.

## **4.4. RESULTADOS**

### **4.4.1. Evolución de las mezclas forrajeras**

La Figura 1 presenta la evolución de las mezclas a lo largo del período de estudio. En líneas generales ambas gráficas nos muestran las mismas tendencias,

menor variabilidad hacia finales del período de estudio y cambios de ranking luego de mayo 2012. En cuanto a la biomasa de la comunidad (Figura 1A) se observa, además, una tendencia a disminuir la biomasa disponible conforme pasa el tiempo indistintamente de la mezcla considerada. Hacia fines del período de estudio se observan valores de biomasa similares entre las distintas mezclas y los distintos muestreos considerados. También se observa una disminución de los desvíos en cada caso. Hasta el muestreo de mayo 2012 se registraron valores mayores a la media y luego valores por debajo de la misma. También se destaca que dicha fecha representa un cambio en el ranking de las mezclas, hasta entonces las mezclas con *Paspalum* eran las que encabezaban la oferta de biomasa, siendo las mezclas con *P. notatum* las de mejor desempeño. Luego, es la mezcla convencional la que lidera el ranking hasta el fin del período de estudio, seguida por las mezclas con *P. dilatatum*.

La evolución de la cobertura de la comunidad fue mucho más dinámica, presentando mayores fluctuaciones en torno a la media. A diferencia de la anterior no refleja claramente una pérdida de rendimiento con el paso del tiempo. Sin embargo también pone en evidencia una tendencia a disminuir la variabilidad de las observaciones. Se destacan mayores oscilaciones antes de mayo 2012, tendiendo a estabilizarse hacia finales del período de estudio. En ésta gráfica se pone en evidencia más claramente los cambios de ranking observados en la anterior. Al igual que para biomasa, hasta mayo 2012 las mezclas con *Paspalum* lideran el ranking, siendo la mezcla con *P. notatum* la que presenta una mayor cobertura del tapiz sembrado. El estudio de la cobertura permite una mayor resolución de lo que ocurre en el último tramo del ensayo. A partir de agosto 2012 el ranking se invierte y es la mezcla convencional la que muestra la mayor cobertura y la mezcla con *P. notatum* la menor. A partir del último verano la mezcla con *P. dilatatum* es la que mantiene un mejor desempeño seguida ahora por la mezcla con *P. notatum*.

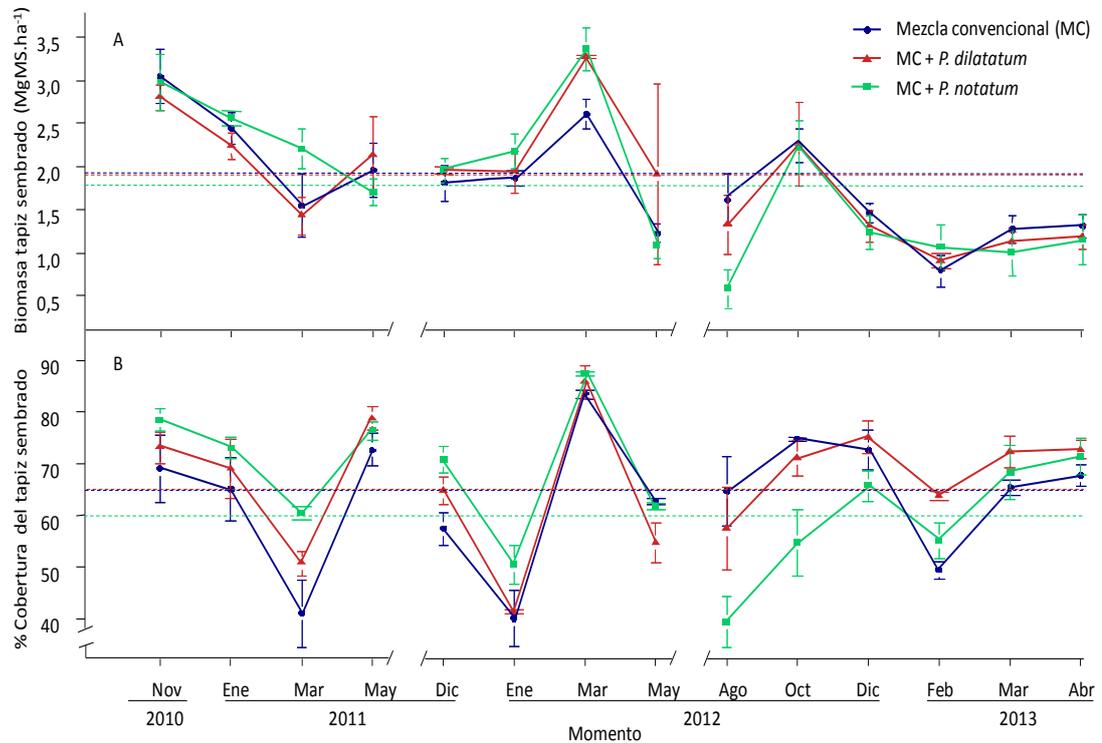


Figura 1: Evolución de la biomasa (A) y la cobertura (B) de las especies sembradas en tres mezclas forrajeras bajo pastoreo; mezcla convencional de Festuca, Trébol blanco y Lotus, mezcla convencional más *P. dilatatum* y mezcla convencional más *P. notatum*. Las líneas horizontales corresponden a la media de los 14 muestreos de cada mezcla para cada variable.

En cuanto a las regresiones lineales, la biomasa presente en cada muestreo de las tres mezclas tuvo una respuesta similar, tendiendo a disminuir conforme avanzó el período de estudio (Figura 2A). Por su parte, la mezcla convencional y la mezcla con *P. dilatatum* no presentan respuesta en su cobertura mientras sí lo hizo la mezcla con *P. notatum* (Figura 2A).

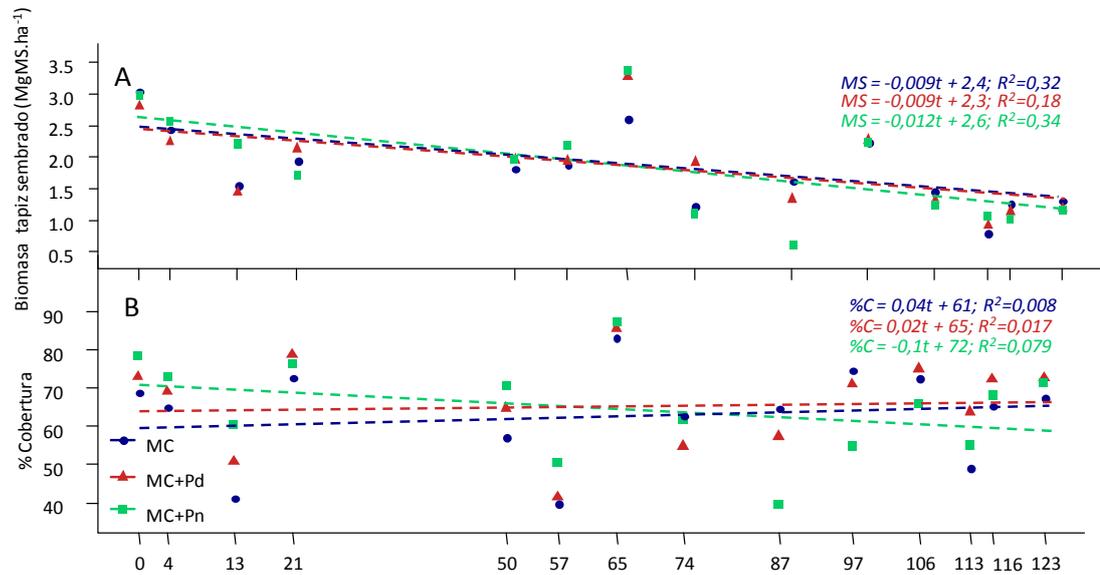


Figura 2: Regresiones lineales de la biomasa presente (A) y la cobertura (B) frente a las semanas de muestreos para tres mezclas forrajeras bajo pastoreo; mezcla convencional de Festuca, Trébol blanco y Lotus, mezcla convencional más *P. dilatatum* y mezcla convencional más *P. notatum*.

#### 4.4.2. Estabilidad en todo el período de muestreo

##### 4.4.2.1. Mezcla forrajera

Las mezclas presentaron una estabilidad similar a lo largo de todo el período de estudio (14 muestreos) considerando la cobertura de sus especies sembradas como su oferta forrajera (Tabla1). Al estudiar los componentes de los índices, las mezclas tampoco diferenciaron su comportamiento (Tabla1). En primer lugar, las mismas no mostraron diferencias significativas en la media de sus rendimientos (numerador), ni en sus varianzas temporales (denominador) (Tabla1). En el caso de la varianza cabe destacar la amplia variabilidad encontrada en cada tratamiento. Más en detalle, las mezclas presentaron suma de varianzas y de covarianzas similares, resaltando también la gran variabilidad observada en cada uno.

#### 4.4.2.2. Especies

La variabilidad temporal de las especies sembradas a lo largo de los 14 momentos de muestreo fue similar en su oferta forrajera (Tabla 2) y cobertura de leguminosas, mientras que la cobertura de Festuca fue diferente entre las mezclas, siendo menor en la mezcla con *P. notatum* en comparación con las restantes dos (Tabla 2). Al comparar la estabilidad entre las gramíneas surge que la Festuca presenta valores de estabilidad más altos que los *Paspalum*.

Tabla 1: Índice de estabilidad temporal ( $\mu/\sigma$ ) y sus componentes, de la cobertura del tapiz vegetal (%C) y forraje disponible (FD) de las especies sembradas de 3 mezclas forrajeras: Mezcla convencional (MC) de Festuca, Trébol blanco y Lotus, MC más *P. dilatatum* (MC+Pd) y MC más *P. notatum* (MC+Pn), utilizando como serie temporal 14 momentos muestreos realizados entre 2010 y 2013. También se presenta el p-valor de la comparación entre las distintas mezclas para cada variable.

	$\mu/\sigma$		$\mu$		$\sigma^2$		$\Sigma$ Varianzas		$\Sigma$ Covarianzas	
	%C	FD	%C	FD	%C	FD	%C	FD	%C	FD
MC	5,0 ± 0,5	2,7 ± 0,5	63 ± 3,8	1,8 ± 0,2	201 ± 27	0,5 ± 0,1	206 ± 81	0,3 ± 0,04	-5 ± 83	0,2 ± 0,07
MC+Pd	5,0 ± 0,7	2,2 ± 0,4	66 ± 1,2	1,8 ± 0,2	169 ± 51	0,7 ± 0,3	304 ± 54	0,6 ± 0,1	-134 ± 99	0,2 ± 0,1
MC+Pn	5,0 ± 1,1	2,2 ± 0,6	65 ± 2,3	1,8 ± 0,1	180 ± 60	0,8 ± 0,4	255 ± 35	0,6 ± 0,2	-75 ± 26	0,2 ± 0,2
p-valor	0,488	0,389	0,284	0,735	0,721	0,46	0,274	0,208	0,201	0,966

Tabla 2: Índice de estabilidad temporal ( $\mu/\sigma$ ) de la cobertura del suelo (%C) y forraje disponible (FD) de las especies sembradas, en 3 mezclas forrajeras: Mezcla convencional (MC) de Festuca, Trébol blanco y Lotus, MC más *P. dilatatum* (MC+Pd) y MC más *P. notatum* (MC+Pn) y sus componentes, utilizando como serie temporal 14 momentos muestreos realizados entre 2010 y 2013. También se presenta el p-valor de la comparación entre las distintas mezclas para cada variable.

	Festuca		T. Blanco		Lotus		<i>Paspalum</i>	
	%C	FD	%C	FD	%C	FD	%C	FD
MC	4,0 ± 0,6	3,1 ± 0,4	1,4 ± 0,6	0,5 ± 0,1	2,0 ± 0,8	1,1 ± 0,3	----	----
MC+Pd	3,4 ± 0,8	2,1 ± 0,3	1,1 ± 0,5	0,5 ± 0,1	1,3 ± 0,3	1,0 ± 0,1	1,6 ± 0,2	1,0 ± 0,2
MC+Pn	4,2 ± 1,8	1,8 ± 0,7	1,0 ± 0,4	0,5 ± 0,2	1,5 ± 0,6	0,9 ± 0,1	2,0 ± 0,2	1,3 ± 0,1
p-valor	0,586	0,061	0,686	0,943	0,42	0,457	0,014	0,167

### **4.4.3. Estabilidad estacional**

#### **4.4.3.1. Mezcla forrajera**

Las mezclas no presentaron diferencias en su estabilidad estacional (Tabla 3). En cuanto a las componentes de la misma, las mezclas con *P. notatum* presentaron una menor cobertura respecto al resto, mientras que no se diferenciaron en su oferta forrajera, en cuanto a su varianza estacional, las mismas fueron similares mostrando una amplia variabilidad en cada tratamiento (Tabla 3). La descomposición de la varianza mostró que tanto la suma de varianzas como la suma de covarianzas fueron similares entre las mezclas, con amplia variabilidad dentro de los tratamientos (Tabla 3).

#### **4.4.3.2. Especies**

La inclusión de *Paspalum* no tuvo efectos sobre la estabilidad estacional de las especies sembradas, mostrando valores similares entre las mezclas (Tabla 4). Se destaca las importantes diferencias en la cobertura de Festuca, pero seguramente su amplia variabilidad impidió determinar la diferencia significativa. Al igual que lo ocurrido cuando se considera la estabilidad temporal, Festuca presentó valores mayores a los obtenidos por los *Paspalum*.

Tabla 3: Índice de estabilidad temporal ( $\mu/\sigma$ ) y sus componentes, de la cobertura del tapiz vegetal (%C) y forraje disponible (FD) de las especies sembradas de 3 mezclas forrajeras: Mezcla convencional (MC) de Festuca, Trébol blanco y Lotus, MC más *P. dilatatum* (MC+Pd) y MC más *P. notatum* (MC+Pn) y sus componentes, utilizando como serie el promedio estacional de los muestreos realizados entre 2010 y 2013. También se presenta el p-valor de la comparación entre las distintas mezclas para cada variable.

	$\mu/\sigma$		$\mu$		$\sigma^2$		$\Sigma$ Varianzas		$\Sigma$ Covarianzas	
	%C	FD	%C	FD	%C	FD	%C	FD	%C	FD
MC	8,2 ± 1,2	4,2 ± 2,2	65 ± 4,5	1,9 ± 0,2	66 ± 26	0,3 ± 0,2	95 ± 58	0,1 ± 0,05	-28 ± 37	0,1 ± 0,1
MC+Pd	10 ± 5,1	3,8 ± 2,0	65 ± 3,6	1,9 ± 0,3	81 ± 97	0,4 ± 0,3	174 ± 54	0,3 ± 0,1	-93 ± 151	0,1 ± 0,2
MC+Pn	4,4 ± 1,2	2,1 ± 0,6	60 ± 4,0	1,7 ± 0,1	204 ± 88	0,7 ± 0,4	175 ± 22	0,4 ± 0,3	29 ± 69	0,3 ± 0,2
p-valor	0,164	0,473	0,039	0,29	0,202	0,369	0,155	0,345	0,347	0,417

Tabla 4: Índice de estabilidad temporal ( $\mu/\sigma$ ) de la cobertura del suelo (%C) y forraje disponible (FD) de las especies sembradas en 3 mezclas forrajeras: Mezcla convencional (MC) de Festuca, Trébol blanco y Lotus, MC más *P. dilatatum* (MC+Pd) y MC más *P. notatum* (MC+Pn) y sus componentes, utilizando como serie el promedio estacional de los muestreos realizados entre 2010 y 2013. También se presenta el p-valor de la comparación entre las distintas mezclas para cada variable.

	Festuca		T. Blanco		Lotus		<i>Paspalum</i>	
	%C	FD	%C	FD	%C	FD	%C	FD
MC	7,0 ± 1,7	5,6 ± 1,9	4,1 ± 4,7	0,7 ± 0,1	3,1 ± 1,3	1,6 ± 0,05	----	----
MC+Pd	7,2 ± 5,8	3,4 ± 0,4	1,3 ± 0,3	0,7 ± 0,03	2,2 ± 0,2	1,5 ± 0,3	1,6 ± 0,1	1,2 ± 0,2
MC+Pn	10,8 ± 1,5	2,7 ± 1,4	1,6 ± 1,0	0,8 ± 0,3	3,0 ± 1,6	1,6 ± 0,2	1,5 ± 0,1	1,3 ± 0,1
p-valor	0,224	0,15	0,433	0,912	0,469	0,573	0,033	0,24

## 4.5. DISCUSIÓN

### 4.5.1. Evolución de las mezclas forrajeras

Las mezclas mostraron una clara tendencia a la disminución de la biomasa presente conforme pasa el tiempo, lo cual es considerado como un fenómeno común por varios autores (Tozer et al., 2011; Macdonald y Matthew, 2011; Formoso, 2007). Además de las contingencias climáticas del período de estudio (Tabla 3, capítulo 2) dicha disminución puede deberse a una baja persistencia de las especies sembradas, principalmente por la fracción leguminosa que alcanzó niveles prácticamente nulos luego de los primeros años (datos no presentados). A diferencia de lo anterior, los registros de cobertura no evidenciaron una disminución del desempeño de las mezclas. Seguramente la cobertura de un tapiz presente cierta independencia con su biomasa, por ejemplo se pueden registrar altas coberturas con bajas biomásas cuando el tapiz presenta una baja altura. O bien otra posibilidad sea la ausencia de nutrientes en el suelo que limita el crecimiento de la pastura.

En cuanto a la disminución hacia finales del período de estudio de la variabilidad entre las mezclas, y de cada mezcla en el tiempo, puede evidenciar que las mismas, como comunidad, hayan alcanzado un equilibrio. Así, sugerimos que este estado represente una posible combinación de densidades que permitan una comunidad estable. De ser así, las futuras mediciones de las mismas serían muy importantes ya que permitirían una mejor determinación de los efectos de la inclusión de gramíneas perennes estivales.

Los cambios de ranking a lo largo del período de estudio pueden ser explicados por contingencias climáticas ocurridas. Hasta mayo 2012 las mezclas con *Paspalum* presentaban mejor desempeño debido a su buena adaptación a los veranos húmedos (Tabla 3, capítulo 2). Sin embargo, como fue explicado en el capítulo 2, la gran disminución en la biomasa y cobertura de las mezclas con *P. notatum* en agosto 2012 seguramente fue debida al elevado registro de heladas

durante ese mes lo cual perjudicó notablemente su desempeño. Luego de este período dicha mezcla permaneció en el último lugar del ranking hasta el siguiente verano, luego del cual presentó valores de biomasa similares al resto de las mezclas y una cobertura intermedia. Posiblemente dicho período fue el necesario para que estas mezclas se recuperaran de un evento climático estresante luego de la inclemencia ocurrida. Las mezclas con *P. dilatatum* no fueron tan afectadas por las heladas en dicha época debido a la mayor presencia de Festuca lo cual permitió un mejor desempeño y recuperación durante el invierno.

Los análisis de regresión, considerando la biomasa presente, confirman lo mencionado por la literatura sobre la disminución de persistencia de las pasturas sembradas (Tozer et al., 2011; Macdonald y Matthew, 2011; Formoso, 2007). Sin embargo la ausencia de respuesta en la cobertura de la mezcla convencional y la mezcla con *P. dilatatum* podría evidenciar una ausencia de recursos que limitan el desarrollo de la pastura. Cabe resaltar que dichos análisis presentan niveles de ajuste muy bajos, posiblemente debido a que este análisis integra tanto efectos de “envejecimiento” de la pastura como posibles efectos climáticos.

#### **4.5.2. Estabilidad de las mezclas forrajeras**

La inclusión de *Paspalum* no generó ningún efecto sobre la estabilidad temporal de las mezclas, cuando la serie temporal incluyó todos los muestreos relevados ni cuando los mismos fueron agrupados en estaciones. El análisis estacional de la estabilidad es muy importante en las mezclas forrajeras ya que la fuerte estabilidad de las mezclas es una de las principales limitantes de la producción ganadera (Formoso, 2007). A su vez, permite un mayor poder de inferencia ya que resume los efectos de cada muestreo y año, ampliando el margen de sus conclusiones. Dicha disminución en los disturbios ambientales generaría que la inclusión de *Paspalum* tenga mayor efecto sobre la estabilidad estacional que sobre la estabilidad de toda la serie de muestreos. De hecho, las mezclas presentan diferencias más abultadas entre sí cuando se considera la estabilidad estacional,

pero la amplia variabilidad dentro de cada tratamiento no permitió su significancia estadística.

Si bien no encontramos antecedentes que apliquen indicadores cuantitativos al estudio de la estabilidad de mezclas forrajeras de interés productivos, otras investigaciones sostienen que la inclusión de *Paspalum* permite una oferta forrajera más homogénea al aumentar la producción estival, permitiendo valores similares entre los momentos de muestreos considerados (Acosta et al., 1996; Garcia, 1995; Acosta et al., 1994; Santiñaque, 1979). Sin embargo la ausencia de índices limita la comparación y discusión de los resultados, reduciéndose a la comparación de la oferta forrajera en las distintas estaciones. Esta discusión fue hecha en el capítulo 2 de la presente investigación y no será desarrollada. Otro beneficio de la utilización de dicho índice es que permite compara la estabilidad entre distintas especies. En tal caso se destaca que *Festuca* presentó estabilidades temporales y estacionales mayores a las obtenidas por *Paspalum*. Esto puede deberse a que las gramíneas perennes estivales respondieron más rápidamente a las condiciones favorables luego del verano pero fueron muy afectada por el muestreo de invierno cuando las condiciones adversas y las sucesivas heladas disminuyeron notablemente su desempeño. En efecto, dichas alteraciones generaron una mayor amplitud desde su media, aumentando su variabilidad y disminuyendo, por consiguiente, su estabilidad.

Si bien la relación positiva entre la diversidad y estabilidad es ampliamente probada, entender los mecanismos detrás de esta relación permitiría determinar cuáles fueron las posibles causas de la ausencia de efectos de la inclusión de *Paspalum*. Comunidades con más especies presentarán un rango más amplio de respuesta al ambiente, aumentando la probabilidad de compensación en la dinámica de crecimiento de sus especies (*insurance effect*, Yachi y Loreau, 1999) Los principales mecanismos detrás de esta relación son *i) asincronía de las especies en respuesta a las fluctuaciones ambientales ii) diferencias en la velocidad a la que las*

*especies responden a perturbaciones y iii) baja intensidad de competencia* (Loreau y de Mazancourt, 2013). Según dichos autores los dos primeros tratan sobre dos vías de complementariedad en que las especies pueden responder a variaciones internas y externas. El primero trata sobre los óptimos de crecimiento que las especies presentan en determinados rangos de condiciones, estas diferencias en sus nichos permiten la asincronía en las fluctuaciones ambientales, lo cual conduce a la asincronía en la dinámica de las poblaciones. El segundo está basado en las diferentes tasas de crecimiento que presentan las especies frente a perturbaciones ambientales, las cuales tienden a favorecer la asincronía de la población (Fowler, 2009; Rooney et al., 2006). De esta manera, por tratarse de la inclusión de una gramínea perenne estival en una comunidad integrada por especies de clima templado, la inclusión de *Paspalum* cumplía, *a priori*, con dos de los mecanismos; Complementariedad de nichos y Asincronía, empíricamente probados de ser fuertes directrices de la relación diversidad-estabilidad (Tracy y Sanderson, 2004b, Ives et al., 2000). Sin embargo dichos efectos pueden quedar sin efecto si la adición de la nueva especie aumenta las fuerzas de competencia. La misma es considerada como la interacción inter-específica con mayor efecto en la relación de la diversidad-funcionamiento ecosistémico (Hillebrand et al., 2008). Hughes y Roughgarden (2000) sostienen que considerar el tipo de interacción entre las especies puede cambiar la dirección en que la diversidad afecta la estabilidad, ya que las interacciones entre ellas afectan la relación entre la diversidad y la biomasa de la comunidad, lo cual termina afectado la estabilidad de la misma. Fuertes interacciones conducen al desplazamiento de una especie por otra y puede tener efectos drásticos sobre la estabilidad, si fallan en alternar sus dominancias con las fluctuaciones ambientales (Doak et al., 1998).

Por su parte la comparación de los componentes del índice de estabilidad indican que la inclusión de *Paspalum* no potenció ninguno de los mecanismos involucrados en la relación positiva diversidad-estabilidad, lo cual también coloca a la competencia y posterior desplazamiento de especies como principal directriz de

dicha relación. La media temporal y estacional de la oferta forrajera y cobertura de tapiz vegetal fueron similares entre las mezclas. La competencia entre especies evita fenómenos de *overyielding* al contraer las interacciones positivas entre las especies encargadas de aumentar la producción (Sasaki y Lauenroth, 2011). En la mayoría de los casos, la suma de varianzas y covarianzas tuvieron tendencias opuestas. La suma de varianzas tuvo una tendencia no esperada al ser la mezcla convencional la que presentó menor suma de varianzas y las mezclas con *P. notatum* mayor. Por su parte la suma de covarianzas se comportó de acuerdo a lo esperado con valores generalmente menores (más negativos) en las mezclas con *P. dilatatum* y similares entre las restantes dos mezclas, sin embargo dichas diferencias no fueron tan importantes como para generar notorias diferencias en la estabilidad. En la misma línea, Hughes y Roughgarden, (2000) sostienen que fenómenos de competencia pueden alterar las covarianzas entre las especies diluyendo su efecto sobre la estabilidad. De esta manera, la competencia ejercida por las gramíneas perennes estivales sobre las especies presentes puede ser la causante de la ausencia de sus efectos positivos sobre la estabilidad. En particular, en el capítulo 2 se pone en evidencia esta idea, al mostrar que la abundancia de festuca fue significativamente menor en mezclas con *Paspalum*.

#### 4.6. CONCLUSIÓN

El presente capítulo utiliza índices de estabilidad novedosos para la investigación agronómica regional y resalta su importancia para permitir la comparación con otras investigaciones y un acercamiento más profundo de los mecanismos involucrados detrás de las observaciones. De esta manera, destaca la importancia de las interacciones entre especies como directrices de la relación entre la diversidad y la estabilidad. Las mismas resultaron ser más importantes que los efectos vinculados al aumento en el número de especies, sus características funcionales y su complementariedad, en tiempo y espacio. A su vez, esto puede comprometer el desempeño a futuro ya que estas comunidades adquieren la

estabilidad de la especie dominante. En nuestro caso si las estivales terminan por desplazar a las templadas resultaría en una mezcla con buenos rendimientos estivales y un déficit invernal de oferta forrajera.

#### 4.7. BIBLIOGRAFÍA

- Acosta GL, Deregibus VA, Zucchini F.** 1994. Pasto miel en pasturas. 1 Efecto sobre la producción forrajera. *Revista Argentina de Produccion Animal*. 14(3): 175–185.
- Acosta GL, Deregibus VA, Hammar Aldatz R.** 1996. Inclusion de Pasto miel en pasturas. 2 Efecto sobre el valor nutritivo. *Revista Argentina de Produccion Animal*. 16(2): 157–167.
- Campbell BD, Mitchell ND, Field TRO.** 1999. Climate profiles of temperate C 3 and subtropical C 4 species in New Zealand pastures. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 42(3): 223–233.
- Carámbula M.** 2004. Pasturas y forrajes: manejo, persistencia y renovación de pasturas. Tomo III, Montevideo: Hemisferio Sur, 357p.
- Doak D, Bigger D, Harding E.** 1998. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *The American Naturalist*. 151(3): 264–276.
- Elton CS.** 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Chicago: The University of Chicago Press. 196p.
- Formoso F.** 2007. Producción de pasturas sembradas en directa, puras o asociadas a trigo. En: Formoso F. [Ed.]. Manual para la siembra directa. Montevideo: INIA (Serie Técnica N° 161). pp. 95 - 118.
- Fowler MS.** 2009. Increasing community size and connectance can increase stability in competitive communities. *Journal of theoretical biology*. 258(2): 179–88.

- Frankow-Lindberg BE, Halling M, Höglind M, Forkman J.** 2009. Yield and stability of yield of single- and multi-clover grass-clover swards in two contrasting temperate environments. *Grass and Forage Science*. 64(3): 236–245.
- Garcia J.** 1995. Performance de distintas mezclas. En: García J. [Ed.]. Gramillas y Praderas. Montevideo: INIA (Serie Técnica N° 67). pp. 3 - 5.
- Garcia SC, Fulkerson WJ, Brookes SU.** 2008. Dry matter production, nutritive value and efficiency of nutrient utilization of a complementary forage rotation compared to a grass pasture system. *Grass and Forage Science*. 63(3): 284–300.
- Griffin JN, Méndez V, Johnson AF, Jenkins SR, Foggo A.** 2009. Functional diversity predicts overyielding effect of species combination on primary productivity. *Oikos*. 118(1): 37–44.
- Grimm V, Wissel C.** 1997. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia*. 109(3): 323–334.
- Hillebrand H, Bennett D, Cadotte M.** 2008. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology*. 89(6): 1510–1520.
- Hughes J, Roughgarden J.** 2000. Species Diversity and Biomass Stability. *The American naturalist*. 155(5): 618–627.
- Ives a. R, Klug JL, Gross K.** 2000. Stability and species richness in complex communities. *Ecology Letters*. 3(5): 399–411.
- Ives AR, Carpenter SR.** 2007. Stability and diversity of ecosystems. *Science*. 317(5834): 58–62.

- Johnson KH, Vogt K., Clark HJ, Schmitz OJ, Vogt DJ.** 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 11: 372 – 377.
- Kremen C.** 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology letters.* 8(5): 468–79.
- Lehman CL, Tilman D.** 2000. Biodiversity, Stability, and Productivity in Competitive Communities. *The American Naturalist.* 156(5): 534–552.
- Loreau M, de Mazancourt C.** 2013. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology letters.* 16: 106–15.
- Macdonald K, Matthew C.** 2011. Dairy farm systems to aid persistence. *Pasture persistence - Grassland Research and Practice Series*, 15: 199–210.
- May RM.** 1974. *Stability and Complexity in Model Ecosystems* 2nd ed. ed. R. May, Princeton, N.J.: Princeton University Press, p.
- Omer RM, Hester a. J, Gordon IJ, Swaine MD, Raffique SM.** 2006. Seasonal changes in pasture biomass, production and offtake under the transhumance system in northern Pakistan. *Journal of Arid Environments.* 67(4): 641–660.
- Ospina S, Rusch GM, Pezo D, Casanoves F, Sinclair FL.** 2012. More stable productivity of semi natural grasslands than sown pastures in a seasonally dry climate. *PloS one.* 7(5): 1–9.
- Pimm SL.** 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature.* 307(5949): 321–326.
- Polley HW, Isbell FI, Wilsey BJ.** 2013. Plant functional traits improve diversity-based predictions of temporal stability of grassland productivity. *Oikos.* 122(9): 1275–1282.

- Pontes L, Carrere P.** 2007. Seasonal productivity and nutritive value of temperate grasses found in semi-natural pastures in Europe: responses to cutting frequency and N supply. *Grass and Forage Science*. 62: 485–496.
- Proulx R, Wirth C, Voigt W, Weigelt A, Roscher C, Attinger S, Baade J, Barnard RL, Buchmann N, Buscot F, Eisenhauer N, Fischer M, Gleixner G, Halle S, Hildebrandt A, Kowalski E, Kuu A, Lange M, Milcu A, Niklaus P a, Oelmann Y, Rosenkranz S, Sabais A, Scherber C, Scherer-Lorenzen M, Scheu S, Schulze E-D, Schumacher J, Schwichtenberg G, Soussana J-F, Temperton VM, Weisser WW, Wilcke W, Schmid B.** 2010. Diversity promotes temporal stability across levels of ecosystem organization in experimental grasslands. *PloS one*. 5(10): e13382.
- Rooney N, McCann K, Gellner G, Moore JC.** 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature*. 442(7100): 265–9.
- Roscher C, Schumacher J, Gubsch M, Lipowsky A, Weigelt A, Buchmann N, Schmid B, Schulze E-D.** 2012. Using plant functional traits to explain diversity-productivity relationships. *PloS one*. 7(5): e36760.
- Van Ruijven J, Berendse F.** 2007. Contrasting effects of diversity on the temporal stability of plant populations. *Oikos*. 116(8): 1323–1330.
- Santiñaque F.** 1979. Estudios sobre la productividad y comportamiento de distintas mezclas forrajeras. [Tesis Ing. Agr.] Montevideo: Universidad de la República. 86p.
- Santiñaque F, Carambula M.** 1981. Productividad y comportamiento de distintas mezclas forrajeras. *Investigaciones Agronómicas*. 2: 16–21.
- Sasaki T, Lauenroth WK.** 2011. Dominant species, rather than diversity, regulates temporal stability of plant communities. *Oecologia*. 166(3): 761–8.

- Smeal D, O'Neill MK, Arnold RN.** 2005. Forage production of cool season pasture grasses as related to irrigation. *Agricultural Water Management*. 76(3): 224–236.
- Tilman D.** 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: Perspectives. *Ecology*. 80(5): 1455–1474.
- Tilman D, Lehman CL, Thomson KT.** 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 94(5): 1857–61.
- Tilman D, Reich PB, Knops JMH.** 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*. 441(7093): 629–32.
- Tozer K, Bourdôt GW, Edwards GR.** 2011. What factors lead to poor pasture persistence and weed ingress ? *Pasture persistence - Grassland Research and Practice Series*. 15: 129–138.
- Tracy BF, Sanderson M.** 2004a. Productivity and stability relationships in mowed pasture communities of varying species composition. *Crop science*. 44: 2180–2186.
- Tracy BF, Sanderson M.** 2004b. Forage productivity, species evenness and weed invasion in pasture communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 102(2): 175–183.
- Yachi S, Loreau M.** 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 96(February): 1463–1468.

## **5. SÍNTESIS Y CONCLUSIONES**

La inclusión de una especie en el conjunto de especies a sembrar debe involucrar diversos enfoques, no sólo el aspecto productivo si no también la distribución de forraje anual, las posibles interacciones con otras especies y sus impactos ambientales. Cuando se analiza el desempeño de las pasturas, su estimación a través del forraje disponible suele ser de las más utilizadas, sin embargo, la cobertura del suelo por el tapiz vegetal brinda otra estimación para el desempeño de una pastura, más sensible a los cambios ambientales que puede permitir mejor precisión. Por otro lado, no sólo es importante la biomasa acumulada por una pastura sino también como la misma se distribuye en el año. Así, cuanto más homogénea sea la producción, más confiable será su oferta forrajera. La presente investigación propone la utilización de un índice para su estimación que, además permite un acercamiento a las hipótesis que pueden dirigir dichos cambios en la estabilidad al aumentar la diversidad.

Tan importante como los efectos positivos que la inclusión de una nueva especie puede tener en el rendimiento de una pastura, son los posibles efectos negativos que la misma puede acarrear. En particular, interacciones negativas con otras especies, como competencia puede perjudicar notablemente el desempeño de la comunidad. En la misma línea, una distribución homogénea de la abundancia de las especies sembradas puede potenciar dichos rendimientos.

Los rendimientos de una pastura, así como los beneficios de la inclusión de otras especies serán potenciados cuando las especies se distribuyan en el terreno de forma homogénea. En el caso de pasturas dominadas por una especie, como lo fue la gramínea invernal en nuestra investigación, su producción será notoriamente dependiente de la sensibilidad de la especie a las condiciones climáticas, minimizando los beneficios de las otras especies debido a su baja representación en la mezcla, como ser la fijación de nitrógeno por parte de las leguminosas y la producción estival por parte de *Paspalum*. En efecto, el manejo de las pasturas para

favorecer el desarrollo de todas las especies involucradas debe ser también considerado como primordial en los sistemas ganaderos

La inclusión de especies del género *Paspalum* como componente estival de pasturas integradas por gramíneas y leguminosas templadas, mostró diferentes comportamientos según la especie considerada. En general, las mezclas con *Paspalum* presentaron una oferta forrajera similar entre ellas y a la mezcla convencional, sin embargo las mezclas con *P. notatum* tuvieron una mayor cobertura otoñal y un bajo desempeño invernal. Por su parte, si bien la inclusión de *P. dilatatum* no produjo grandes incrementos de forraje, su baja interacción con la gramínea invernal permitió una mezcla menos susceptible a las condiciones de las oscilaciones estacionales. Se sugiere que el denso tapiz generado por las plantas de *P. notatum* posibilitaría buenos rendimientos en las épocas cálidas pero bajos rendimientos en la estación fría debido a la exclusión del componente gramíneas invernales. De esta manera especies con habilidades competitivas moderadas, como *P. dilatatum*, pueden tener un rol primordial en las pasturas al aumentar la producción en momentos claves sin perjudicar el desempeño en el resto de las estaciones. Finalizando, en vistas de que la alta variabilidad registrada fue de las principales limitantes para la inferencia de los análisis desarrollados, se recomienda para futuras investigaciones aumentar el número de repeticiones del ensayo con el fin de aumentar su precisión.

## **6. BIBLIOGRAFÍA**

- Acosta GL, Deregibus VA, Zucchini F. 1994. Pasto miel en pasturas. 1 Efecto sobre la producción forrajera. Revista Argentina de Produccion Animal, 14(3): 175–185.
- Acosta GL, Deregibus VA, Hammar-Aldatz R. 1996. Inclusion de Pasto miel en pasturas. 2 Efecto sobre el valor nutritivo. Revista Argentina de Produccion Animal, 16(2): 157–167.
- Bennett HW. 1941. Pastures in Mississippi. Mississippi State College Agric. Exp. Station, 356.

- Brazendale R, Bryant J. 2011. Pasture persistence: how much is it worth. Pasture persistence - Grassland Research and Practice Series, 15: 3–6.
- Byers J, Noonburg E. 2003. Scale dependent effects of biotic resistance to biological invasion. *Ecology*, 84(6): 1428–1433.
- Campbell BD, Wardle DA, Woods PW, Field TRO. 1996. Ecology of subtropical grasses in temperate pastures : an overview. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association*, 57: 189–197.
- Campbell BD, Mitchell ND, Field TRO. 1999. Climate profiles of temperate C 3 and subtropical C 4 species in New Zealand pastures. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 42(3): 223–233.
- Carámbula M. 2004. *Pasturas y forrajes; manejo, persistencia y renovación de pasturas. Tomo III*, Montevideo, Uruguay: Hemisferio Sur. 368.
- Colman RL. 1971. Quantity of pastures and forage crops for dairy production in the tropical regions of australia. *Tropical Grasslands*, 5(3): 181–194.
- Connolly J, Finn JA, Black AD, Kirwan L, Brophy C, Lüscher A. 2009. Effects of multi-species swards on dry matter production and the incidence of unsown species at three Irish sites. *Irish Journal of Agricultural and Food Research*, 48: 243–260.
- Crawley MJ, Harral JE. 2001. Scale dependence in plant biodiversity. *Science*, 291(5505): 864–868.
- Da Costa D, Scheffer-basso SM, Favero D, Fontaneli RS. 2003. Caracterização Morfofisiológica e Agronômica de *Paspalum dilatatum* Poir . Biótipo Virasoro e *Festuca arundinacea* Schreb . 2 . Disponibilidade de Forragem e Valor Nutritivo. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 23(5): 1061–1067.
- Daly MJ, Fraser T, Perkins A, Moffat CM. 1999. Farmer perceptions of reasons for perennial pasture persistence and the relationship of these with management practice, species composition, and soil fertility. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association*, 61: 9–15.
- Dear B, Ewing M. 2008. The search for new pasture plants to achieve more sustainable production systems in southern Australia. *Animal Production Science*, 48(4): 387–396.
- Díaz S, Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11): 646–655.

- Doak D, Bigger D, Harding E. 1998. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *The American Naturalist*, 151(3): 264–276.
- Elton CS. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants* ed. C. S. Elton, Chicago: The University of Chicago Press, p.
- Fachinetto JM, Schneider R, Hubber KGC, Dall’Agnol M. 2012. Avaliação agronômica e análise da persistência em uma coleção de acessos de *Paspalum notatum* Flüge (Poaceae). *Revista Brasileira de Ciências Agrárias - Brazilian Journal of Agricultural Sciences*, 7(1): 189–195.
- Formoso F. 2007. Producción de pasturas sembradas en directa, puras o asociadas a trigo. En: Formoso F. [Ed.]. *Manual para la siembra directa*. Montevideo: INIA (Serie Técnica N° 161). pp. 95 - 118.
- Formoso F. 2011. Forrajeras y leguminosas del forraje . Efectos del estrés ambiental e interferencia de gramilla (*Cynodon dactylon*, (L) PERS.) En: Formoso F. [Ed.]. *Producción estacional y anual de forraje de 113 mezclas forrajeras y seis leguminosas puras sembradas en directa en suelo de textura pesada*. Montevideo: INIA (Serie Técnica N° 188). pp. 11 - 80.
- Fowler MS. 2009. Increasing community size and connectance can increase stability in competitive communities. *Journal of theoretical biology*, 258(2): 179–88.
- Frankow-Lindberg BE, Halling M, Höglind M, Forkman J. 2009. Yield and stability of yield of single- and multi-clover grass-clover swards in two contrasting temperate environments. *Grass and Forage Science*, 64(3): 236–245.
- García J. 1995. Performance de distintas mezclas. En: García J. [Ed.]. *Gramillas y Praderas*. Montevideo: INIA (Serie Técnica N° 67). pp. 3 - 5.
- García SC, Fulkerson WJ, Brookes SU. 2008. Dry matter production, nutritive value and efficiency of nutrient utilization of a complementary forage rotation compared to a grass pasture system. *Grass and Forage Science*, 63(3): 284–300.
- González P, Astigarraga L. 2012. Productividad de vacas lecheras en pasturas de Festuca o de Dactylis. *Agrociencia*, 16: 160–165.
- Griffin JN, Méndez V, Johnson AF, Jenkins SR, Foggo A. 2009. Functional diversity predicts overyielding effect of species combination on primary productivity. *Oikos*, 118(1): 37–44.

- Grimm V, Wissel C. 1997. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia*, 109(3): 323–334.
- Harris G. 1970. What is a “grass weed”? Proceedings 23rd NZ Weed Pest Control Conf., 23: 47–50.
- Hillebrand H, Bennett D, Cadotte M. 2008. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology*, 89(6): 1510–1520.
- Hughes J, Roughgarden J. 2000. Species Diversity and Biomass Stability. *The American naturalist*, 155(5): 618–627.
- Ives AR, Klug JL, Gross K. 2000. Stability and species richness in complex communities. *Ecology Letters*, 3(5): 399–411.
- Ives AR, Carpenter SR. 2007. Stability and diversity of ecosystems. *Science*, 317(5834): 58–62.
- Johnson KH, Vogt K., Clark HJ, Schmitz OJ, Vogt DJ. 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends Ecol. Evol*, 11: 372 – 377.
- Jung HG, Allen MS. 1995. Characteristics of plant cell walls affecting intake and digestibility of forages by ruminants. *Journal of animal science*, 73(9): 2774–90.
- Kelly S, Smith E, Brazendale R. 2011. Pasture Renewal in the Waikato and Bay of Plenty regions: An overview of farmer practice, experience and attitudes. *Pasture persistence - Grassland Research and Practice Series*, 15: 21–24.
- Kirwan L, Lüscher A, Sebastià MT, Finn JA, Collins RP, Porqueddu C, Helgadottir A, Baadshaug OH, Brophy C, Coran C, Dalmanndóttir S, Delgado I, Elgersma A, Fothergill M, Frankow-Lindberg BE, Golinski P, Grieu P, Gustavsson AM, Höglind M, Huguenin-Elie O, Iliadis C, Jørgensen M, Kadziuliene Z, Karyotis T, Lunnan T, Malengier M, Maltoni S, Meyer V, Nyfeler D, Nykanen-Kurki P, Parente J, Smit HJ, Thumm U, Connolly J. 2007. Evenness drives consistent diversity effects in intensive grassland systems across 28 European sites. *Journal of Ecology*, 95(3): 530–539.
- Kremen C. 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology letters*, 8(5): 468–79.

- Kretschmer AE, Brolmann JB, Snyder GH, Gascho GJ. 1973. Production of Six Tropical Legumes Each in Combination with Three Tropical Grasses in Florida. *Agronomy Journal*, 65(6): 890.
- Lehman CL, Tilman D. 2000. Biodiversity, Stability, and Productivity in Competitive Communities. *The American Naturalist*, 156(5): 534–552.
- Loreau M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 91(1): 3–17.
- Loreau M, de Mazancourt C. 2013. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology letters*, 16 Suppl 1(Loreau 2010): 106–15.
- Macdonald K, Matthew C. 2011. Dairy farm systems to aid persistence. *Pasture persistence - Grassland Research and Practice Series*, 15: 199–210.
- Mattingly BW, Hewlate R, Reynolds LH. 2007. Species evenness and invasion resistance of experimental grassland communities. *Oikos*, 116(7): 1164–1170.
- May RM. 1974. *Stability and Complexity in Model Ecosystems* 2nd ed. ed. R. May, Princeton, N.J.: Princeton University Press, p.
- Moliterno E. 2000. Caracterización de la producción inicial de diversas mezclas forrajeras. *Agrociencia*, 4(1): 31–49.
- Mouillot D, Villéger S, Scherer-Lorenzen M, Mason NWH. 2011. Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PloS one*, 6(3): e17476.
- Muir JP, Pitman WD, Foster JL. 2011. Sustainable, low-input, warm-season, grass-legume grassland mixtures: mission (nearly) impossible? *Grass and Forage Science*, 66(3): 301–315.
- Olson L. 2006. The economics of terrestrial invasive species: a review of the literature. *Agricultural and Resource Economics Review*, 1(April): 178–194.
- Omer RM, Hester a. J, Gordon IJ, Swaine MD, Raffique SM. 2006. Seasonal changes in pasture biomass, production and offtake under the transhumance system in northern Pakistan. *Journal of Arid Environments*, 67(4): 641–660.
- Ospina S, Rusch GM, Pezo D, Casanoves F, Sinclair FL. 2012. More stable productivity of semi natural grasslands than sown pastures in a seasonally dry climate. *PloS one*, 7(5): 1–9.

- Panetta FD, Wardle DA. 1992. Gap size and regeneration in a New Zealand dairy pasture. *Austral Ecology*, 17(2): 169–175.
- Papadopoulos YA, McElroy MS, Fillmore SAE, McRae KB, Duyinsveld JL, Fredeen AH. 2012. Sward complexity and grass species composition affect the performance of grass-white clover pasture mixtures. *Canadian Journal of Plant Science*, 92(6): 1199–1205.
- Parsons a. J, Edwards GR, Newton PCD, Chapman DF, Caradus JR, Rasmussen S, Rowarth JS. 2011. Past lessons and future prospects: plant breeding for yield and persistence in cool-temperate pastures. *Grass and Forage Science*, 66(2): 153–172.
- Pearcy RW, Ehleringer J. 1984. Comparative ecophysiology of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *Plant, Cell and Environment*, 7(1): 1–13.
- Peeters A, Parente G, Gall A Le. 2006. Temperate legumes: key species for sustainable temperate mixtures. *Grassland Science in Europe*, 11(2002): 205–220.
- Picasso VD, Brummer EC, Liebman M, Dixon PM, Wilsey BJ. 2008. Crop Species Diversity Affects Productivity and Weed Suppression in Perennial Polycultures under Two Management Strategies. *Crop Science*, 48(1): 331.
- Pimentel D, Lach L, Zuniga R, Morrison D. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, 50(1):
- Pimm SL. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307(5949): 321–326.
- Pizarro E. 2000. Potencial forrajero del género *Paspalum*. *Pasturas Tropicales*, 22(1): 38–45.
- Polley HW, Isbell FI, Wilsey BJ. 2013. Plant functional traits improve diversity-based predictions of temporal stability of grassland productivity. *Oikos*, 122(9): 1275–1282.
- Pontes L, Carrere P. 2007. Seasonal productivity and nutritive value of temperate grasses found in semi-natural pastures in Europe: responses to cutting frequency and N supply. *Grass and Forage Science*, 62: 485–496.
- Proulx R, Wirth C, Voigt W, Weigelt A, Roscher C, Attinger S, Baade J, Barnard RL, Buchmann N, Buscot F, Eisenhauer N, Fischer M, Gleixner G, Halle S, Hildebrandt A, Kowalski E, Kuu A, Lange M, Milcu A, Niklaus P a, Oelmann Y,

- Rosenkranz S, Sabais A, Scherber C, Scherer-Lorenzen M, Scheu S, Schulze E-D, Schumacher J, Schwichtenberg G, Soussana J-F, Temperton VM, Weisser WW, Wilcke W, Schmid B. 2010. Diversity promotes temporal stability across levels of ecosystem organization in experimental grasslands. *PloS one*, 5(10): e13382.
- R Development Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Redfearn DD, Nelson CJ. 2003. Grasses for southern areas. In *Forages: An Introduction to Grassland Agriculture* (eds. R. . Barnes, C. J. Nelson, M. Collins, & K. J. Moore), pp. 153–154. , Ames, IA.
- Rios A, Giménez A. 1992. Ecofisiología de malezas. *Revista INIA Investigación Agronómica*, 1(2): 157–166.
- Rooney N, McCann K, Gellner G, Moore JC. 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature*, 442(7100): 265–9.
- Roscher C, Schumacher J, Gubsch M, Lipowsky A, Weigelt A, Buchmann N, Schmid B, Schulze E-D. 2012. Using plant functional traits to explain diversity-productivity relationships. *PloS one*, 7(5): e36760.
- Rosengurtt B, Arrillaga de Maffei BR, Izaguirre de Artucio P. 1970. *Gramíneas uruguayas*, Montevideo, Uruguay: Universidad de la República,p.
- Sanderson M, Skinner R, Barker D. 2004. Plant species diversity and management of temperate forage and grazing land ecosystems. *Crop Science*, 44: 1132–1144.
- Santiñaque F. 1979. *Estudios sobre la productividad y comportamiento de distintas mezclas forrajeras*. UdelaR,p.
- Santiñaque F, Carambula M. 1981. Productividad y comportamiento de distintas mezclas forrajeras. *Investigaciones Agronómicas*, 2: 16–21.
- Sasaki T, Lauenroth WK. 2011. Dominant species, rather than diversity, regulates temporal stability of plant communities. *Oecologia*, 166(3): 761–8.
- Sleugh B, Moore KJ, George JR, Brummer EC. 2000. Binary Legume–Grass Mixtures Improve Forage Yield, Quality, and Seasonal Distribution. *Agronomy Journal*, 92(1): 24.
- Smeal D, O’Neill MK, Arnold RN. 2005. Forage production of cool season pasture grasses as related to irrigation. *Agricultural Water Management*, 76(3): 224–236.

- Stubbs WJ, Bastow WJ. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92(4): 557–567.
- Tilman D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: Perspectives. *Ecology*, 80(5): 1455–1474.
- Tilman D, Lehman CL, Thomson KT. 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(5): 1857–61.
- Tilman D, Reich PB, Knops JMH. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 441(7093): 629–32.
- Tozer K, Cameron C, Thom E. 2011a. Pasture persistence: farmer observations and field measurements. *Pasture persistence - Grassland Research and Practice Series*, 15: 25–30.
- Tozer KN, Bourdôt GW, Edwards GR. 2011b. What factors lead to poor pasture persistence and weed ingress ? *Pasture persistence - Grassland Research and Practice Series*, 15: 129–138.
- Tracy BF, Sanderson M. 2004a. Productivity and stability relationships in mowed pasture communities of varying species composition. *Crop science*, 44: 2180–2186.
- Tracy BF, Sanderson M. 2004b. Forage productivity, species evenness and weed invasion in pasture communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 102(2): 175–183.
- Tracy BF, Renne IJ, Gerrish J, Sanderson M. 2004. Effects of plant diversity on invasion of weed species in experimental pasture communities. *Basic and Applied Ecology*, 5(6): 543–550.
- Van Ruijven J, Berendse F. 2007. Contrasting effects of diversity on the temporal stability of plant populations. *Oikos*, 116(8): 1323–1330.
- Venuto BC, Burson BL, Hussey MA, Redfearn DD, Wyatt WE, Brown LP. 1991. Forage Yield, Nutritive Value, and Grazing Tolerance of Dallisgrass Biotypes. *Crop Science*, 43: 295–301.
- Watkinson AR, Ormerod SJ. 2001. Grasslands, grazing and biodiversity: editors' introduction. *Journal of Applied Ecology*, 38(2): 233–237.

- Wilsey B, Potvin C. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: importance of species evenness in an old field. *Ecology*, 81(4): 887.
- Wilsey B, Polley H. 2002. Reductions in grassland species evenness increase dicot seedling invasion and spittle bug infestation. *Ecology Letters*, 5(5): 676–684.
- Yachi S, Loreau M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(February): 1463–1468.