

Comparación de indicadores autoecológicos en dinámica de crecimiento de *Festuca dolichophylla* (Presl, 1830) y *Festuca humilior* (Nees & Meyen, 1841)

Comparison of autoecological indicators in growth dynamics of *Festuca dolichophylla* (Presl, 1830) and *Festuca humilior* (Nees & Meyen, 1841)

Fritz Trillo Zárate^{1,3}, Jimny Nuñez Delgado¹, Lucrecia Aguirre Terrazas²,
Cecilio Barrantes Campos², Enrique Flores Mariazza²

RESUMEN

El objetivo del estudio fue comparar el crecimiento, acumulación de biomasa, dinámica de macollamiento y comportamiento hídrico de *Festuca dolichophylla* (Presl, 1830) (*fedo*) y *Festuca humilior* (Nees & Meyen, 1841) (*fehu*). El estudio se realizó en pajonales de condición buena en la sierra peruana a una altitud de 4186 msnm. Se utilizó un modelo con efectos fijos: especie y mes, y un efecto aleatorio: edad pos-plantación. *fedo* evidenció mayor altura a la hoja bandera con 29.66 ± 0.56 cm y volumen de mata con 993.88 ± 44.34 cm³, en tanto que *fehu* evidenció una mayor proporción de floración con $35.71 \pm 1.84\%$. Ambas especies tuvieron similar cantidad de macollos basales. En marzo-2016 se evidenció el pico más alto de humedad volumétrica del suelo (20 cm) con $57.37 \pm 0.78\%$, mientras que en setiembre-2016 fue el pico más bajo con $13.86 \pm 0.83\%$. En diciembre-2016 se evidenciaron los picos más altos de transpiración con $92-95$ mmol m⁻² s⁻¹, mientras el pico más bajo fue en julio-2016 con $24-27$ mmol m⁻² s⁻¹. El mayor crecimiento y acumulación de biomasa lo tuvo *fedo*, posiblemente debido a que su estrategia adaptativa es la ocupación del espacio. La mayor proporción de floración lo tuvo *fehu*, donde posiblemente la floración persistente sea su estrategia adaptativa. La tasa de transpiración en *fedo* y *fehu* fueron similares y menores a otras especies en pajonales semiáridos, demostrando ser más eficientes en la estrategia adaptativa del uso del agua.

Palabras clave: biomasa, comportamiento hídrico, macollos, pajonales, transpiración

¹ Laboratorio de Ecología y Utilización de Pastizales, Facultad de Zootecnia, Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Perú

² Departamento de Producción Animal, Facultad de Zootecnia, Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Perú

³ E-mail: frillo@lamolina.edu.pe

Recibido: 16 de diciembre de 2019

Aceptado para publicación: 15 de julio de 2020

Publicado: 29 de septiembre de 2020

ABSTRACT

The aim of this study was to compare the growth, biomass accumulation, tillering dynamics and water behavior of *Festuca dolichophylla* (Presl, 1830) (*fedo*) and *Festuca humilior* (Nees y Meyen, 1841) (*fehu*). The study was carried out in grasslands of good condition in the Peruvian highlands at an altitude of 4186 m. The model included species and month as fixed effects, and age post-planting as a random effect. *fedo* evidenced a greater height to the flag leaf with 29.66 ± 0.56 cm and volume of grass with 993.88 ± 44.34 cm³, while *fehu* evidenced a greater proportion of flowering with $35.71 \pm 1.84\%$. Both species had a similar quantity of basal tillers. In March-2016 the highest peak of volumetric soil moisture (20 cm) with $57.37 \pm 0.78\%$ was evidenced, while in September-2016 it was the lowest peak with $13.86 \pm 0.83\%$. In December-2016, the highest transpiration peaks were evident with $92-95$ mmol m⁻² s⁻¹, while the lowest peak was in July-2016 with $24-27$ mmol m⁻² s⁻¹. *fedo* had the greatest growth and accumulation of biomass, possibly its adaptive strategy is space occupation. *fehu* had the highest flowering rate, where persistent flowering is possibly because its adaptive strategy. The transpiration rate in *fedo* and *fehu* was similar and lower than other species in semi-arid grasslands, proving to be more efficient in the adaptive strategy of water use.

Key words: biomass, water behavior, tillers, grasslands, transpiration

INTRODUCCIÓN

La diversidad morfológica, fisiológica, ciclos de vida y crecimiento de las plantas se relacionan con la disponibilidad de agua, luz, temperatura y nutrientes (Mordecai, 2012; Stewart y Verma, 2012). La variación de la textura del suelo causa la diversidad en la composición florística, a través de la regulación hídrica y la disponibilidad de nutrientes (Hogg, 1997; Anderson y Talbot, 2006; Weng y Luo, 2008).

Las precipitaciones en los trópicos (temperaturas >20 °C) mantienen la humedad del suelo, promoviendo el crecimiento de la vegetación. La disponibilidad de nutrientes en suelos tropicales se da por su biota y actividad del complejo de cambio (Zaller y Arnone, 1999; Cheng *et al.*, 2002; Laporte *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2004; Wang *et al.*, 2006; Bell *et al.*, 2009).

La fenología de gramíneas se vincula a la disponibilidad de agua, delimitando su espacio y tiempo de ocupación (George *et al.*, 1985). El cambio climático promueve sequías episódicas, disminuyendo la cobertura (atributo ecológico) que mantiene la humedad y controla la erosión (Raich y Tufekcioglu, 2000; Hendrickson y Berdahl, 2007; Harrington y Jun, 2008; Kudernatsch *et al.*, 2008; Deutsch *et al.*, 2010).

Los tipos de vegetación altoandina, a lo largo de las eras geológicas modificaron su comportamiento y estructura funcional. Muchas gramíneas altoandinas tuvieron ancestros tropicales, por lo que su actividad fotosintética debería ser C4; sin embargo, las C3 se adaptaron mejor a la altitud y al frío (Lambers *et al.*, 2008; Anthelme y Peyre, 2019).

La capacidad fotosintética depende del área foliar y volumen de mata, en tanto, la absorción de nutrientes del suelo de la rela-

ción raíz/tallo (Lemaire *et al.*, 2000), mientras que la tasa de transpiración se vincula al coste energético estructural, siendo clave en la demanda de carbono (Frank, 2003). El intercambio de O₂ y CO₂ está sujeto al área foliar debido a los estomas (Lambers *et al.*, 2008). La *Festuca dolichophylla* (Presl, 1830) y *Festuca humilior* (Nees & Meyen, 1841) retienen importantes cantidades de carbono en pajonales altoandinos, de acuerdo con su biomasa aérea y radicular. El CO₂ es un gas de efecto invernadero que puede ser mitigado con la preservación de pajonales altoandinos (Quispe *et al.*, 2015).

El estudio comparativo de la historia de vida y fisiología de especies indicadoras de pajonales puede facilitar la comprensión de su importancia ecológica. Por lo tanto, el objetivo del presente estudio fue comparar el crecimiento, acumulación de biomasa, dinámica de macollamiento y comportamiento hídrico de *Festuca dolichophylla* (Presl, 1830) y *Festuca humilior* (Nees & Meyen, 1841).

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó en áreas revegetadas en el distrito de Canchayllo, provincia de Jauja, departamento de Junín, Perú (Figura 1), a una altitud de 4186 msnm. El área experimental fue de 2500 m², cercada con 0.4 km de malla ganadera para proteger del ingreso de animales. Antes del experimento, la pradera estuvo pastoreada por vacunos en un sistema de pastoreo rotacional, teniendo seis meses de descanso. Durante el experimento no se permitió el ingreso de animales, equipos, maquinarias o personas ajenas al experimento. Como se revegetó el área, se permitió que acontecieran los procesos de crecimiento y desarrollo, así como la competencia natural con otras especies vegetales, sin intervención antrópica.

Para la instalación se dividió el área en dos parcelas de 1250 m² cada una, asignando una parcela para cada especie vegetal. Los esquejes de *F. dolichophylla* y *F. humilior* provinieron de matas de buen vigor de la zona circundante. Las dimensiones de los esquejes fueron de 5 cm de diámetro basal y 20 cm de largo, con una densidad de siembra de uno por metro cuadrado, realizado en diciembre de 2015.

Para el muestreo las parcelas se dividieron en 25 subparcelas de 40 m², dejando el resto del área como efecto borde. De cada subparcela se señalaron cinco matas al azar, haciéndoles un seguimiento durante 17 meses. Las mediciones de las matas se realizaron mensualmente desde enero hasta diciembre de 2016, y se hizo una medición final de monitoreo en mayo de 2017, haciendo un total de 13 mediciones.

La pendiente del terreno fue de 15°, con paisaje circundante de colinas y montañas. La zona de vida fue la tundra alpina tropical muy húmeda. La temperatura máxima (17 °C) se presentó en enero y febrero, mientras la temperatura mínima (-1 °C) fue en junio y julio. La precipitación máxima fue de 130 mm en febrero y la mínima de 5 mm en julio.

Las propiedades físicas del suelo fueron: textura franco-arenosa con 63.0, 29.3 y 7.7% de arena, limo y arcilla, respectivamente; densidad aparente de 1.1 g cm⁻³ con 60.2% de porosidad y resistencia mecánica de 2.38 kg cm⁻²; indicando una buena estructura física. Las propiedades químicas fueron: materia orgánica: 9.3% (alto), pH: 5.3 (fuertemente ácido), conductividad eléctrica 0.2 ds m⁻¹ (no salino), capacidad de intercambio catiónico de 34.7 meq 100 g⁻¹ (medio), suma de cationes 17.2 meq 100 g⁻¹, suma de bases 17.1 meq 100 g⁻¹ y porcentaje de saturación de bases de 49.3%; valores que indican una aceptable retención de nutrientes.

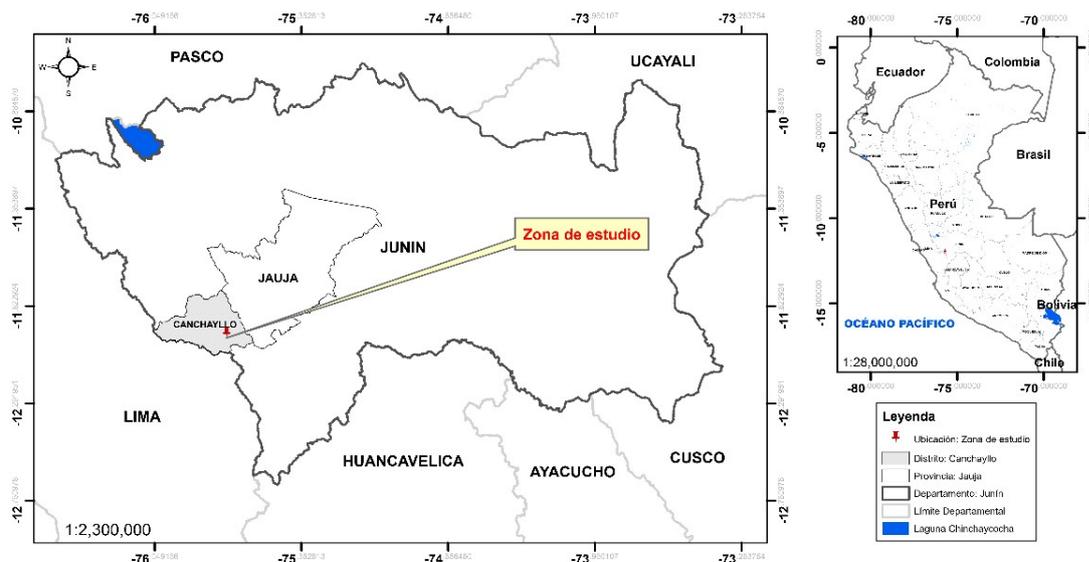


Figura 1. Mapa de ubicación del experimento

Cuadro 1. Características botánicas de las especies utilizadas en revegetación

Estructura	<i>Festuca dolichophylla</i> (Presl, 1830)	<i>Festuca humilior</i> (Nees y Meyen, 1841)
Culmas (caña)	50-100 cm erguida	20-35 cm erguida, semi erguida
Hojas (lámina, ápice y lígula)	Convoluta, agudo algo tubulado y ciliado (a veces la hoja bandera llega a la base de la panícula), 10-50 cm generalmente rectas	Convoluta, agudo y ciliado 4-15 cm, generalmente dobladas en la parte distal
Panoja	5-10 cm largo	4-7 cm largo
Inflorescencia		

Fuente: Tovar y Oscanoa (2002)

La capacidad de campo fue 25.12 ±1.92%, típica de un suelo franco-arenoso con alto contenido de materia orgánica. Se aproximó al punto de marchitez en 14.50%, por lo que el suelo evidencia un buen volumen de agua disponible. Las características botánicas de *Festuca dolichophylla* (Presl, 1830) y *Festuca humilior* (Nees & Meyen, 1841) se muestran en el Cuadro 1.

El volumen de las matas se estimó de la altura a la canopia, radio de la canopia y radio de la corona, tomada con una regla milimétrica en centímetros. La fórmula de volumen utilizada fue del cono truncado [Ecuación 1: $V = (h*\pi)/3(R^2+r^2+[R*r])$], donde V: Volumen de la mata, h: Altura de la canopia, R: Radio de la canopia, r: Radio de la corona. Los macollos vivos, muertos y las

Cuadro 2. Indicadores de crecimiento de *Festuca dolichophylla* (Presl, 1830) y *Festuca humilior* (Nees & Meyen, 1841)

Especie	Altura a la hoja bandera (cm)	Volumen de mata (cm ³)
<i>F. dolichophylla</i>	29.66 ± 0.56 ^a	993.88 ± 44.34 ^a
<i>F. humilior</i>	24.97 ± 0.56 ^b	613.00 ± 44.3 ^b

^{a,b} Letras diferentes dentro de columnas indican diferencia significativa ($p < 0.05$)

inflorescencias se contaron manualmente; estimándose el porcentaje de macollos muertos [Ecuación 2: % macollos muertos = $(n^\circ \text{ macollos muertos} / n^\circ \text{ macollos basales}) * 100$] y florales macollos [Ecuación 3: % macollos florales = $(n^\circ \text{ inflorescencias} / (n^\circ \text{ macollos basales})) * 100$].

La tasa de transpiración se midió en $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (milimoles por metro cuadrado por segundo) utilizando un porómetro (Decagon Devices), cuyo rango de conductancia fue 0 a $1000 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y una precisión 10% de la media. El equipo es de tipo estacionario, midiendo la presión de vapor y el flujo de vapor sobre la superficie de la hoja. El porómetro se calibró a las condiciones ambientales antes de hacer las mediciones en dos hojas por mata entre las 08:00 y 10:00 horas.

La humedad volumétrica del suelo (%) se estimó utilizando un Reflectómetro de Dominio Temporal (TDR) Fieldscout TDR-350 con una precisión de $\pm 3.0\%$ de contenido volumétrico de agua con conductividad eléctrica $< 2 \text{ mS cm}^{-1}$. Los datos recogidos fueron registrados y guardados en campo, luego fueron descargados a un computador para ser analizados.

El análisis estadístico fue longitudinal polinomial de grado dos. Se utilizó un modelo con efectos fijos: especie y mes, y un efecto aleatorio: edad pos-plantación. Las unidades

observacionales fueron 125 matas de *Festuca humilior* (Nees & Meyen, 1841) y 125 matas de *Festuca dolichophylla* (Presl, 1830). El análisis estadístico se realizó mediante la prueba de t Student, usando el software estadístico R[®] v.3.4 con las librerías *lm* y *lsmmeans* (<http://topepo.github.io/caret/pre-processing.html>).

RESULTADOS

Crecimiento y Acumulación de Biomasa

F. dolichophylla evidenció una mayor altura a la hoja bandera y volumen de la mata promedio de los meses evaluados ($29.66 \pm 0.56 \text{ cm}$ y $993.88 \pm 44.34 \text{ cm}^3$, respectivamente) (Cuadro 2), siendo el comportamiento de crecimiento similar en ambas especies durante todo el periodo de evaluación, a pesar de las diferencias marcadas en volumen de mata y altura a la hoja bandera (Figura 2).

F. dolichophylla presentó el mayor crecimiento en marzo de 2016 con una altura a la hoja bandera de $35.63 \pm 0.60 \text{ cm}$ y volumen de mata de $1413.39 \pm 58.85 \text{ cm}^3$, mientras que el menor crecimiento se presentó en octubre con una altura a la hoja bandera de $24.73 \pm 0.63 \text{ cm}$ y volumen de mata de $681.74 \pm 57.76 \text{ cm}^3$ (Figura 2). En el caso de *F. humilior* el mayor crecimiento fue similarmente en marzo de 2016 con una altura a la hoja bandera de $30.95 \pm 0.79 \text{ cm}$ y

Cuadro 3. Indicadores de macollamiento de *Festuca dolichophylla* (Presl, 1830) y *Festuca humilior* (Nees & Meyen, 1841)

Especie	Macollos basales (n)	Macollos florales (%)
<i>F. dolichophylla</i>	11.51 ± 0.33 ^a	18.19 ± 1.84 ^a
<i>F. humilior</i>	11.48 ± 0.33 ^a	35.71 ± 1.84 ^b

^{a,b} Letras diferentes dentro de columnas indican diferencia significativa ($p < 0.05$)

volumen de mata de $974.94 \pm 66.08 \text{ cm}^3$, y el menor crecimiento en octubre con una altura a la hoja bandera de $20.04 \pm 0.89 \text{ cm}$ y volumen de mata de $300.86 \pm 72.21 \text{ cm}^3$ (Figura 2).

Dinámica del Macollamiento

F. dolichophylla y *F. humilior* tuvieron similar número de macollos basales, mientras que *F. humilior* tuvo un mayor porcentaje de macollos florales promedio de los meses evaluados (Cuadro 3). La floración siempre fue mayor en *F. humilior* durante el establecimiento y crecimiento de las matas (Figura 3).

El mayor número de macollos se presentó en mayo de 2017 con 31.60 ± 0.51 y 31.51 ± 0.85 en *F. dolichophylla* y *F. humilior*, mientras el porcentaje de macollos florales fue de 36.40 ± 3.16 y $53.20 \pm 3.01\%$ en *F. dolichophylla* y *F. humilior*, respectivamente (Figura 3). Por otro lado, el menor número de macollos fue observado en octubre con 7.86 ± 0.49 y 7.82 ± 0.64 en *F. dolichophylla* y *F. humilior*, respectivamente, mientras que el porcentaje de macollos florales fue de 9.79 ± 2.98 en *F. humilior*, en tanto que *F. dolichophylla* no llegó a florear.

El inicio de floración fue inmediato en *F. humilior*, en tanto que *F. dolichophylla* floreció a los tres meses de haberse plantado los esquejes (Figura 3).

Comportamiento Hídrico

La tasa de transpiración fue similar en ambas especies (Cuadro 4), indicando que el mayor volumen de mata no influye significativamente en la transpiración en gramíneas altoandinas.

La humedad volumétrica superficial (7.5 cm) fue de $72.59 \pm 1.09\%$ y superior a la humedad volumétrica profunda (20 cm) que fue de $57.37 \pm 0.78\%$ en marzo de 2016. Esta tendencia de humedad volumétrica superficial superior se mantuvo hasta julio del mismo año. La humedad superficial de agosto y setiembre fue de 4.39 ± 1.01 y $5.59 \pm 1.01\%$, respectivamente, muy por debajo del punto de marchitez (14.5%) (Figura 4).

La mayor tasa de transpiración fue observada en diciembre con 95.45 ± 3.59 y $92.38 \pm 6.53 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en *F. dolichophylla* y *F. humilior*, respectivamente, mientras que la menor tasa de transpiración fue en julio con 27.77 ± 3.39 y $24.71 \pm 4.31 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente (Figura 4).

DISCUSIÓN

Las mediciones se obtuvieron de áreas revegetadas, evaluándose desde el primer mes pos-plantación de los esquejes. Las gramíneas altoandinas tienen una correlación

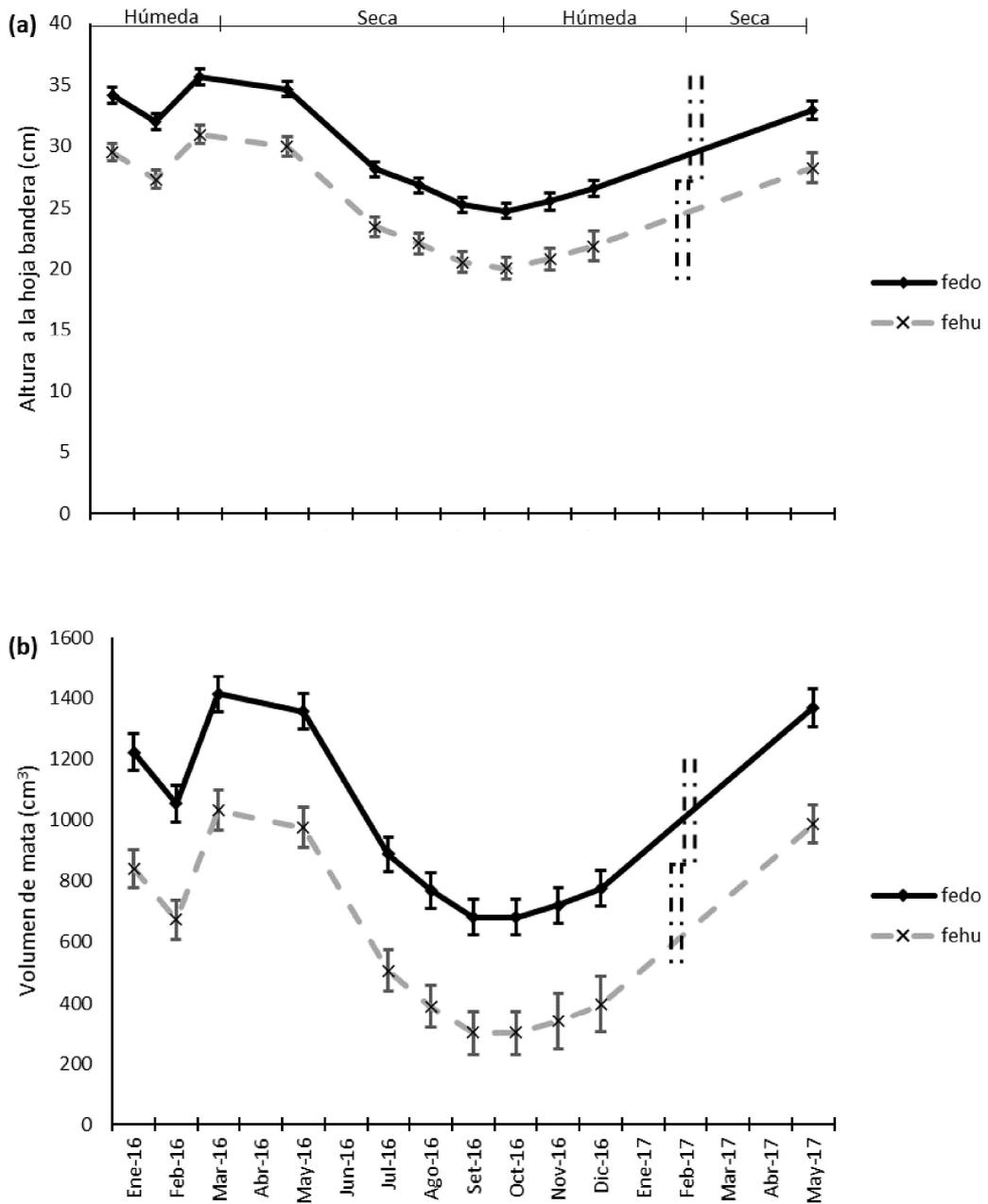


Figura 2. (a) Dinámica de la altura a la hoja bandera (cm) y (b) Volumen de mata (cm³) de *Festuca dolichophylla* (Presl, 1830) (fedo) y *Festuca humilior* (Nees & Meyen, 1841) (fehu) en la sierra peruana. (Barras verticales: meses no evaluados)

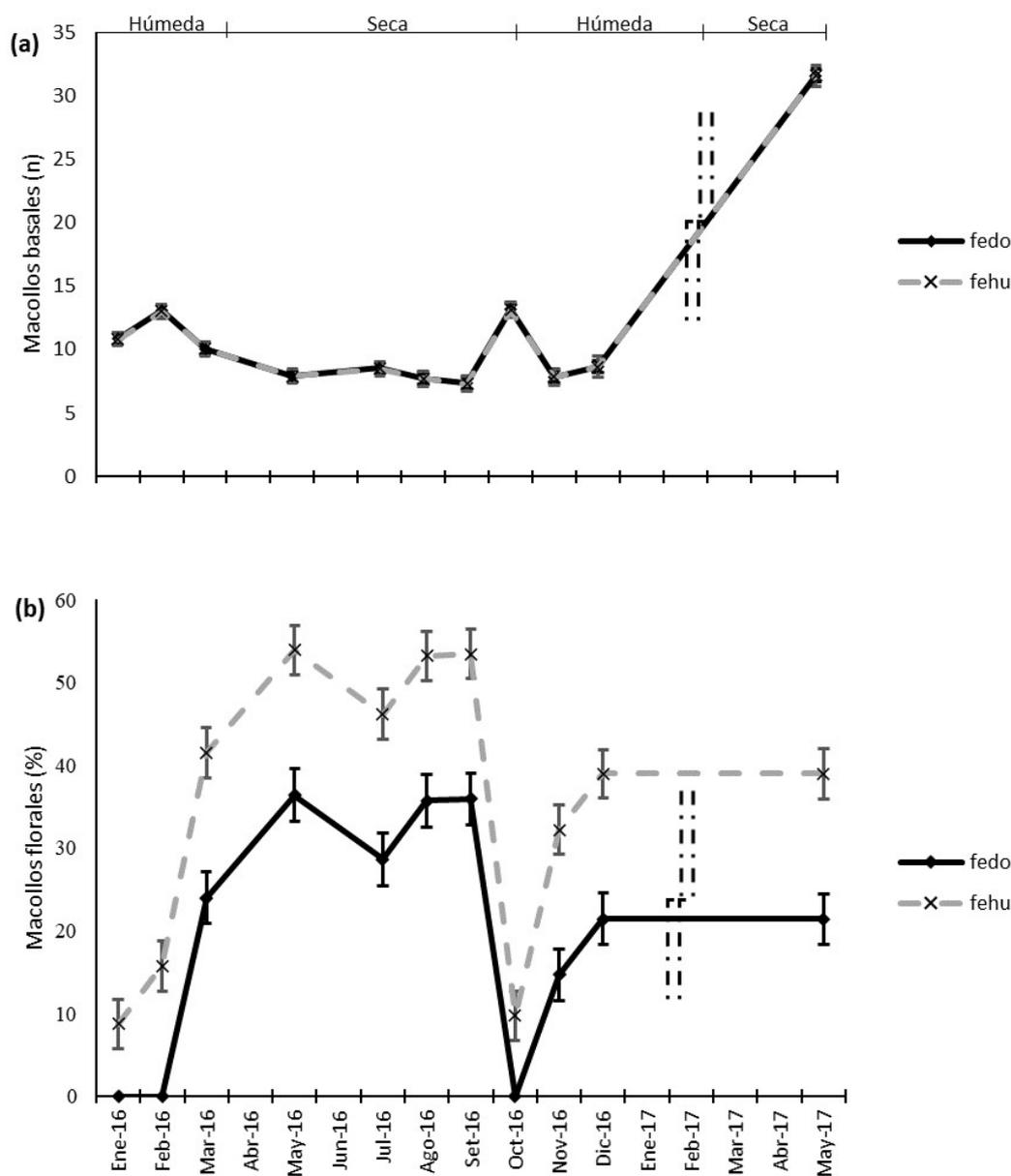


Figura 3. (a) Dinámica número de macollos basales (n) y (b) Porcentaje de macollos florales de *Festuca dolichophylla* (Presl, 1830) (fedo) y *Festuca humilior* (Nees & Meyen, 1841) (fehu) en la sierra peruana. (barras verticales: meses no evaluados)

de 0.7-0.8 de la altura y el volumen con la biomasa (Oliveras *et al.*, 2014), siendo un buen indicador de crecimiento.

En *F. humilior*, Tácuna *et al.* (2015) encontraron un volumen promedio de mata de 20 595.3 cm³, mientras que García (2018)

reportó valores entre 12 800 y 21 329 cm³ y en altura a la hoja bandera entre 23.48 y 29.42 cm en áreas revegetadas sin y con fertilización, respectivamente. Los resultados del presente estudio coinciden con la altura a la hoja bandera, mas no con el volumen de mata. Posiblemente, el diámetro de canopia y coro-

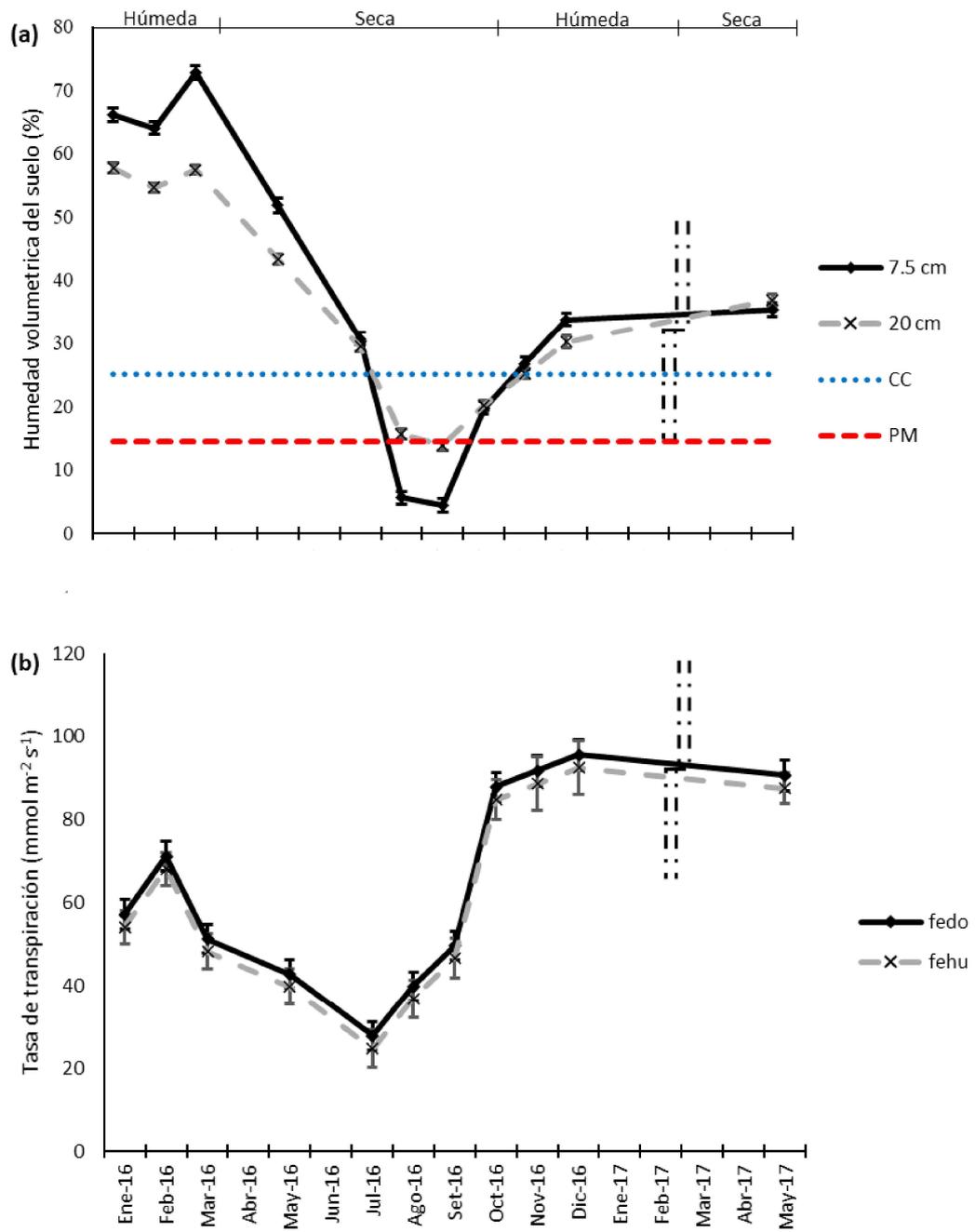


Figura 4. Humedad volumétrica del suelo y tasa de transpiración de *Festuca dolichophylla* (Presl, 1830) (fedo) y *Festuca humilior* (Nees & Meyen, 1841) (fehu) en la sierra peruana. (Barras verticales: meses no evaluados; CC: Capacidad de campo; PM: Punto de marchitez)

Cuadro 4. Tasa de transpiración de *Festuca dolichophylla* (Presl, 1830) – fedo y *Festuca humilior* (Nees & Meyen, 1841) – fehu

Especie	Tasa de transpiración ($mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$)
Fedo	64.09 ± 2.19^a
Fehu	61.02 ± 2.19^a

^{a,b} Letras diferentes dentro de columnas indican diferencia significativa ($p < 0.05$)

na fue mayor, indicando una mayor edad post-instalación.

Medina (2013) reportó para *F. dolichophylla* una altura a la hoja bandera de 48.25 cm, en tanto que Tovar (1993) encontró una altura a la hoja bandera de 50-70 cm, y Flores (2017) menciona una altura variable de 40 a 80 cm dependiendo del estado fenológico. Por otro lado, Lima *et al.* (2020) reporta 41.0 y 46.8 cm de altura y 13 717 y 23 060 cm^3 de volumen de mata en áreas sin y con fósforo, respectivamente. La diferencia con el estudio se deba probablemente a la edad, ecotipo y/o adición de fertilizantes.

En gramíneas de pajonales semiáridos, Pugnaire y Haase (1996) encontraron una altura a la hoja bandera en *Lygeum spartum* de 73.80 ± 6.50 cm y en *Stipa tenacissima* de 80.40 ± 2.30 cm, mientras Rojo *et al.* (2017) en *Festuca crysophylla* fue de 42.45 cm. Teniendo en cuenta que las áreas del presente estudio fueron revegetadas, los valores obtenidos para las dos especies fueron menores.

Festuca orthophylla tiene un número de macollos basales de 3167 ± 1696 con emergencia intravaginal, dando como resul-

tado canopias densas, de allí que el 80% de hojas verdes recibe menos del 50% de luz (Monteiro *et al.*, 2011), en tanto que García (2018) menciona de 2 a 18 macollos en *F. humilior* en áreas revegetadas. Los valores reportados en el presente estudio son superiores a los de García (2018), pero inferiores a los de Monteiro *et al.* (2011), quienes evaluaron una especie distinta y completamente establecida.

García (2018) encontró entre 72.08 y 79.92% de macollos florales en *F. humilior* en áreas revegetadas, en tanto que Castro (2019) encontró una pureza de semilla de 25-18% y 28-34% en *F. dolichophylla* y *F. humilior*, respectivamente. La floración reportada en este estudio estuvo por debajo, aunque *F. humilior* evidenció mayor porcentaje de floración, respaldado con una mayor pureza de semilla.

Las gramíneas nativas inician su crecimiento, floración y maduración dependiendo de la humedad del suelo, mostrando paisajes heterogéneos en pastizales (James *et al.*, 2003; Anderson y Talbot, 2006; Gerakis *et al.*, 2006; Shinoda *et al.*, 2007). En este estudio, *F. humilior* inició una floración inmediata a diferencia de *F. dolichophylla*, demostrando la diferencia en sus patrones fenológicos.

Las gramíneas del género *Stipa* tienen un crecimiento oportunista, con área específica de la hoja menor y una conductancia estomática de agua muy baja (Pugnaire y Haase, 1996). La transpiración de 13.4 a $372.7\ mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$ en *F. dolichophylla* disminuye en la época seca y aumenta conforme se acerca la época húmeda (Volk *et al.*, 2000). En pajonales semiáridos de 350 mm de precipitación prosperan especies como *Chionochloa rigida* con tasas de transpiración de 140-290 $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$ (Campbell, 1989), en tanto que *Stipa tenacissima* L tiene una tasa de 38.9-166.7 $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$

(Ramírez *et al.*, 2006). Es así que el comportamiento de regulación hídrica de las dos especies evaluadas coincidió con los estudios hechos en gramíneas semiáridas [valores de 92-95 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], demostrando que los pajonales evolucionaron y se adaptaron a ambientes áridos, debido a que cuentan con un buen control de la pérdida de agua.

La evapotranspiración en pajonales sudamericanos del páramo varía entre 6 y 635 mm por año, contribuyendo a la dinámica y flujo de CO_2 (Carrillo-Rojas *et al.*, 2019). Los resultados de la tasa transpiración contribuyeron a identificar que ambas especies en estudio son fundamentales para mantener los servicios ecosistémicos de pajonales altoandinos.

CONCLUSIONES

- Los mayores indicadores de crecimiento se evidenciaron en *Festuca dolichophylla* (Presl, 1830), posiblemente debido a que su estrategia adaptativa sea la ocupación del espacio, dándole oportunidad a una mayor actividad fotosintética frente a otras especies.
- El macollamiento basal fue similar en ambas especies, sin embargo, *Festuca humilior* (Nees & Meyen, 1841) tuvo un mayor porcentaje de macollos florales, incluso en la época seca, por lo que su estrategia adaptativa posiblemente sea una floración persistente.
- El buen control de la pérdida de agua evidenciado en las bajas tasas de transpiración encontradas en *F. dolichophylla* y *F. humilior*, demuestra que esta es una estrategia adaptativa rigurosa en pajonales altoandinos.

LITERATURA CITADA

1. **Anderson GD, Talbot LM. 2006.** Soil factors affecting the distribution of the grassland types and their utilization by wild animals on the Serengeti plains, Tanganyika. *J Ecol* 53: 33. doi: 10.2307/2257564
2. **Anthelme F, Peyre G. 2019.** Biogeography of South American highlands. In: *Encyclopedia of the World's Biomes*. Elsevier. p 518-529.
3. **Bell CW, Acosta-Martinez V, McIntyre NE, Cox S, Tissue DT, Zak JC. 2009.** Linking microbial community structure and function to seasonal differences in soil moisture and temperature in a Chihuahuan desert grassland. *Microb Ecol* 58: 827-842. doi: 10.1007/s00248-009-9529-5
4. **Carrillo-Rojas G, Silva B, Rollenbeck R, Céleri R, Bendix J. 2019.** The breathing of the Andean highlands: Net ecosystem exchange and evapotranspiration over the páramo of southern Ecuador. *Agr Forest Meteorol* 265: 30-47. doi: 10.1016/j.agrformet.2018.11.006
5. **Campbell DI. 1989.** Energy balance and transpiration from tussock grassland in New Zealand. *Boundary-Layer Meteorol* 46: 133-152. doi: 10.1007/BF0011-8450
6. **Castro J. 2019.** Momento de cosecha y capacidad de germinación de semillas de tres gramíneas altoandinas (*Festuca dolichophylla*, *Festuca humilior* y *Calamagrostis vicunarium*). Tesis de Maestría. Lima, Perú: Univ. Nacional Agraria La Molina. 94 p.
7. **Cheng L, Michalk DL, Millar GD. 2002.** The ecology and growth patterns of *Cleistogenes* species in degraded grasslands of eastern Inner Mongolia, China. *J Appl Ecol* 39: 584-594. doi: 10.1046/j.1365-2664.2002.00735.x
8. **Deutsch ES, Bork EW, Willms WD. 2010.** Soil moisture and plant growth responses to litter and defoliation impacts in Parkland grasslands. *Agr Ecosyst Environ* 135: 1-9. doi: 10.1016/j.agee.-2009.08.002
9. **Frank AB. 2003.** Evapotranspiration from Northern Semiarid Grasslands. *Agron J* 95: 1504-1509. doi: 10.2134/

- agronj2003.1504
10. **Flores M. 2017.** Captura de dióxido de carbono (CO₂) en la «Chillihua» (*Festuca dolichophylla* Presl) de los pastizales del CIP Illpa-Puno. Tesis de Ingeniero Agrónomo. Puno, Perú: Univ. Nacional del Altiplano. 119 p.
 11. **García G. 2018.** Influencia de revegetación con *Festuca humilior* y la incorporación de fertilizantes en la recuperación de pastizales degradados. Tesis de Ingeniero Zootecnista. Lima, Perú: Univ. Nacional Agraria La Molina. 100 p.
 12. **George M, Clawson J, Menke J, Bartolome J. 1985.** Annual grassland forage productivity. *Rangelands* 7: 17-19.
 13. **Gerakis PA, Guerrero FP, Williams WA. 2006.** Growth, water relations and nutrition of three grassland annuals as affected by drought. *J Appl Ecol* 12: 125-135. doi: 10.2307/2401722
 14. **Harrington GN, Jun N. 2008.** Effects of soil moisture on shrub seedling survival in semi-arid grassland. *Ecology* 72: 1138-1149. doi: 10.2307/2401722
 15. **Hendrickson JR, Berdahl JD. 2007.** Intermediate wheatgrass and Russian wildrye responses to defoliation and moisture. *J Range Manage* 55: 99. doi: 10.2307/4003270
 16. **Hogg EH. 1997.** Temporal scaling of moisture and the forest-grassland boundary in western Canada. *Agr Forest Meteorol* 84: 115-122. doi: 10.1016/S0168-1923(96)02380-5
 17. **James SE, Pärtel M, Wilson SD, Peltzer DA. 2003.** Temporal heterogeneity of soil moisture in grassland and forest. *J Ecol* 91: 234-239. doi: 10.1046/j.1365-2745.2003.00758.x
 18. **Kudernatsch T, Fischer A, Bernhardt-Römermann M, Abs C. 2008.** Short-term effects of temperature enhancement on growth and reproduction of alpine grassland species. *Basic Appl Ecol* 9: 263-274. doi: 10.1016/j.baae.2007.02.005
 19. **Lambers H, Stuart F, Pons T. 2008.** Plant physiological ecology. 2nd ed. Elsevier. 591 p.
 20. **Laporte MF, Duchesne LC, Wetzel S. 2002.** Effect of rainfall patterns on soil surface CO₂ efflux, soil moisture, soil temperature and plant growth in a grassland ecosystem of northern Ontario, Canada: Implications for climate change. *BMC Ecol* 2: 10. doi: 10.1186/1472-6785-2-10
 21. **Lemaire G, Hodgson J, De Moraes A, de F. Carvalho PC, Nabinger C. 2000.** Grassland ecophysiology and grazing ecology. London, UK: CABI. 342 p.
 22. **Lima N, Aguirre L, Flores E. 2020.** Estrategias para mejorar los pastizales altoandinos: el rol del trébol y la fertilización con fósforo. *Rev Inv Vet Perú* 31: e17840. doi: 10.15381/rirep.v31i2.17840
 23. **Medina EJ. 2013.** Rehabilitación de áreas disturbadas por la minería, con vías a lograr su sostenibilidad, al cierre de las operaciones. Tesis de Ingeniero Agrónomo. Arequipa, Perú: Univ. Católica Santa María. 147 p.
 24. **Monteiro JAF, Hiltbrunner E, Körner C. 2011.** Functional morphology and microclimate of *Festuca orthophylla*, the dominant tall tussock grass in the Andean Altiplano. *Flora* 206: 387-396. doi: 10.1016/j.flora.2011.01.001
 25. **Mordecai EA. 2012.** Soil moisture and fungi affect seed survival in California grassland annual plants. *PLoS One* 7: e39083. doi: 10.1371/journal.pone.0039083
 26. **Oliveras I, van der Eynden M, Malhi Y, Cahuana N, Menor C, Zamora F, Haugaasen T. 2014.** Grass allometry and estimation of above-ground biomass in tropical alpine tussock grasslands. *Austral Ecol* 39: 408-415. doi: 10.1111/aec.12098
 27. **Pugnaire FI, Haase P. 1996.** Comparative physiology and growth of two perennial tussock grass species in a semi-arid environment. *Ann Bot-London* 77: 81-86. doi: 10.1006/anbo.1996.0010
 28. **Quispe C, Quispe F, Yaranga R, Chupan L, Vila M. 2015.** Almacenamiento de carbono en pastos naturales de la subcuenca del Canipaco, Huancayo.

- Apuntes Cienc Soc 5: 218-227. doi: 10.18259/acs.2015032
29. **Ramírez DA, Valladares F, Blasco A, Bellot J. 2006.** Assessing transpiration in the tussock grass *Stipa tenacissima* L: the crucial role of the interplay between morphology and physiology. *Acta Oecol* 30: 386-398. doi: 10.1016/j.actao.2006.06.006
 30. **Raich JW, Tufekcioglu A. 2000.** Vegetation and soil respiration: correlations and controls. *Biogeochemistry* 48: 71-90. doi: 10.2307/1469553
 31. **Rojó V, Arzamendia Y, Pérez C, Baldo J, Vilá B. 2017.** Double sampling methods in biomass estimates of Andean shrubs and tussocks. *Rangeland Ecol Manag* 70: 718-722. doi: 10.1016/j.rama.2017.06.003
 32. **Shinoda M, Ito S, Nachinshonhor GU, Erdenetsetseg D. 2007.** Phenology of Mongolian grasslands and moisture conditions. *J Meteorol Soc Jpn* 85: 359-367. doi: 10.2151/jmsj.85.359
 33. **Stewart JB, Verma SB. 2012.** Comparison of surface fluxes and conductances at two contrasting sites within the FIFE area. *J Geophys Res-Atmos* 97: 18623-18628. doi: 10.1029/92jd00256
 34. **Tácuna RE, Aguirre L, Flores ER. 2015.** Influence of revegetation using native species and the incorporation of organic matter in the recovery of degraded. *Ecol Aplicada* 14: 191-200.
 35. **Tovar O, Oscanoa L. 2002.** Guía para la identificación de pastos naturales alto andinos de mayor importancia ganadera. Huaraz, Perú: Instituto de Montaña. 184 p.
 36. **Tovar O. 1993.** Las gramíneas (Poaceae) del Perú. Perú: CSIC. 480 p.
 37. **Volk M, Niklaus PA, Körner C. 2000.** Soil moisture effects determine CO₂ responses of grassland species. *Oecologia* 125: 380-388. doi: 10.1007/s0044200-00454
 38. **Wang C, Wan S, Xing X, Zhang L, Han X. 2006.** Temperature and soil moisture interactively affected soil net N mineralization in temperate grassland in Northern China. *Soil Biol Biochem* 38: 1101-1110. doi: 10.1016/j.soilbio.2005.-09.009
 39. **Weng E, Luo Y. 2008.** Soil hydrological properties regulate grassland ecosystem responses to multifactor global change: a modeling analysis. *J Geophys Res-Bioge* 113: 1-16. doi: 10.1029/2007JG-000539
 40. **Xu L, Baldocchi DD, Tang J. 2004.** How soil moisture, rain pulses, and growth alter the response of ecosystem respiration to temperature. *Global Biogeochem Cy* 18: 1-10. doi: 10.1029/2004GB00-2281
 41. **Zaller JG, Arnone JA. 1999.** Earthworm and soil moisture effects on the productivity and structure of grassland communities. *Soil Biol Biochem* 31: 517-523. doi: 10.1016/S0038-0717(98)00126-6