



Tolerancia a la sequía de *Paspalum notatum* sometido a defoliación

Verónica Ruiz^{1,*} , Lester Rocha² , Robert Savé³

(1) Estación Experimental para el Estudio del Trópico Seco "El Limón". Facultad Regional Multidisciplinaria Estelí. Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua (UNAN Managua/FAREM Estelí), 49 Estelí, Nicaragua

(2) Universidad Nacional Agraria (UNA), Km 12.5 Carretera Norte. 453 Managua, Nicaragua.

(3) Institut de Recerca i Tecnologia Agroalimentàries IRTA, Torre Marimon, km 12.1; E-08140-Caldes de Montbui, Barcelona, España.

*Autora de correspondencia: Verónica L. Ruiz Gómez [vrui@unan.edu.ni]

> Recibido el 31 de marzo de 2021 - Aceptado el 21 de septiembre de 2021

Como citar: Ruiz, V., Rocha, L., Savé, R. 2021. Tolerancia a la sequía de *Paspalum notatum* sometido a defoliación. *Ecosistemas* 30(3): 2204. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2204>

Tolerancia a la sequía de *Paspalum notatum* sometido a defoliación

Resumen: La sequía asociada al cambio climático y a la variabilidad climática es el principal factor que afecta la productividad y diversidad de los ecosistemas terrestres. El objetivo de este estudio evaluar la tolerancia a la sequía y el crecimiento compensatorio de dos procedencias de *Paspalum notatum* sometidas a defoliación y déficit hídrico. El experimento se llevó a cabo en condiciones de invernadero, ubicado en la Estación Experimental para el Estudio del Trópico Seco "El Limón", adscrita a la UNAN Managua. Se realizó un experimento con arreglo factorial de tratamientos con tres repeticiones. Los individuos de dos procedencias de *P. notatum* fueron sometidos a dos niveles de defoliación y dos niveles de régimen hídrico. Las variables evaluadas fueron producción de materia seca, tasa de crecimiento relativo y potencial hídrico. Los principales resultados muestran las plantas de *P. notatum* en condiciones sin estrés hídrico presentaron un aumento en su biomasa aérea en un 15 %, la acumulación de biomasa de rizoma de plantas defoliadas fue menor en relación a las plantas no defoliadas, la biomasa de raíces estuvo en dependencia del régimen hídrico, la biomasa acumulada total aumentó en un 20 % en condiciones no defoliadas y las plantas defoliadas de Muy Muy mostraron una sobrecompensación y las plantas defoliadas de Rivas presentaron una compensación parcial. El potencial hídrico en plantas defoliadas no mostró diferenciación, indistintamente del régimen hídrico al que fueron sometidos. La sequía es un factor determinante que modifica la capacidad compensatoria de gramíneas sometidas a defoliación en biomasa aérea y rizomas.

Palabras clave: crecimiento compensatorio; estrés hídrico; gramíneas perennes; procedencias; tasa de crecimiento relativo

Drought tolerance of *Paspalum notatum* subjected to defoliation

Abstract: Drought associated with climate change and climate variability is the main factor affecting the productivity and diversity of terrestrial ecosystems. The objective of this study was to evaluate the tolerance to drought and the compensatory growth of two provenances of *Paspalum notatum* subjected to defoliation and water deficit. The experiment was carried out under greenhouse conditions, located at the Experimental Station for the Study of the Dry Tropics "El Limón", attached to the UNAN Managua. An experiment was carried out with a factorial arrangement of treatments with three repetitions. Individuals from two provenances of *P. notatum* were subjected to two levels of defoliation and two levels of water regime. The variables evaluated were dry matter production, relative growth rate and water potential. The main results show the *P. notatum* plants in conditions without water stress in an increase in their aerial biomass by 15%, the accumulation of rhizome biomass of defoliated plants was lower in relation to the non-defoliated plants, the root biomass was dependent on the water regime, the total accumulated biomass increased by 20% in non-defoliated conditions and the defoliated plants of Muy Muy showed overcompensation and the defoliated plants of Rivas presented a partial compensation. The water potential in defoliated plants did not show differentiation, regardless of the water regime to which they were subjected. Drought is a determining factor that modifies the compensatory capacity of grasses subjected to defoliation in aerial biomass and rhizomes.

Keywords: compensatory growth; perennial grasses; provenances; relative growth rate; water stress

Introducción

La sequía asociada al cambio climático y a la variabilidad climática es el principal factor que afecta la productividad y diversidad de los ecosistemas terrestres. El déficit hídrico genera estrés sobre las plantas las cuales responden a estrategias de resistencia y tolerancia a la sequía (Ramula et al. 2019).

Las especies resistentes pueden ser divididas en aquellas que utilizan estrategias de evitación tales como escapar o defenderse y así minimizar el daño a sus tejidos (Belsky et al. 1993; Kozłowski et al. 1991; Jones 1992). No obstante, la estrategia de tolerancia a la sequía se da en plantas que soportan el período desfavorable en estado vegetativo activo. Las plantas toleran la deshidratación

celular generando mecanismos que minimizan la deformación sufrida a consecuencia del estrés (Levitt 1980; Turner 1986). De modo que, estos mecanismos están asociados con cambios anatómicos, morfológicos, fisiológicos y bioquímicos de las plantas cuyos efectos en el funcionamiento de los ecosistemas de pastizales, son alterados por la herbívora o defoliación.

La defoliación por herbívora es un fenómeno frecuente en los ecosistemas de pastizales, afectando su desarrollo y la disponibilidad de recursos naturales (Pereira et al. 2017). En las regiones tropicales, los ecosistemas de pastizales están dominados por especies de gramíneas naturales cuyo grado de tolerancia a disturbios o estreses ambientales determinan la composición funcional y la resiliencia al cambio climático (Craine et al. 2012).

Las gramíneas naturales son importantes porque brindan servicios y funciones ecosistémicas tales como: captación de agua, reservas de biodiversidad, mejoramiento de suelos y potencialmente como sumidero de carbono para reducir las emisiones de gases de efecto invernadero (Boval y Dixon 2012). La especie *Paspalum notatum* Flügge, es una gramínea que tiene una distribución tropical/subtropical, de la familia Poaceae (Peters et al. 2011), nativa de América del sur y con una amplia distribución geográfica. En Nicaragua *P. notatum* es una especie natural que se encuentra en todo el territorio desde los 100 msnm hasta los 1500 msnm, con temperaturas promedios de 23 °C y precipitación promedio anual de 1000 mm (Machado et al. 2012).

En experimentos de campo y en macetas se han observado diferentes grados de tolerancia a la sequía en términos de la capacidad de compensación sobre el crecimiento de gramíneas defoliadas (Ferraro y Oesterheld 2002; van Staalduinen y Anten 2005). El crecimiento compensatorio es definido como una respuesta positiva de las plantas al daño, generalmente se ha utilizado para describir las respuestas de las plantas que van desde un reemplazo parcial o total de la biomasa perdida hasta una productividad superior a las plantas del control (Belsky 1986). Este autor clasifica el crecimiento compensatorio en tres subdivisiones: sobrecompensación, compensación exacta y sub-compensación.

El crecimiento compensatorio de las plantas está en función de la intensidad de la defoliación, disponibilidad de los recursos, nutrientes y nivel de estrés (Ferraro y Oesterheld 2002; van Staalduinen y Anten 2005; Oesterheld y McNaughton 1991). Estudios de Zhao et al (2008) observaron que los tratamientos de corte tienen efectos positivos en *Leymus chinensis* induciendo a la sobrecompensación, mientras que el corte intenso y la sequía provoca una reducción en la biomasa y el crecimiento. Así que, la capacidad o el grado de compensación depende de la especie de planta y la disponibilidad de agua. Por otra parte, el efecto de la defoliación muestra que los pastos nativos presentaron mayores respuestas a la variabilidad de aridez a través de la regulación de los rasgos morfológicos, fisiológicos y anatómicos de las hojas (Guo et al. 2017).

Este estudio permite comprender como *Paspalum notatum* responde ante el efecto simultáneo de la defoliación y el déficit hídrico sobre algunas características biológicas y su comportamiento en el crecimiento y desarrollo. El objetivo es evaluar la tolerancia a la sequía y el crecimiento compensatorio de *Paspalum notatum* de dos procedencias diferentes sometidas a dos factores de estrés, defoliación y déficit hídrico.

Materiales y Métodos

Colección de las plantas y condiciones de crecimiento

Las plantas para el experimento se colectaron de dos zonas edafoclimáticas e historia de uso de suelo diferentes. La zona de Muy Muy se encuentra entre las coordenadas 12°44'46,26" latitud norte y 85°38'50,04" longitud oeste. Es una zona de trópico semi-húmedo; transición entre zona seca y zona húmeda (Holdridge 1982). La pluviosidad promedio anual es de 1547 mm y la temperatura promedio anual de 24.3 °C a una altitud de 361 msnm. La historia de uso de suelo es ganadera, lo que ha provocado cambios ecológicos y socioeconómicos en el uso de la tierra (O'Toole y Aguilar-Støen 2013).

La zona de Rivas se encuentra entre las coordenadas 11°26'10,80" latitud norte y 85°50'14,49" longitud oeste. Es una zona de bosque seco tropical (Holdridge 1982), con pluviosidad promedio anual de 1400 mm, temperatura promedio anual de 27.0 °C y altitud entre 100 y 200 msnm (fuente: INETER). La historia de uso de suelo es agrícola y ganadera (O'Toole y Aguilar-Støen 2013).

La zona de Muy Muy presenta un índice de aridez 0.016 y Rivas de 0.020, un 25% superior a Rivas (Funes et al. 2019).

El experimento se llevó a cabo en condiciones de invernadero, con temperatura promedio de 28 °C y humedad relativa del 30 %. Este se encuentra ubicado en la Estación Experimental para el Estudio del Trópico Seco "El Limón", adscrita a la Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua, UNAN Managua, entre las coordenadas 13°03'02.15" latitud norte y 86°21'44.80" latitud oeste.

Para el crecimiento de las plantas se utilizó sustrato franco arcilloso, con pH de 6.6, materia orgánica de 4.88 %, nitrógeno de 0.24 %, fósforo 43.7 mg kg⁻¹, potasio 0.832 cmol+ kg⁻¹, calcio 23.389 cmol+ kg⁻¹ y magnesio 6.652 cmol+ kg⁻¹. Desde el momento que las plantas enraizadas fueron extraídas del campo, los individuos fueron cultivados en idénticas condiciones durante un mes antes del comienzo del experimento, tiempo de aclimatación en el invernadero, en bolsas de polietileno de 31 cm de altura por 40 cm de diámetro con drenaje basal, con edad y tamaño promedio de 3 meses y 15 cm respectivamente. Previo al inicio del experimento se realizó un corte de homogenización a todas las plantas a una altura de 5 cm sobre el nivel del sustrato.

Diseño experimental y manejo de tratamientos

Se realizó un experimento en un diseño completamente al azar con arreglo factorial de tratamientos, donde los factores evaluados fueron defoliación con dos niveles (sin corte y corte cada 15 días), régimen hídrico con dos niveles (irrigación a capacidad de campo cada dos días e irrigación a capacidad de campo cada siete días) y procedencia con dos niveles (Rivas y Muy Muy). Los niveles de los factores antes mencionados se organizaron ortogonalmente. Para cada combinación de tratamientos defoliación × régimen hídrico × procedencia y así evaluar la producción de materia seca por planta, se usaron tres repeticiones, cada una con diez macetas para un total de 240 macetas.

Antes de iniciar el primer tratamiento de defoliación, se realizó un corte de homogenización que correspondió a los 30 días de establecido el experimento. Por lo tanto, el primer tratamiento de defoliación y la toma de muestras fue a los 60 días del ensayo, en total se realizaron seis cortes. Para la determinación del régimen hídrico, las macetas de polietileno fueron llevadas a capacidad de campo donde se estableció una dosis de agua equivalente a 300 ml maceta⁻¹ día⁻¹, que permitía un buen estado de hidratación y evitaba la asfixia radicular. La duración del experimento fue de 120 días.

Variables de respuestas

Producción de materia seca por planta

Todo el material vegetativo se cosechó y almacenó al finalizar el experimento. Por lo tanto, la biomasa se colectó en bolsas de papel que fueron previamente lavadas para eliminar el suelo adherido, llevadas al laboratorio y colocadas en una estufa a 70°C, hasta obtener un peso constante (72 hrs). Posteriormente se separó en biomasa aérea (g): peso seco aéreo incluyendo macollos vegetativos y reproductivos; biomasa de rizomas (g): peso seco de rizomas; biomasa de raíces (g): peso seco de raíces; biomasa total acumulada (g): biomasa aérea + biomasa de rizoma + biomasa de raíz. Cada uno de los componentes fue pesado en balanza digital de precisión obteniendo el peso en gramos de materia seca (gMS). Estas variables están basadas en los protocolos estandarizados de Pérez-Harguindeguy et al. (2013).

Tasa crecimiento relativo (TCR)

El crecimiento compensatorio (sobrecompensación, compensación exacta y sub compensación) se evaluó a través de la TCR utilizando la fórmula de Hoffmann y Poorter (2002).

$$TCR = \frac{(\ln MS_f - \ln MS_i)}{t_2 - t_1} EC_1$$

Donde $\ln MS_f$ y $\ln MS_i$ son los promedios del logaritmo natural de la materia seca (g) final e inicial, respectivamente y $t_2 - t_1$ es la diferencia de tiempo (días) entre dos cortes sucesivos.

Potencial hídrico

Para medir el potencial hídrico (MPa) se utilizó una bomba de presión Scholander Modelo 3005, SoilMoisture Equipment Corp., Santa Barbara, CA, USA (Ritchie y Hinckley 1975). Las mediciones se realizaron entre las 10:00 y las 14:00 h en hojas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013), a los 60 y 120 días después de haber iniciado el experimento. Por lo tanto, se usaron tres repeticiones cada una formada por tres hojas seleccionadas aleatoriamente de las macetas y colectadas en dos momentos durante el experimento para un total de 144 hojas.

Análisis estadístico

Para conocer el efecto de la defoliación, del régimen hídrico y de la procedencia en cada una de las características evaluadas de las plantas, se utilizó un modelo lineal mixto ajustado por máxima verosimilitud restringida. En todos los casos, la defoliación, el régimen hídrico y la procedencia fueron considerados como factores fijos y la maceta como factor de efecto aleatorio. El modelo completo consistió en el ajuste de efectos principales e interacciones de segundo orden de los factores antes mencionados. Después del ajuste del modelo, se realizó análisis de residuales para detectar violaciones a los supuestos de homocedasticidad y normalidad por medio de inspección visual de gráficos. Para remediar las violaciones a los supuestos anteriores, se incluyó en cada modelo una estructura de función de varianza que permitiera diferentes varianzas por estrato.

En todos los casos, después de ajustar el modelo completo, los términos no significativos fueron removidos paso a paso y los submodelos fueron comparados usando la prueba de razón de verosimilitud y el criterio de información de Akaike (AIC) como medida para comparar el ajuste de los diferentes modelos. El modelo con AIC más bajo se consideró ser el modelo más parsimonioso.

Fueron realizadas comparaciones múltiples usando la prueba de Tukey. Todos los análisis fueron realizados con el software estadístico R (R CoreTeam 2018).

Resultados

Producción de materia seca por planta

Las plantas de *P. notatum* sometidas a estrés hídrico disminuyeron su biomasa aérea en un 15 % en relación a las plantas sin estrés hídrico ($p=0.001$) (Fig. 1). No obstante, la biomasa aérea de las plantas no fue afectada por la defoliación ($p=0.337$) y el lugar

de procedencia ($p=0.453$). Por otra parte, la biomasa de rizomas de las plantas defoliadas se redujo en un 28% ($p<0.001$) en relación a las plantas no defoliadas (Fig. 2a). Así mismo, la biomasa de rizomas de las plantas sometidas a estrés hídrico disminuyó en un 10 %, en comparación con las plantas sin estrés hídrico ($p=0.033$) (Fig. 2 b).

El efecto de la defoliación sobre la biomasa de raíces se mostró dependiente del régimen hídrico aplicado. Así, mientras la biomasa de raíces de las plantas defoliadas es similar, independientemente del régimen hídrico ($p=0.494$), bajo condiciones de estrés hídrico las plantas no defoliadas presentaron una reducción de su biomasa radicular ($p=0.009$) con respecto a las plantas sin estrés hídrico (Fig. 3).

En general, la biomasa total de *P. notatum* se redujo en un 20 % en plantas defoliadas en relación a las plantas no defoliadas ($p<0.001$) (Fig. 4a). También, las plantas en condiciones de estrés hídrico presentaron una disminución del 10 % en su biomasa total ($p=0.010$) en comparación con las plantas sin estrés (Fig. 4b).

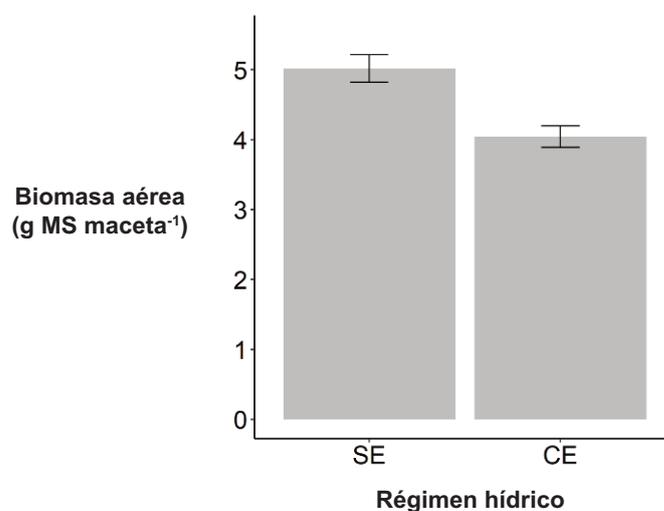


Figura 1. Biomasa aérea de *P. notatum* en función del régimen hídrico; SE (sin estrés), CE (con estrés). Las barras de error representan el error estándar.

Figure 1. Aerial biomass of *P. notatum* depending on the water regime; SE (without stress), CE (with stress). Error bars represent standard error.

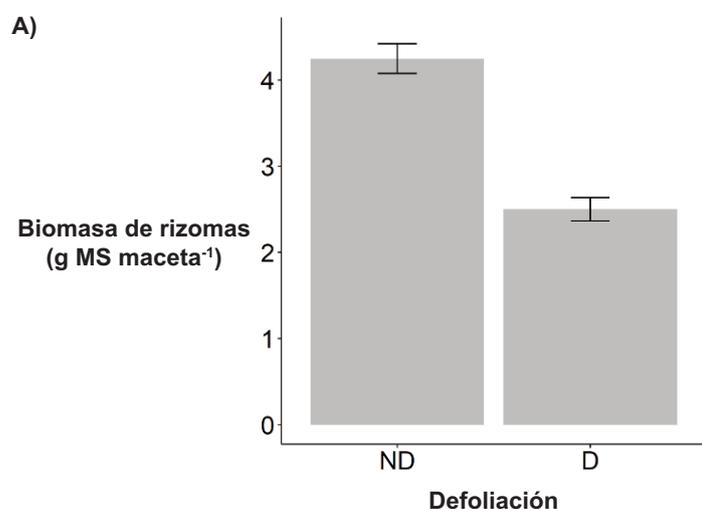
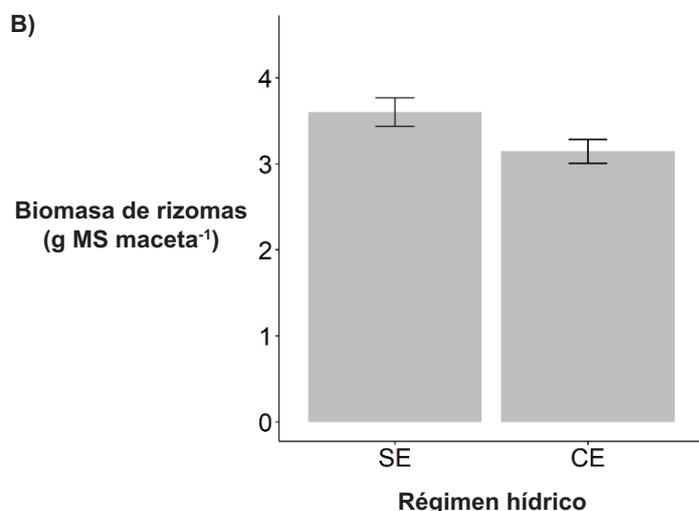


Figura 2. Biomasa de rizomas de *P. notatum* en función de (a) la defoliación y (b) el régimen hídrico. ND (no defoliadas) D (defoliadas), SE (sin estrés), CE (con estrés). Las barras de error representan el error estándar.

Figure 2. Rhizome biomass of *P. notatum* depending on (a) defoliation and (b) water regime. ND (not defoliated) D (defoliation), SE (without stress) CE (with stress). Error bars represent standard error.



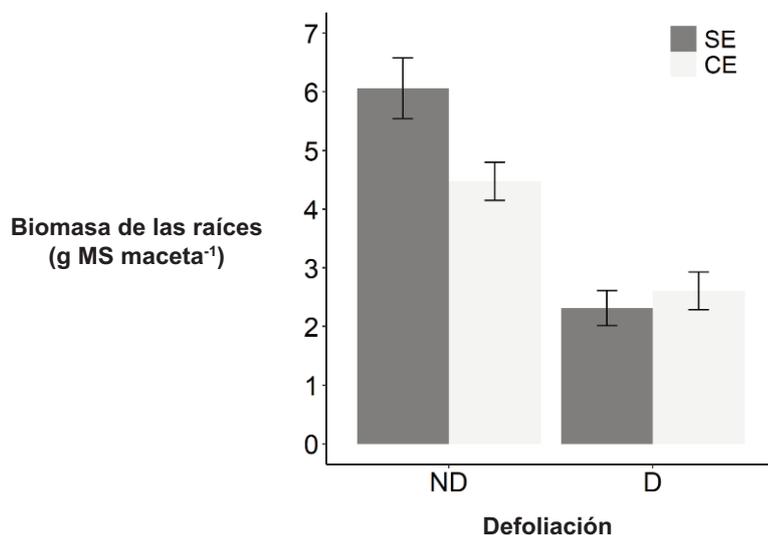


Figura 3. Biomasa de raíces de *P. notatum* en función de la defoliación y el régimen hídrico. ND (no defoliadas), D (defoliadas), SE (sin estrés), CE (con estrés). Las barras de error representan el error estándar.

Figure 3. Root biomass of *P. notatum* depending on defoliation and water regime. ND (not defoliated) D (defoliation), SE (without stress) CE (with stress). Error bars represent standard error.

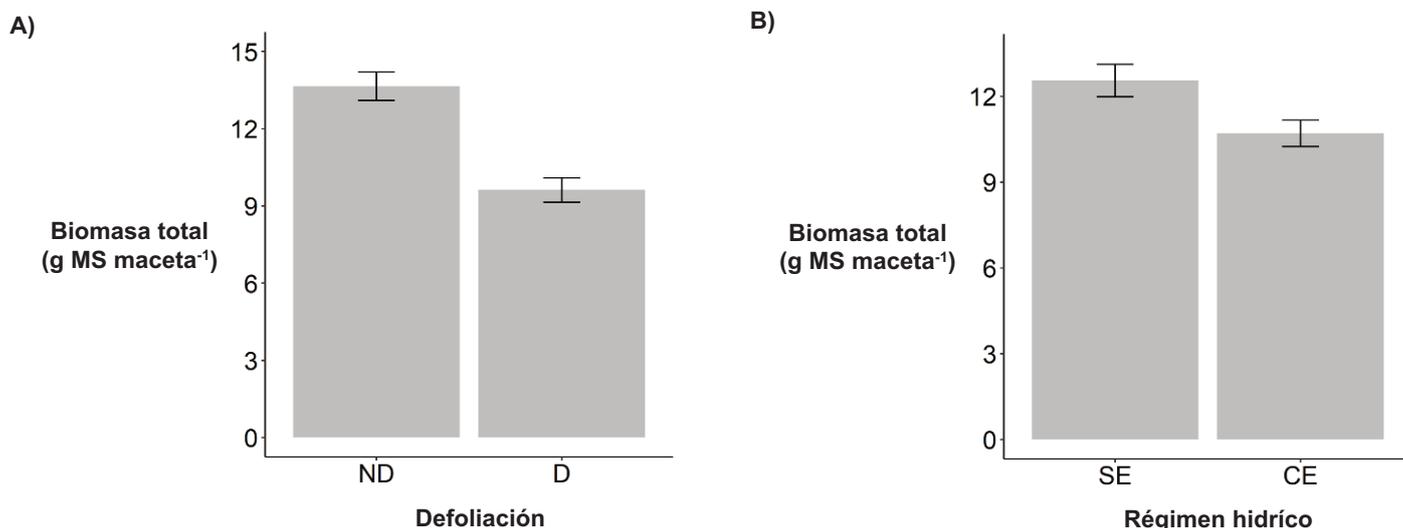


Figura 4. Biomasa total de *P. notatum* en función de (a) la defoliación y (b) el régimen hídrico; ND (no defoliadas), D (defoliadas), SE (sin estrés), CE (con estrés). Las barras de error representan el error estándar.

Figure 4. Total biomass of *P. notatum* depending on (a) defoliation and (b) water regime; ND (not defoliated) D (defoliation), SE (without stress) CE (with stress). Error bars represent standard error.

Tasa de crecimiento relativo (TCR)

El efecto de la defoliación sobre la tasa de crecimiento relativo está en dependencia de las procedencias ($p=0.011$). Las plantas defoliadas de Muy Muy mostraron una sobrecompensación, en cambio las plantas defoliadas de Rivas presentaron una compensación parcial (Fig. 5a). No obstante, en condiciones de estrés hídrico todas las plantas presentaron una sub compensación con respecto a aquellas sin estrés hídrico ($p=0.004$) (Fig. 5b).

Potencial hídrico

El efecto de la defoliación sobre el potencial hídrico de las plantas de *P. notatum* depende del régimen hídrico evaluado ($p=0.016$) (Fig. 6). Así, indistintamente del régimen hídrico a las que las plantas fueron sometidas, las plantas defoliadas no mostraron diferencias en el potencial hídrico ($p=0.821$), sin embargo, el potencial hídrico de las plantas no defoliadas y sometidas a estrés fue menor que aquellas plantas sin estrés ($p=0.001$), con valores superiores.

Discusión

El déficit hídrico es el principal factor abiótico que afecta la supervivencia, crecimiento y desarrollo de las plantas. En este estudio las biomásas aéreas, de rizomas y total de *Paspalum notatum* disminuyeron en todos los tratamientos con déficit hídrico y defoliación, presentando una sub compensación. Este mecanismo se puede atribuir a que cuando las plantas tienen poco tiempo para recuperarse la tasa de crecimiento relativo puede disminuir a causa de la defoliación y el déficit hídrico (Oosterheld y McNaughton 1991; Yordanov et al. 2012; Zhao et al. 2008). El estudio de Couso et al (2010) señalaron que el estrés por sequía en *Paspalum dilatatum* afectó su desarrollo y por ende una reducción de su biomasa en macollas. Así mismo, Denton et al (2018) y van Staaldin y Anten (2005) mostraron que plantas de gramíneas defoliadas y de condiciones secas fueron sub-compensadas por la pérdida de productividad en su biomasa. El efecto de estrés por sequía sobre la asignación de biomasa de *Paspalum notatum* se manifestó más en hojas y rizomas.

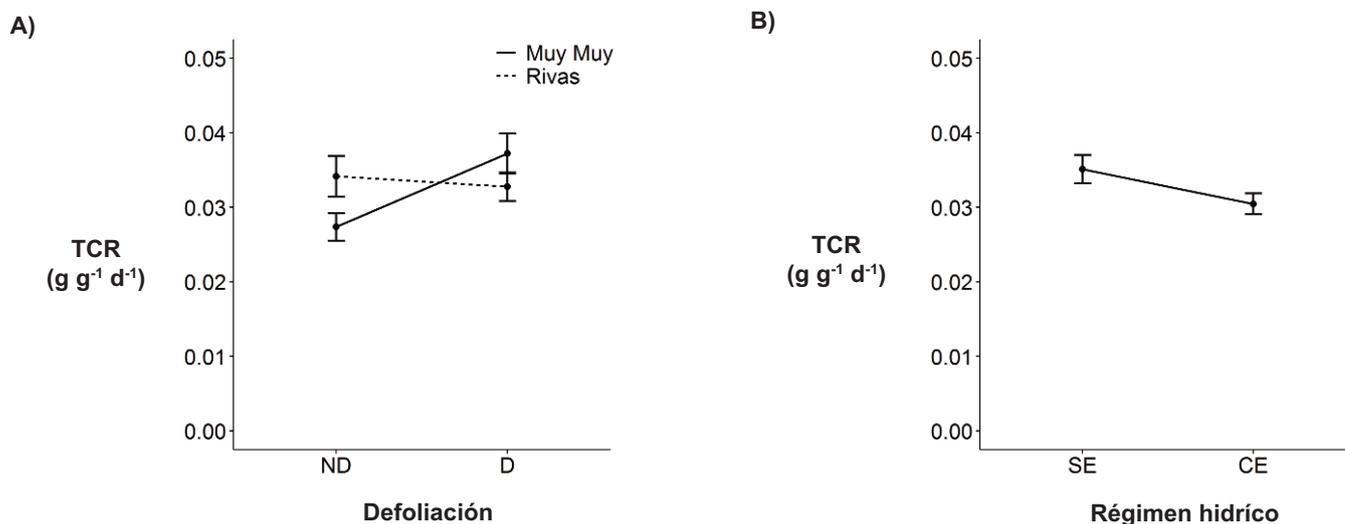


Figura 5. Tasa de crecimiento relativo (TCR) de *P. notatum* en función de (a) la defoliación y las procedencias y (b) del régimen hídrico. ND (no defoliadas), D (defoliadas), SE (sin estrés), CE (con estrés). Las barras de error representan el error estándar.

Figure 5. Relative growth rate (RGR) of *P. notatum* depending on (a) defoliation and originand and (b) water regime; ND (not defoliated) D (defoliation), SE (without stress) CE (with stress). Error bars represent standard error.

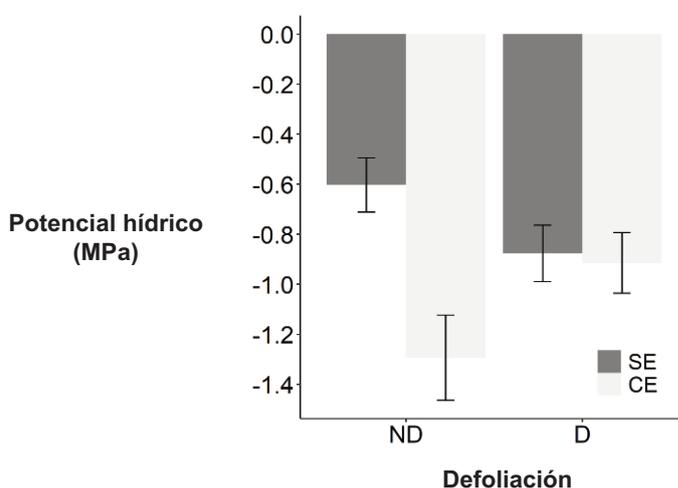


Figura 6. Potencial hídrico de *P. notatum* en función de la defoliación y el régimen hídrico. ND (no defoliadas), D (defoliadas); SE (sin estrés), CE (con estrés). Las barras de error representan el error estándar.

Figure 6. Water potential of *P. notatum* depending on defoliation and water regime. ND (not defoliated) D (defoliation), SE (without stress) CE (with stress). Error bars represent standard error.

No obstante, las plantas defoliadas y con estrés hídrico mostraron una sobre-compensación en la biomasa de raíces. Estudios de Simoes y Baruch (1991) reportaron que el efecto combinado de la defoliación y el estrés hídrico ha sido menos perjudicial para este rasgo, en comparación con una situación en la que los efectos de la defoliación y el estrés hídrico hayan sido evaluados de manera individual. Los diferentes niveles de defoliación y dosis hídricas en gramíneas no han disminuido la producción de biomasa radicular, por el contrario, el crecimiento de la raíz en plantas defoliadas ha sido superior al de las plantas sin defoliación (Dong et al. 2014; Flemmer et al. 2011). Esta asignación de biomasa en la raíz sugiere que *Paspalum notatum* está preparado fisiológicamente para explorar los recursos del suelo y ser tolerante a sequías.

La defoliación favoreció la tasa de crecimiento relativo de *Paspalum notatum* para la procedencia de Muy Muy. Probablemente se atribuya a una mayor reasignación de carbohidratos almacenado desde los órganos del suelo como las raíces y rizomas, así como nutrientes y recursos (Kobe 1997), lo que puede influir en la supervivencia por la inversión en restauración de tejidos después de la defoliación (N'Guessan y Hartnett 2011). Es así, que (Simms 2000;

Wang et al. 2017) indicaron que la tolerancia y la resistencia de las plantas a la herbívora es una característica fenotípica y está en dependencia de su hábitat.

El potencial hídrico en plantas defoliadas presentó valores similares indistintamente del régimen hídrico aplicado. Esta respuesta positiva a la herbívora se ha atribuido a una reducción de la superficie de transpiración de hoja tras la defoliación que conservaría el agua del suelo (Fariaszewska y Staniak 2015). Es por ello, que las plantas pueden soportar el estrés hídrico ajustando los rasgos fisiológicos para mantener el potencial hídrico de los tejidos tan alto como sea posible, así como, un ajuste osmótico para adaptarse a la aridez a corto y largo plazo (Pereira et al. 2017).

Estos resultados son congruentes con los de Flemmer et al (2003), quienes realizaron un estudio en gramíneas perennes nativas encontrando potenciales hídricos similares entre los tratamientos defoliados o no y con diferentes niveles hídricos. Sin embargo, otros estudios han reportado potenciales hídricos más negativos en plantas defoliadas y con estrés hídrico (Dong et al. 2014; Veldhuis et al. 2014). Es así, que según Denton et al (2018) los efectos de la defoliación bajo estrés hídrico podrían ser causados por un menor crecimiento de las plantas estresadas hídricamente.

Conclusión

La sequía es un factor determinante que modifica la capacidad compensatoria de *Paspalum notatum* sometidas a defoliación, por lo que las plantas defoliadas y de procedencia de Muy Muy presentan una sobre-compensación en relación a las plantas no defoliadas y de procedencia de Rivas.

Contribución de los autores

Verónica Ruiz: Administración del proyecto, Adquisición de fondos, Investigación, Visualización, Conceptualización y Redacción – borrador original. Lester Rocha: Conceptualización, Metodología, Análisis formal, Supervisión y Curaduría de los datos. Robert Savé: Redacción – Revisión y edición, Supervisión y Validación.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Centro tecnológico Santiago Baldovino (INATEC) de Muy Muy y a la Universidad Internacional de Agricultura y Ganadería (UNIAV), por haber facilitado el material vegetativo del experimento. Este estudio, fue posible al financiamiento de un contrato de beca de fondos para proyectos de investigación (FPI) de la Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua (UNAN Managua) y AEI (España), que en el periodo 2008-2011 posibilitó desarrollar un programa de capacitación científico – técnica y la creación de una estación experimental, “El Limón”, para el estudio del trópico seco en Estelí /UNAN Managua (Nicaragua). AAECI por la construcción de la Estación Experimental de el Limón, que ahora cumple sus primeros 10 años de existencia, y al Convenio de Colaboración UNAN-FAREM / IRTA.

Referencias

- Belsky, A.J. 1986. Does herbivory benefit plants? a review of the evidence. *American Naturalist* 127(6), 870–892. <https://doi.org/10.1086/284531>
- Belsky, A. Joy, Carson, W.P., Jensen, C.L., Fox, G.A. 1993. Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring? *Evolutionary Ecology* 7(1), 109–121.
- Boval, M., Dixon, R.M. 2012. The importance of grasslands for animal production and other functions: A review on management and methodological progress in the tropics. *Animal* 6(5), 748–762. <https://doi.org/10.1017/S1751731112000304>
- Couso, L.L., Gatti, M.L., Cornaglia, P.S., Schrauf, G.E., Fernández, R.J. 2010. Are more productive varieties of *Paspalum dilatatum* less tolerant to drought? *Grass and Forage Science* 65(3), 296–303. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.2010.00748.x>
- Craine, J.M., Ocheltree, T.W., Nippert, J.B., Towne, E.G., Skibbe, A.M., Kembel, S.W., Fargione, J.E. 2012. Global diversity of drought tolerance and grassland climate-change resilience. *Nature Climate Change* 3(1), 63–67. <https://doi.org/10.1038/nclimate1634>
- Denton, E.M., Smith, B.S., Hamerlynck, E.P., Sheley, R.L. 2018. Seedling Defoliation and Drought Stress: Variation in Intensity and Frequency Affect Performance and Survival. *Rangeland Ecology and Management* 71(1), 25–34. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2017.06.014>
- Dong, X., Patton, J., Wang, G., Nyren, P., Peterson, P. 2014. Effect of drought on biomass allocation in two invasive and two native grass species dominating the mixed-grass prairie. *Grass and Forage Science* 69(1), 160–166. <https://doi.org/10.1111/gfs.12020>
- Fariaszewska, A., Staniak, M. 2015. Changes in yield, leaf area and fluorescence chlorophyll parameters of different forage grasses cultivars under drought stress. *Acta Scientiarum Polonorum. Agricultura* 14(4), 27–38.
- Ferraro, D., Oesterheld, M. 2002. Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos* 98, 125–133.
- Flemmer, A.C., Busso, C.A., Fernández, O.A., Montani, T. 2003. Effects of defoliation at varying soil water regimes on aboveground biomass of perennial grasses. *Arid Land Research and Management* 17(2), 139–152. <https://doi.org/10.1080/15324980301583>
- Flemmer, A.C., Busso, C.A., Fernandez, O.A., Montani, T. 2011. Root growth, appearance and disappearance in perennial grasses: Effects of the timing of water stress with or without defoliation. *Canadian Journal of Plant Science* 82(3), 539–547. <https://doi.org/10.4141/p00-189>
- Funes, I., Savé, R., Rovira, P., Molowny, H., Alcañiz, R., Ascaso, J., et al. 2019. Agricultural soil organic carbon stocks in the north-eastern Iberian Peninsula: drivers and spatial variability. *Science of the Total Environment* 668, 283–294.
- Guo, C., Ma, L., Yuan, S., Wang, R. 2017. Morphological, physiological and anatomical traits of plant functional types in temperate grasslands along a large-scale aridity gradient in northeastern China. *Scientific Reports* 7, 40900. <https://doi.org/10.1038/srep40900>
- Hoffmann, W.A., Poorter, H. 2002. Avoiding bias in calculations of relative growth rate. *Annals of Botany* 80, 37–42. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf140>
- Holdridge, L.R. 1982. *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. San José, Costa Rica. Disponible en: <http://www.cct.or.cr/contenido/wpcontent/uploads/2017/11/Ecologia-Basada-en-Zonas-de-Vida-Libro-IV.pdf>
- Jones, H.G. 1992. *Plants and Microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kobe, R.K. 1997. Asignación de carbohidratos al almacenamiento como base de variación interespecifica en la supervivencia de los retoños y crecimiento. *Oikos* 80: 226–233
- Kozlowski, T.T., Kramer, P.J., Pallardy, S.G. 1991. *The physiological ecology of woody plants*. Academic Press, Toronto, Canadá.
- Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York, Estados Unidos.
- Machado, R., Suárez, J., Alfonso, M. 2012. Caracterización morfológica y agroproductiva de procedencias de *Ricinus communis* L. para la producción de aceite. *Pastos y Forrajes* 35(4), 381–392. Retrieved from http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0864-03942012000400003
- N’Guessan, M., Hartnett, D.C. 2011. Differential responses to defoliation frequency in little bluestem (*Schizachyrium scoparium*) in tallgrass prairie: Implications for herbivory tolerance and avoidance. *Plant Ecology* 212(8), 1275–1285. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9904-4>
- O’Toole, D., Aguilar-Støen, M. 2013. Ecología histórica de la ganadería y usos de la tierra asociados en Muy Muy y Belén, Nicaragua. *Agroforestería en las Américas* 50–2013.
- Oesterheld, M., McNaughton, S.J. 1991. Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia* 85, 305–313.
- Pereira, J.C., Gomes, F.K., Oliveira D.B.L, M., Lara, M.A.S., Bernardes, T.F., Casagrande, D.R. 2017. Defoliation management affects morphogenetic and structural characteristics of mixed pastures of brachiaria grass and forage peanut. *African Journal of Range and Forage Science* 34(1), 13–19. <https://doi.org/10.2989/10220119.2017.1315960>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jau-reguiber, P., et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. CSIRO. Retrieved from the University of Minnesota Digital Conservancy, <https://hdl.handle.net/11299/177647>.
- Peters, M., Franco, L.H., Schmidt, A., Hincapié, B. 2011. Especies forrajeras Multipropósito: Opciones para productores del trópico Americano. *Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT)*, 212. Retrieved from http://ciat-library.ciat.cgiar.org/Forrajes_Tropicales/pdf/Books/Especies_Forrajerias_MultipropositoTropicoAmericano.pdf
- R CoreTeam 2018. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria. Disponible en: <https://www.R-project.org>
- Ramula, S., Paige, K., Lennartsson, T., Tuomi, J. 2019. Overcompensation: a 30-year perspective. *Ecology* 100(5), 1–6. <https://doi.org/10.1002/ecy.2667>
- Ritchie, G., Hinckley, T. 1975. The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Advances in Ecological Research* 9: 165–254.
- Simms, E.L. 2000. Defining tolerance as a norm of reaction. *Evolutionary Ecology* 14, 563–570.

- Simoes, M., Baruch, Z. 1991. International Association for Ecology Responses to Simulated Herbivory and Water Stress in Two Tropical C4 Grasses. *Oecologia* 88(2), 173–180.
- Turner, N.C. 1986. Adaptation to water deficits: a changing perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 13: 175-190.
- van Staalduinen, M.A., Anten, N.P.R. 2005. Differences in the compensatory growth of two co-occurring grass species in relation to water availability. *Oecologia* 146(2), 190–199. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0225-y>
- Veldhuis, M.P., Howison, R.A., Fokkema, R.W., Tielens, E., Olf, H. 2014. A novel mechanism for grazing lawn formation: Large herbivore-induced modification of the plant-soil water balance. *Journal of Ecology* 102(6), 1506–1517. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12322>
- Wang, D., Du, J., Zhang, B., Ba, L., Hodgkinson, K.C. 2017. Grazing Intensity and Phenotypic Plasticity in the Clonal Grass *Leymus chinensis*. *Rangeland Ecology and Management* 70(6), 740–747. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2017.06.011>
- Yordanov, I., Velikova, V., Tsonev, T. 2012. Plant Responses to Drought, Acclimation, and Stress Tolerance. *Photosynthetica* 38(2):171-186. <https://doi.org/10.1023/A:1007201411474>
- Zhao, W., Chen, S.P., Lin, G.H. 2008. Compensatory growth responses to clipping defoliation in *Leymus chinensis* (Poaceae) under nutrient addition and water deficiency conditions. *Plant Ecology* 196(1), 85–99. <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9336-3>