

Supervivencia y crecimiento de plántulas de especies leñosas del Chaco Árido sometidas a remoción de la biomasa aérea

ALICIA H BARCHUK ^{1,✉}, ELENA B CAMPOS ¹, CAROLINA OVIEDO ¹ &
MARÍA DEL PILAR DÍAZ ²

1. *Ecología Agrícola, Fac. de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina*

2. *Estadística y Bioestadística, Facultad de Ciencias Médicas, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina*

RESUMEN. La capacidad de rebrote es una característica común en especies leñosas que forman banco de plántulas que asegura la supervivencia ante la pérdida eventual de la biomasa aérea. Analizamos el efecto de la remoción total de la biomasa aérea sobre la supervivencia y el crecimiento de las plántulas de 14 especies leñosas del Chaco Árido con el objetivo de evaluar su aptitud para formar banco de plántulas. Las especies seleccionadas difieren en su persistencia foliar (caducifolias y perennifolias) y filiación filogenética (leguminosas y no leguminosas). Semillas de las 14 especies fueron sembradas en invernadero y a las 12 semanas se practicó la remoción de la parte aérea en un subgrupo de las plántulas emergidas. Se midieron la tasa de emergencia, la supervivencia pos-remoción, así como otras variables relacionadas con el crecimiento: biomasa total, biomasa de raíz y tallo, área foliar, longitud de raíz y altura de tallo. La tasa de emergencia fue superior en las plántulas de especies caducifolias, especialmente en las leguminosas. Dentro de cada tratamiento (testigo y remoción) se identificaron grupos de especies teniendo en cuenta la capacidad de crecimiento (en el caso del testigo) y de rebrote (en el caso del tratamiento remoción). El efecto de la persistencia foliar sobre la tasa de crecimiento fue significativamente superior en las especies leguminosas. La remoción de la parte aérea afectó negativamente las probabilidades de supervivencia de todas las especies, aunque en grado variable. El 50% de las especies presentó capacidad de rebrote, pero dentro de éstas no todas las plántulas lograron rebrotar. La capacidad de rebrote aparece tanto en arbustos caducifolios (especialmente leguminosas) como en perennifolios esclerófilos. Sin embargo, ambos grupos responden de forma diferente en cuanto al crecimiento y relación raíz/tallo. Las diferencias debidas a efectos de familia (Fabaceae y no Fabaceae) y la persistencia foliar (caducifolia y perennifolia) se hicieron más notorias, bajo los tratamientos de remoción. Los datos indicarían que la remoción de la parte aérea estimula la longitud de la raíz en la mayoría de las especies que rebrotan, de forma que la energía que la planta dedica a producir raíz es a costa de un menor crecimiento aéreo y permitiría la supervivencia en ambientes con estrés o perturbaciones.

[Palabras clave: regeneración, rebrote, banco de plántulas, esclerófilas, decíduas, Fabaceae, no-Fabaceae, simulación de herbivoría]

ABSTRACT. Survival and growth of woody species seedlings from Arid Chaco after aerial biomass removal: It has been postulated that seedlings of the main woody species from the Arid Chaco exhibit differences in survival and growth when renewal buds are totally removed, and that the responses depend on their leaf life span (deciduous or evergreen plants) and phylogeny (leguminous or non-leguminous families). Seeds of 14 shrub and tree species were planted in individual pots under greenhouse conditions. The effect of the total removal of aerial biomass on 12-weeks seedlings was compared with a control situation. Variables such as post-emergence

✉ Ecología Agrícola, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba. CC. 509, 5000 Córdoba.
abarchuk@agro.uncor.edu

Recibido: 1 de julio de 2004; Fin de arbitraje: 26 de agosto de 2004; Revisión recibida: 14 de febrero de 2006; Aceptado: 10 de junio de 2006

and post removal survival were considered for the study, as well as variables related to growth: total biomass, root and stem biomass, leaf area, root length and stem height. Emergence (rate) of seedlings was higher in deciduous species, especially leguminous. Seedling growth before treatment was higher in leguminous species and independent of leaf life span. Aerial part removal had a negative effect on survival chances of all species. Species were grouped according to the effect of the treatment on survival and growth: low negative effect, medium negative effect and no survival at all. Seedling resprouting occurred in 50% of the species studied, with a limited proportion of resprouting within each species. Both types of shrub species, leguminous-deciduous and sclerophyllous-evergreen, show resprouting ability at seedling stage, but respond differently in their growth and root/stem relationship. Differences determined by phylogenetic effect (leguminous and non-leguminous) and leaf phenology (deciduous and evergreen) were more relevant after removal treatments. The information would indicate that the removal of the air part stimulates the length of the root in the majority of the species that resprout, so that the energy that the plant dedicates to producing root is at the cost of a minor air growth and allows the survival in environments with stress or disturbances.

[Keywords: regeneration, resprouting, seedling bank, sclerophyllous evergreen, deciduous, Fabaceae, non-Fabaceae, simulated herbivory]

INTRODUCCIÓN

La vegetación típica de la región del Chaco Árido es el Bosque xerófilo estacional ($P = 400$ mm, $T = 19^{\circ}\text{C}$) que se caracteriza por presentar un estrato arbóreo con emergentes dispersos y un estrato arbustivo continuo (Morello et al. 1977; Cabido et al. 1993). Este bosque se extiende al oeste de los sistemas serranos de Córdoba constituyendo el Distrito Chaqueño Occidental (Luti et al. 1979). En estos ecosistemas co-ocurren especies perennifolias y caducifolias al igual que en otros ecosistemas neotropicales secos estacionales (Eamus 1999). Se ha descrito un patrón general que indica que las especies perennifolias predominan en los ambientes méxicos y las caducifolias incrementan en importancia hacia los ambientes xéricos (Aerts 1995; Eamus 1999).

En las comunidades leñosas de ambientes áridos, la forma de vida arbustiva es la más frecuente. Esta forma de vida está considerada como respuesta evolutiva a una compleja interacción de factores causantes de estrés (Candell & Zedler 1995). Los arbustos, en ambientes con deficiencia hídrica, presentan numerosas adaptaciones relacionadas con los órganos foliares (Rundel 1991) y con las estrategias de regeneración (James 1984). Dentro del primer grupo de adaptaciones están la esclerofilia (Turner 1994), los ángulos foliares (Ehleringer & Comstock 1987) y reducción de la absorban-

cia por cambios de color, pubescencia, etc. (Rundel 1991). Dentro de las especies leñosas se pueden distinguir dos grupos funcionales definidos por su longevidad foliar: caducifolias, aquellas plantas cuyas hojas duran menos de un año, y perennifolias con hojas de longevidad superior al año.

Ambos grupos presentan, por lo general, características ecofisiológicas muy contrastadas (Chabot & Hicks 1982; Kikuzawa 1991; Aerts 1995; Larcher 2003). Así, las especies con menor longevidad foliar (caducifolias) suelen presentar unas tasas altas de fotosíntesis, una concentración alta de nitrógeno en hoja, y área específica foliar elevada (Reich et al. 1992; Aerts 1995; Reich et al. 1997; Wright et al. 2004). En consecuencia, las plantas caducifolias suelen crecer más rápidamente que las perennifolias (Reich et al. 1992; Antúnez et al. 2001).

Un segundo grupo de adaptaciones de las plantas en ambientes áridos está relacionado con las estrategias de regeneración. La regeneración vegetativa ha sido descrita como un importante componente en los procesos de recuperación de los bosques neotropicales secos vecinos al Chaco húmedo (Kammesheidt 1999). La capacidad de persistir como adultos a través de rebrotes es muy común en plantas leñosas de familias, como por ejemplo Fabaceae (*Prosopis* sp., *Acacia* sp.), Zygophyllaceae (*Larrea* sp.) y Solanaceae (*Lycium* sp.) (Morillo 1951; Boo et al. 1997; Moglia & Jofre 1998;

Martínez-Carretero & Dalmasso 2002) del Chaco Árido y del Monte. La posesión de estructuras de regeneración vegetativa producidas ontogénicamente se ha asociado con la presencia en tiempo evolutivo de incendios recurrentes o períodos de sequía extensos (Wells 1968; Keeley & Zedler 1978; James 1984; Keeley 1992). La división del tallo posibilita que parte de la planta sobreviva y se reproduzca en un micro-hábitat más favorable (Schenk 1999). Por último, la capacidad de rebrotar constituye una adaptación muy extendida, tanto a nivel filogenético como geográfico, que hace posible la persistencia de los individuos tras perturbaciones como una herbivoría intensa u otras condiciones adversas (nicho de persistencia, Bond & Midgley 2001). Las especies que rebrotan destinan muchos recursos para formar tejidos de almacenamiento radical especializado y costoso (Chapin et al. 1990), y es de esperar que en el estado de plántula ya comience tal diferenciación (Bell & Pate 1996; Bell & Ojeda 1999).

En las zonas áridas, la reproducción a partir de semillas presenta generalmente fuertes limitaciones. Pocas especies forman un banco de semillas persistente (Marone et al. 1998). En la etapa de plántula, etapa de mayor riesgo y fragilidad, diversos factores limitantes como la deficiencia hídrica, las altas temperaturas y la depredación pueden afectar la sobrevivencia y el establecimiento (Kitajima & Fenner 2000). En estos casos, la persistencia puede deberse casi exclusivamente a la regeneración vegetativa (Maun 1994) que asegura la reposición inmediata de tejido y el reestablecimiento del genotipo "paterno" después que el dosel de una planta perenne ha sido total o parcialmente destruida (James 1984).

En ambientes áridos, las especies de larga vida que presentan la posibilidad de rebrotar después de una perturbación y que presentan tamaños pequeños, se relacionan normalmente con la estrategia de "banco de plántulas" (Keeley 1992; Espelta et al. 1995; García-Fayos & Verdú 1998; Barchuk & Díaz 1999). La acumulación de individuos en el banco de plántulas es debida a una alta supervivencia en este estado y a la baja probabilidad de transición hacia clases de tamaño superior (Silvertown et al. 1993). Las plántulas de ambiente áridos pueden estar expuestas a diferentes condicio-

nes de estrés o perturbaciones (tales como un herbivorismo intenso, escasez de agua o nutrientes, etc) que las conduzcan a una situación de crecimiento impedido o pérdida de biomasa aérea, por lo que deberían presentar mecanismos, como la capacidad de rebrote, que aseguren su supervivencia. En el Chaco Árido se ha mencionado una importante acumulación de individuos de pequeño tamaño para algunas especies (Barchuk & Díaz 1999) indicando la existencia de un banco de plántulas.

Existen pocos estudios que evalúen comparativamente la capacidad de rebrote de especies caducifolias y perennifolias provenientes de un ambiente con alta deficiencia hídrica desde los primeros estadios de plántulas o juveniles. En el presente estudio se analizan la capacidad de rebrote y los rasgos de crecimiento de plántulas de 14 especies arbustivas y arbóreas del Chaco Árido, caducifolias-leguminosas, caducifolias no leguminosas y perennifolias-esclerófilas, crecidas en invernáculo y sometidas a remoción total de la parte aérea. La lista de especies fue elegida en función de que son las más abundantes en estas comunidades y más fácilmente se recuperan después de una perturbación (Cabido et al. 1994). Se predice que una alta proporción de especies regeneran el tejido perdido, independientemente de la persistencia foliar y de la filiación filogenética, pero que los rasgos morfológicos de crecimiento sí se relacionan con las adaptaciones foliares y la filiación filogenética.

MÉTODOS

Diseño del experimento

Se seleccionaron 14 especies leñosas, entre caducifolias-leguminosas, caducifolias-no leguminosas y perennifolias-esclerófilas, nativas del Chaco Árido (Tabla 1) provenientes de la Reserva Forestal Chancaní (provincia de Córdoba, Argentina). Esta Reserva se encuentra en la región del Chaco Árido (Morello et al. 1977) en la provincia fitogeográfica del Chaco (Cabrera 1976). El clima es árido, la precipitación media anual varía entre 350 a 500 mm distribuida en los meses de verano. La temperatura media es 19.5°C y el déficit hídrico es en promedio de 650 mm/año (Capitanelli 1979).

Tabla 1. Rasgos de las 14 especies más conspicuas del Chaco Árido. P: perennifolia-esclerófila, C: caducifolia, Au: arbusto, Am: árbol menor, Al: árbol.**Table 1:** Traits of 14 more conspicuous species of Arid Chaco. P: sclerophyllous evergreen, C: deciduous, Au: shrub, Am: small tree and Al: tree.

Especie	Familia	Grupo	Forma de vida	Tamaño de semilla: ancho, largo y espesor (mm)	Presencia de nódulos	Tipo de fruto
<i>Maytenus spinosa</i> (Griseb.) Lourteig & O'Donnell	Capparidaceae	P-NL	Au	1.05	No	Cápsula
				1.33		
				0.62		
<i>Condalia microphylla</i> Cav.	Ramnaceae	P-NL	Au	2.68	No	Drupa
				5.77		
				2.83		
<i>Larrea divaricata</i> Cav	Zygophyllaceae	P-NL	Au	1.63	No	Cápsula
				4.56		
				0.95		
<i>Acacia furcatispina</i> Burk.	Mimosaceae	C-L	Au	4.97	Pocos	Vaina
	Fabaceae					
	7.12					
<i>Ziziphus mistol</i> Griseb.	Ramnaceae	C-NL	Al	1.54	No	Drupa
				4.06		
				5.52		
<i>Cercidium praecox</i> (Ruiz & Pav.) Harms	Fabaceae	C-L	Am	1.57	Pocos	Vaina seca dehiscente
	Caesalpinoideae					
	4.26					
<i>Acacia caven</i> (Mol.) Molina	Fabaceae	C-L	Am	8.27	Muchos	Vaina seca
	Mimosaceae					
	6.03					
<i>Acacia praecox</i> Grises.	Fabaceae	C-L	Au	7.63	Pocos	Vaina seca dehiscente
	Mimosaceae					
	6.89					
<i>Acacia aroma</i> Hook. & Arn.	Fabaceae	C-L	Am	1.98	Ab	Vaina pulposa
	Mimosaceae					
	5.50					
<i>Celtis pallida</i> Torr.	Ulmaceae	C-NL	Au	6.47	No	Drupa
				2.95		
				3.57		
<i>Geoffroea decorticans</i> (Hook. & Arn) Burkart	Fabaceae	C-L	Am	2.54	Muchos	Drupa
	Caesalpinoideae					
	5.28					
<i>Prosopis flexuosa</i> DC.	Fabaceae	C-L	Al	12.18	Muchos	Vaina pulposa
	Mimosaceae					
	4.43					
<i>Lycium elongatum</i> Miers	Solanaceae	C-NL	Au	6.22	No	Drupa
				2.15		
				0.85		
<i>Lycium ciliatum</i> Schlecht.	Solanaceae	C-NL	Au	1.23	No	Drupa
				0.52		
				0.85		
				0.52		

Las semillas fueron recolectadas en el campo de la Reserva Forestal Chancaní (31°22' S; 65°29' W) en enero de 2001. Se seleccionaron frutos de apariencia sana de por los menos diez individuos de cada especie. Los frutos fueron conservados en lugares frescos y secos

y luego fueron extraídas las semillas manualmente. Todas las especies de la Tabla 1, a excepción de *G. decorticans*, tienen cotiledones epigeos y poseen algún tipo de protección mecánica de la semilla, ya sea una endocarpo leñoso o un endosperma esclerosado.

Para facilitar la germinación, las semillas fueron escarificadas mecánicamente y sumergidas en agua a 80°C durante 10 a 15 min. En octubre de 2001, las semillas se sembraron en invernáculo en potes de 15 cm de diámetro y 30 cm de profundidad, rellenos con una mezcla de tierra rica en materia orgánica y arena en una proporción de 3:1. Se sembraron 81 semillas de cada especie, a menos de 1 cm de la superficie, de manera completamente aleatorizada. Los potes fueron regados regularmente con agua no mineral escasamente clorada (de grifo).

A las 12 semanas se asignaron, también bajo un diseño completamente aleatorizado, dos tratamientos: remoción total de la biomasa aérea, con corte debajo del nudo cotiledonar (R), y testigo (T), sin remoción. Se registró la supervivencia (variable binaria 0 y 1) cada 15 días y se consideró como muertos los hipocótilos secos que no rebrotaron hasta el tercer mes de observación.

Al final del experimento (100 días posteriores a la remoción), se evaluaron las variables de crecimiento. Para ello se desenterraron todas las plántulas, se lavaron las raíces con agua corriente para eliminar los restos de sustrato, y se midió la longitud de los tallos y raíces. Para estimar la relación entre la biomasa de la raíz y la biomasa del tallo, se separaron ambas partes y se determinaron los pesos secos, previo secado a 80°C durante 48 hs.

Para estimar el área foliar de cada plántula, se contó el número de hojas presentes, distinguiendo tres tamaños de hoja (pequeño, mediano y grande). El área foliar se determinó para una muestra de tres plántulas por especie teniendo en cuenta las tres categorías de tamaños. Se digitalizaron las áreas de referencia y mediante software Hoja, INTA (Verga 1991) se estimó el área foliar. Se calculó un área media para cada categoría de tamaño de hoja (pequeño, mediano y grande) y luego se calculó el área foliar total de cada plántula, multiplicando las áreas medias por el número de hojas que tenía cada tamaño.

A nivel de semilla se evaluaron tres variables alométricas: ancho, largo y espesor a fin de verificar diferencias entre tres grupos de especies: caducifolia leguminosas, perennifolias esclerófilas, y caducifolias no leguminosas y que pudiesen trasladarse a nivel de plántula.

Tratamiento estadístico

El análisis de la supervivencia fue dividido en dos partes. En la primera, se evaluó el comportamiento de las especies antes de la ejecución del tratamiento de remoción, i.e. hasta los primeros 84 días; esto se realizó con el objetivo de detectar patrones de emergencia o supervivencia en ausencia de perturbaciones que pudieran estar asociados con la persistencia foliar y/o a la familia a la cual pertenecen las especies. Posteriormente, se analizó la supervivencia tras la remoción. Para ambos análisis fueron utilizados modelos para datos longitudinales.

Dado que la variable "respuesta supervivencia" fue definida binaria, fueron utilizados modelos de regresión logística (McCullagh & Nelder 1989) incorporando un criterio de clasificación de las observaciones, es decir, los tratamientos con dos niveles (testigo y remoción). Como las series de datos fueron longitudinales (proviene de las mismas unidades), no existía independencia entre las respuestas por lo que fue necesario incorporar esta característica al modelo introduciendo una estructura de correlación determinada para las observaciones a lo largo del tiempo (Liang & Zeger 1986). Estos modelos multivariados fueron estimados mediante ecuaciones de estimación generalizadas (GEE). La función de enlace fue la función logística para facilitar la interpretación de los parámetros (Díaz & Demétrio 1998). En efecto, dado que el *logit* es un cociente de probabilidades, este modelo estima los *log* de los *odds ratio* (medidas de asociación) en relación a un nivel impuesto como referencia (*baseline*), lo que en nuestro caso fue el tratamiento testigo. Luego, usando transformación exponencial, esta metodología permitió obtener el modelo que predice los *odds ratio* directamente (Stokes et al. 1995). Para la estimación de contrastes de interés entre especies, fueron adoptados como *baseline* algunas de éstas en cada una de las dos etapas.

Como análisis secundario se llevó a cabo un análisis comparativo entre grupos de especies en función de los valores estimados de los *odds ratio* para el tratamiento testigo. Se definió el grupo de pertenencia según una escala ordinal de intensidad de asociación definida arbi-

trariamente. Así, el grupo I estuvo constituido por las especies con valores inferiores (negativos o cercanos a cero) de *odds ratio*, el grupo II por valores intermedios, y el grupo III conteniendo las especies que presentaron los valores superiores de este estadístico.

Las variables relacionadas con el crecimiento (peso de raíz y tallo, longitud de raíz y tallo, y área foliar) fueron analizadas mediante el uso de técnicas multivariadas en dos etapas sucesivas. Se agruparon las especies y los datos fueron las variables medidas en ellas tanto antes como después de la remoción en dos agrupamientos distintos. En primer lugar, se identificaron las variables que más aportaban a la discriminación de los niveles ensayados (remoción y control) utilizando funciones discriminantes canónicas (Johnson & Wichern 1992) una vez estandarizadas las variables. En una segunda etapa, con vistas a la caracterización de grupos semejantes de especies, se utilizó como información la matriz resultante de la etapa anterior, la cual fue sometida a análisis de agrupamiento no jerárquico, denominado *K-means* (MacQueen 1967). Este método utiliza un algoritmo que asigna cada observación al grupo que posee el centroide (media) más cercano.

Para la comparación de los tres grupos de especies (1 = caducifolias leguminosas, 2 = perennifolias esclerófilas, y 3 = caducifolias no leguminosas), fueron ajustados modelos de análisis de la varianza y utilizadas pruebas *a posteriori* de Tukey (para tamaños diferentes de muestras).

RESULTADOS

Emergencia y crecimiento antes de la remoción y crecimiento de las plantas sin remoción

Las tasas de emergencia inicial fueron significativamente diferentes con respecto a los grupos fenológicos (*odds ratio* = -1.14 ± 0.14, *p*-valor = 0.0001, perennifolias como *baseline*), indicando que las especies caducifolias presentan aproximadamente tres veces más probabilidad de adelantar la germinación y formar parte del grupo de emergidos que las perennifolias. Considerando la pertenencia a la familia

leguminosa, se observó que las mismas tuvieron 1.22 veces más probabilidad que las no-leguminosas (*odds ratio* = 0.196 ± 0.12; *p*-valor = 0.10) de emerger.

Dentro del grupo de leguminosas, se encontraron diferencias en la emergencia entre especies (tabla 2a), destacando *P. flexuosa* frente al resto. Así, ésta presentó aproximadamente 50 veces más probabilidades de emerger antes que *A. caven*, 33 veces con respecto a *A. aroma*, 14 veces con respecto a *C. praecox* y *G. decorticans* y seis veces más con respecto a *A. praecox* y *A. furcatispina*.

Para el análisis de las especies no leguminosas (Tabla 2b), se estableció como referencia una especie esclerófila perennifolia, *L. divaricata*, de presencia significativa en los ambientes

Tabla 2. Análisis de las tasas de emergencia a través de: (a) valores estimados de *odds ratios* de las especies caducifolias - Fabaceae a los 45 días de emergencia y *p*-valores considerando a *P. flexuosa* como *baseline*; (b) Valores estimados de *odds ratio* y *p*-valores para las especies no Fabaceae considerando a *L. divaricata* como *baseline*.

Table 2. Rate emergence analysis through: (a) *odds ratios* estimates and *p*-values for Fabaceae and deciduous species, considering *P. flexuosa* as *baseline*; (b) *Odds ratios* estimates and *p*-values for non Fabaceae species, considering *L. divaricata* as *baseline*.

Especie	Odds ratio	p-valor
(a) Fabaceae		
<i>A. caven</i>	0.018	< 0.0001
<i>A. aroma</i>	0.024	< 0.0001
<i>C. praecox</i>	0.065	< 0.0001
<i>G. decorticans</i>	0.070	< 0.0001
<i>A. furcatispina</i>	0.179	0.007
<i>A. praecox</i>	0.199	0.0018
<i>P. flexuosa</i>	1.000	-
(b) No-Fabaceae		
<i>C. microphylla</i>	0.110	0.0001
<i>M. spinosa</i>	0.232	0.0001
<i>L. ciliatum</i>	1.700	0.0680
<i>L. elongatum</i>	0.482	0.0052
<i>C. pallida</i>	0.950	n.s.
<i>Z. mistol</i>	0.871	n.s.
<i>L. divaricata</i>	1.000	-

n.s.: no significativo, nivel de significación a igual al 0.05.

estudiados. Dos especies presentaron un patrón muy similar a la citada, *Z. mistol* y *C. pallida*. *L. divaricata* presentó una tasa de emergencia cuatro veces superior con respecto a *M. spinosa* y nueve veces más probabilidad de adelanto en la emergencia que *C. microphylla*, ambas perennifolias también. En cambio, la tasa de emergencia de *Lycium ciliatum* fue del orden de dos veces superior que la de *L. divaricata*. Al considerar la tasa de emergencia de todas las especies y tomando como *baseline* a *L. divaricata*, *P. flexuosa* conservó su primer lugar con respecto a la emergencia y *C. microphylla* el último. Se distinguió un grupo que no se diferenció significativamente de *L. divaricata*, otro que se adelantó en menor medida, y un tercero con un retraso intermedio. Es importante destacar que las chances de sobrevivencia se tornan semejantes tras la remoción, indicado esto por las estimaciones no significativas de los *odds ratios* entre la especie *baseline* y el resto.

En cuanto a los rasgos seminales, los grupos caducifolias leguminosas, caducifolias no leguminosas y perennifolias esclerófilas se diferenciaron significativamente por el tamaño de la semilla (largo x ancho x espesor; estadístico de Wald $X^2(2) = 36.043$, p -valor = 0.000). En el análisis comparativo, el grupo de las caducifolias leguminosas se diferenció significativamente de los otros dos grupos (estadísticos de Wald 513.1 y 35.3, p -valor = 0.000, respectivamente). Sin embargo, no hubo diferencias en el tamaño de las semillas entre los grupos caducifolios no leguminosos y perennifolios esclerófilos (fig. 1).

Al analizar por separado las plántulas control (no manipuladas), pudieron identificarse tres grupos de especies en función de su patrón de crecimiento (fig. 2). Estos tres grupos se diferenciaron significativamente en todas las variables observadas (peso de raíz, p -valor < 0.0001; peso de tallo, p -valor < 0.0001; longitud de raíz, p -valor = 0.0147; longitud de tallo, p -valor = 0.0405; área foliar, p -valor < 0.0001). El primer grupo, constituido por caducifolias leguminosas (*A. aroma*, *A. caven* y *P. flexuosa*), mostró mayor capacidad de crecimiento, con los valores medios más altos en biomasa total y área foliar (fig. 2, tabla 3), seguido de las caducifolias también leguminosas (grupo 3, *G. decorticans* y *A. praecox*) y, por último, una mezcla de especies perennifolias y caducifo-

lias (principalmente no leguminosas) de menor crecimiento (*A. furcatispina*, *C. pallida*, *C. praecox*, *C. microphylla*, *L. divaricata*, *L. ciliatum*, *L. elongatum*, *M. spinosa* y *Z. mistol*).

Efecto de la remoción sobre la supervivencia, el crecimiento y la morfometría

Supervivencia. La remoción de la parte aérea afectó negativamente la probabilidad de supervivencia de todas las especies (Figura 3). En general, para el conjunto de especies, la probabilidad de supervivencia es casi 20 veces inferior en las plántulas tratadas. El 50% de las especies no presentaron capacidad de rebrote y por tanto las plántulas murieron tras la eliminación de la parte aérea ($p = 0.0001$). No obstante, se encontraron diferencias significativas entre especies: en general las especies caducifolias presentaron 1.5 veces ($p = 0.0503$) más probabilidad de sobrevivir que las perennifolias tras la remoción de la parte aérea, aunque este resultado puede estar influenciado por el hecho de que el número de especies perennifolias incluidas en este estudio es inferior. Pueden identificarse mediante el análisis de *odd ratio* tres grupos de especies en función de los efectos de la remoción sobre su supervivencia: efecto perjudicial alto (*A. furcatispina*, *Z. mistol*,

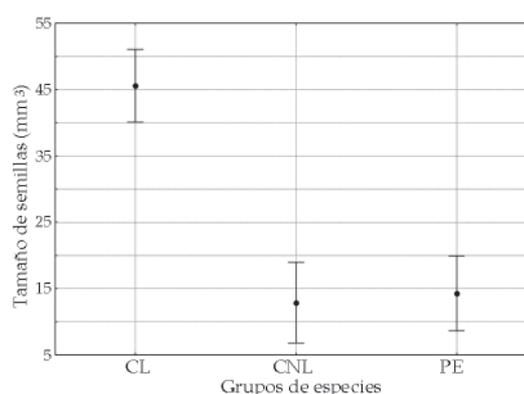


Figura 1. Medias (\pm error estándar) de los tamaños de las semillas (ancho x largo x espesor) de caducifolias leguminosas (CL), caducifolias no leguminosas (CNL) y perennifolias esclerófilas (PE).

Figure 1. Mean (\pm standard errors) of seed size (width, length and thickness) of Fabaceae-deciduous (CL), deciduous-no Fabaceae (CNL) and sclerophyllous evergreen groups (PE).

Tabla 3. Valores medios de las variables de crecimiento en cada uno de los grupos según tratamientos testigo. 1) Caducifolias leguminosas (*A. aroma*, *A. caven* y *P. flexuosa*); 2) mezcla de especies de menor crecimiento (*A. furcatispina*, *C. pallida*, *C. microphylla*, *L. divaricata*, *L. ciliatum*, *L. elongatum*, *M. spinosa* y *Z. mistol*); 3) caducifolias leguminosas (*G. decorticans* y *A. praecox*).

Table 3. Mean values of the growth variables for each group (control and removal treatments). 1) Deciduous-leguminous (*A. aroma*, *A. caven* y *P. flexuosa*); 2) mix of last grow species (*A. furcatispina*, *C. pallida*, *C. microphylla*, *L. divaricata*, *L. ciliatum*, *L. elongatum*, *M. spinosa* y *Z. mistol*); 3) Deciduous- leguminous (*G. decorticans* y *A. praecox*).

Tratamiento	Variable	Grupo I	Grupo II	Grupo III	
Testigo	Raíz (gr.)	4.95 ± 4.27	0.55 ± 0.56	1.59 ± 1.79	
	Tallo (gr.)	8.44 ± 8.07	1.12 ± 1.23	2.04 ± 2.51	
	R/T	0.68 ± 0.29	0.58 ± 0.26	1.31 ± 0.63	
	Biomasa total (gr.)	13.39 ± 11.75	1.73 ± 1.88	3.63 ± 4.21	
	Long.raíz (cm)	71.03 ± 29.4	35.02 ± 17.73	42.48 ± 17.42	
	long. tallo (cm)	77.94 ± 28.72	24.12 ± 14.80	72.54 ± 271.21	
	Área foliar	932.79 ± 119.37	133.30 ± 124.95	319.12 ± 164.15	
	Remoción	Raíz (gr.)	0.5 ± 0.31	0.02 ± 0.01	0.08 ± 0.11
		Tallo (gr.)	0.41 ± 0.37	0.01 ± 0.02	0.15 ± 0.21
		R/T	1.7 ± 1.09	1.95 ± 0.83	0.80 ± 0.68
Biomasa total (gr.)		0.92 ± 0.65	0.03 ± 0.02	0.23 ± 0.30	
long.raíz (cm.)		35.93 ± 11.97	16.96 ± 7.05	17.64 ± 12.8	
long. tallo (cm.)		14.46 ± 9.4	1.21 ± 0.86	16.75 ± 11.05	
área foliar		90.03 ± 84	6.37 ± 3.09	54.81 ± 61.84	

L. divaricata; *odd ratio* promedio: 7.77), medio (*G. decorticans*, *L. ciliatum*, *C. pallida*; *odd ratio* promedio: 4.5) y bajo (*A. caven*, *C. microphylla*, *M. spinosa*, *odd ratio* promedio: 1.33).

Crecimiento de las plántulas. Las variables longitud de raíz, longitud de tallo y biomasa del tallo, en ese orden de importancia, sirvieron para discriminar satisfactoriamente el efecto del tratamiento frente a las plántulas control. Las funciones de discriminación estimadas mostraron una tasa de asignación incorrecta, por *Jack-knife*, del 25%. Las plántulas sometidas a remoción de la biomasa aérea tuvieron raíces y tallos más pequeños (raíz: $F = 34.28$, p -valor < 0.0001; tallo: $F = 36.22$, p -valor < 0.0001).

Morfometría. Al analizar la morfometría de las plántulas rebrotadas tras la remoción total del tallo (únicamente en aquellas especies que rebrotaron, el resto no sobrevivió), se evidencia un patrón muy diferente al de las plántulas no manipuladas (fig. 4). Se identificaron tres grupos de especies mediante las variables longi-

tud de la raíz, longitud del tallo y área foliar, en menor medida (p -valor < 0.0001). Todos los grupos presentaron un comportamiento homogéneo para las variables peso (biomasa) de raíz y tallo (tabla 3). En el grupo 1, formado por caducifolias principalmente leguminosas (*A. aroma*, *A. caven*, *G. decorticans*), los valores medios estandarizados de la longitud de raíz se acercan a la media, mientras que los otros dos grupos presentan un comportamiento totalmente opuesto. En el grupo 2 (*C. microphylla* y *M. spinosa*, perennifolias) existe una disminución de las variables longitud de tallo (p -valor < 0.001) y área foliar (p -valor < 0.001). Con respecto a esta última variable, los tres grupos presentan diferencias. El grupo 3 está integrado por las especies *L. ciliatum*, *L. elongatum* y *C. pallida* (caducifolias no leguminosas).

En la figura 5 se ilustran la relación raíz/tallo y la biomasa total. En la condición testigo se observó una alta homogeneidad en la relación raíz/tallo, mientras que hubo diferencias en la biomasa total. Esta última se redujo en el tra-

tamiento con remoción y la relación raíz/tallo fue la variable que mejor discriminó los grupos. El grupo 1 estuvo integrado por: *A. aroma* y *G. decorticans* (caducifolias, leguminosas) y fue el que presentó más biomasa y valores de relación raíz/tallo del orden de 1.7. El grupo 3 estuvo constituido por *L. ciliatum*, *L. elongatum* y *C. pallida* (caducifolias, no leguminosas) y presentaron, al mismo tiempo, valores bajos tanto de biomasa como de relación raíz/tallo. El grupo 2 (*C. microphylla* y *M. spinosa*, perennifolias) tuvo el mayor valor en cuanto a la relación raíz/tallo (+ de 2) y el menor valor de biomasa total.

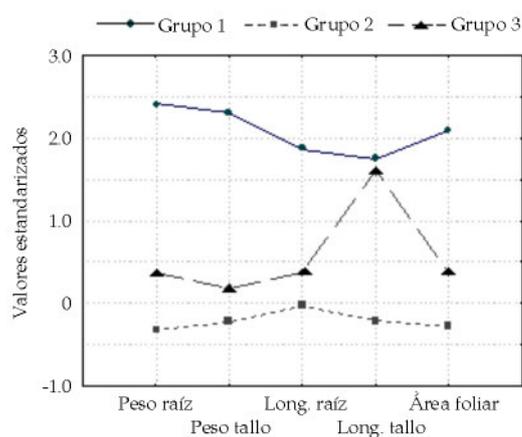


Figura 2. Valores medios de las variables morfológicas estandarizadas (eje y) y variables categorizadas (eje x) en la condición testigo. Agrupamientos de especies: 1) caducifolias leguminosas (*A. aroma*, *A. caven* y *P. flexuosa*); 2) mezcla de especies de menor crecimiento (*A. furcatispina*, *C. pallida*, *C. microphylla*, *L. divaricata*, *L. ciliatum*, *L. elongatum*, *M. spinosa* y *Z. mistol*); 3) caducifolias leguminosas (*G. decorticans* y *A. praecox*).

Figure 2. Mean values of standardized morphological variables (y axis) and name variables (axis x) for control condition. Species clusters: 1) deciduous and leguminous species (*A. aroma*, *A. caven* y *P. flexuosa*); 2) mixture of less growth species (*A. furcatispina*, *C. pallida*, *C. microphylla*, *L. divaricata*, *L. ciliatum*, *L. elongatum*, *M. spinosa* y *Z. mistol*); 3) deciduous - leguminous species (*G. decorticans* y *A. praecox*).

DISCUSIÓN

Emergencia y crecimiento antes de la remoción y crecimiento de las plantas sin remoción

Antes de la remoción las especies caducifolias presentaron una tasa de emergencia inicial superior. Esta emergencia rápida quizás se deba al tamaño de la semilla y a la reserva cotiledonal (Maun 1994; Lloret et al. 1999). En general las especies con semillas grandes parecen tener mayor capacidad de establecimiento en un amplio rango de condiciones (Moles & Westoby 2004). Muchos estudios han mostrado que el tamaño inicial de las plántulas está positivamente relacionado con el tamaño de la semilla tanto entre especies como dentro de la especie (Leishman et al. 2000). Las plántulas provenientes de especies con semillas grandes tienen más reservas y por ende soportan mayor respiración a bajos niveles de fijación de carbono. La influencia más obvia de la masa seminal es sobre el tamaño inicial de la plántula. De este modo, es lógico esperar una ventaja compensatoria para entrar principalmente en la fase de establecimiento de la plántula (Westoby et al. 2002).

La biomasa aérea (tallo y hojas), la longitud del tallo y la longitud de la raíz sirvieron para discriminar grupos de especies según los patrones de crecimiento. Las caducifolias-leguminosas tienen biomasa superior que las caducifolias no-leguminosas y que las perennifolias-esclerófilas. Es decir que los tres grupos reflejan diferente potencialidad de crecimiento dependiente de la categoría funcional. Las perennifolias no se diferenciaron claramente como grupo y formaron parte de aquel que contenían caducifolias con menor biomasa. En general se reconoce que las perennifolias tienen menor crecimiento (Kikuzawa 1991; Eamus 1999), aunque también existieron caducifolias de escasa biomasa y área foliar.

Las caducifolias leguminosas se destacaron como un grupo particular por su mayor crecimiento, siguiendo el patrón establecido por varios autores (Reich et al. 1992; Eamus 1999; Antúnez et al. 2001). Forman parte de este grupo las especies *P. flexuosa*, *A. caven*, *A. aroma* y *G. decorticans*. El mayor potencial de crecimiento puede deberse a la capacidad que tie-

nen las mismas de asociación mutualista con especies del género *Rhizobium*. Este grupo representa a su vez a las principales especies que recolonizan los ambientes del Chaco Árido luego de las perturbaciones.

En los grupos testigo, un aspecto a destacar es que la relación raíz/tallo representó un factor de convergencia para todos los grupos analizados. En un ambiente donde el agua es un factor limitante muy importante, parecería razonable dicha convergencia. Ante estrategias diferentes de capitalizar el carbono, caducifolias y perennifolias convergerían hacia una estrategia común de asignación de los recursos energéticos hacia la parte subterránea al nivel de plántula. La mayoría de las plantas que crecen en ambientes estresantes con bajos recursos muestran una relación raíz-tallo alta y una baja tasa de crecimiento, representando una estrategia adaptativa que les permite sobrevivir (Chapin et al. 1993).

Efecto de la remoción sobre la supervivencia, el crecimiento y la morfometría

La remoción de la parte aérea de las plántulas, producto de una perturbación en condiciones naturales como la herbivoría conllevaría probabilidades de supervivencia diferente en función de la especie, siendo más probable la supervivencia en el caso de las caducifolias considerando que la relación raíz/tallo es más favorable en estas circunstancias. De acuerdo a lo encontrado, también en invernáculo, las especies caducifolias presentan más chances de emergencia y sobrevivencia en los testigos.

Nuestros resultados muestran que sólo las plántulas de algunas especies leñosas del Chaco Árido, tanto caducifolias como perennifolias, re-emergen (rebotan) a partir de yemas adventicias ante la remoción total de las yemas de renuevo (o muerte total de la parte

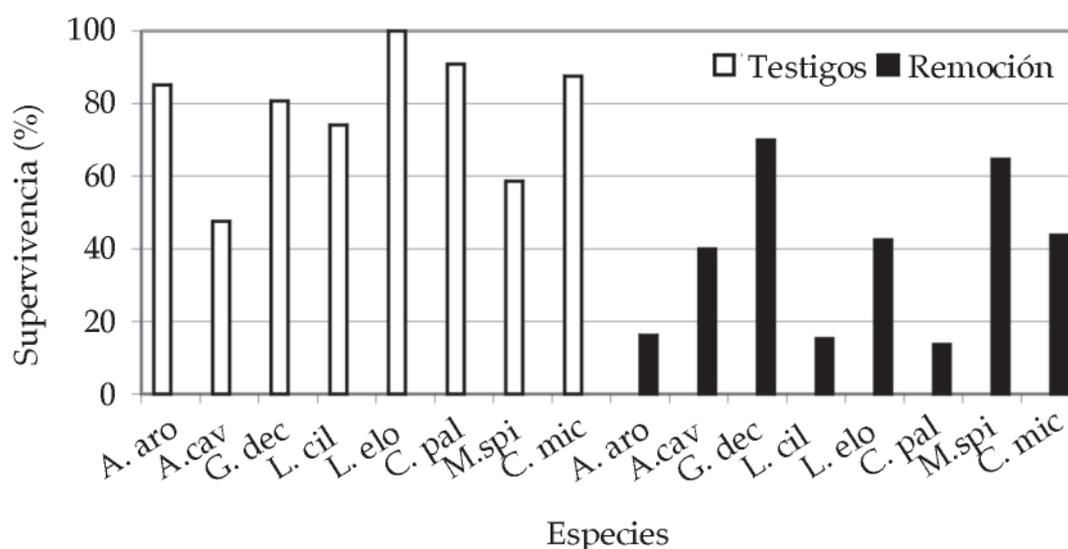


Figura 3. Porcentaje de plántulas sobrevivientes al final del experimento (100 días después de la remoción) de las poblaciones testigos y con remoción de ocho especies leñosas del Chaco Árido (A.aro: *A. aroma*, A.cav: *A. cavem*, G.dec: *G. decorticans*, L.cil: *L. ciliatum*, L.elo: *L. elongatum*, C.pal: *C. pallida*, M.spi: *M. spinosa*, C.mic: *C. microphylla*).

Figure 3. Percentage of survival seedlings the end of the experiment (100 days after the removal) of target and removal populations for the Chaco Arid woody species (A.aro: *A. aroma*, A.cav: *A. cavem*, G.dec: *G. decorticans*, L.cil: *L. ciliatum*, L.elo: *L. elongatum*, C.pal: *C. pallida*, M.spi: *M. spinosa*, C.mic: *C. microphylla*).

aérea). Al sufrir la plántula una fuerte perturbación, como es la remoción total de todas las estructuras fotosintéticamente activas y las yemas de renuevo, todas las especies son afectadas en su crecimiento (Riba 1998); pero sólo algunas fueron capaces de rebrotar a tasas diferentes según al grupo funcional de duración de la hoja a la que pertenecen, lo que concuerda con estudios previos (Maun 1994). Entre las especies que se vieron poco afectadas por la eliminación de la biomasa hay tanto perennifolias como caducifolias. Entre las caducifolias se incluye a *G. decorticans* y *A. caven*, la primera de reconocida capacidad de rebrote por producción de raíces gemíferas (Williamson 1934; Hunziker 1946); la segunda siendo capaz de producir un lignotubérculo (Montenegro et al. 1983). Entre las perennifolias se encuentran *C. microphylla* y *M. spinosa*, ambas con capacidad de rebrote desde la base como planta adulta (Hunziker 1946; Moglia & Jofré 1998). Las especies más afectadas a la edad de plántula, fueron principalmente aquellas que se caracterizan por presentar tallos

únicos como adultos (*P. flexuosa*, *C. praecox*, *A. praecox*, *A. aroma* y *Z. mistol*). En algunas, la mortalidad ha sido total, como se ha observado en otros estudios a campo para las especies de *A. furcatispina* y *P. flexuosa* (Braun & Lamberto 1974; Moglia & Jofré 1998). *A. furcatispina* constituiría un caso especial, si bien es multicaule, caducifolia y leguminosa, no presentó sobrevi-

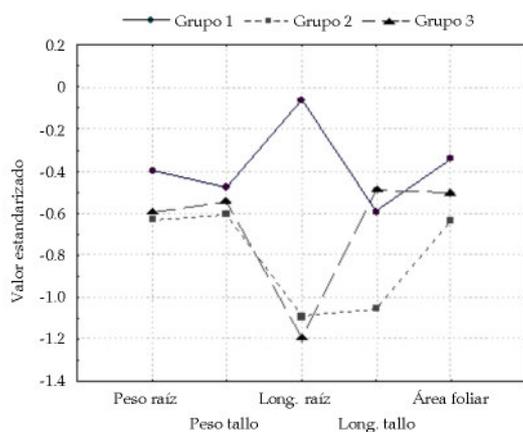


Figura 4. Valores estandarizados (eje y) y variables categorizadas (eje x). Agrupamientos de especies de la condición con remoción: 1) caducifolias – leguminosas (*A. caven*, *A. aroma* y *G. decorticans*); 2) perennifolias esclerófilas; 3) caducifolias del género *Lycium*.

Figure 4. Standardized variables (y axis) and name variables (axis x). Species clusters of removal condition: 1) deciduous – leguminous (*A. caven*, *A. aroma*, *G. decorticans*); 2) sclerophyllous evergreen (*C. microphylla*, *M. spinosa*); 3) deciduous of *Lycium* genero.

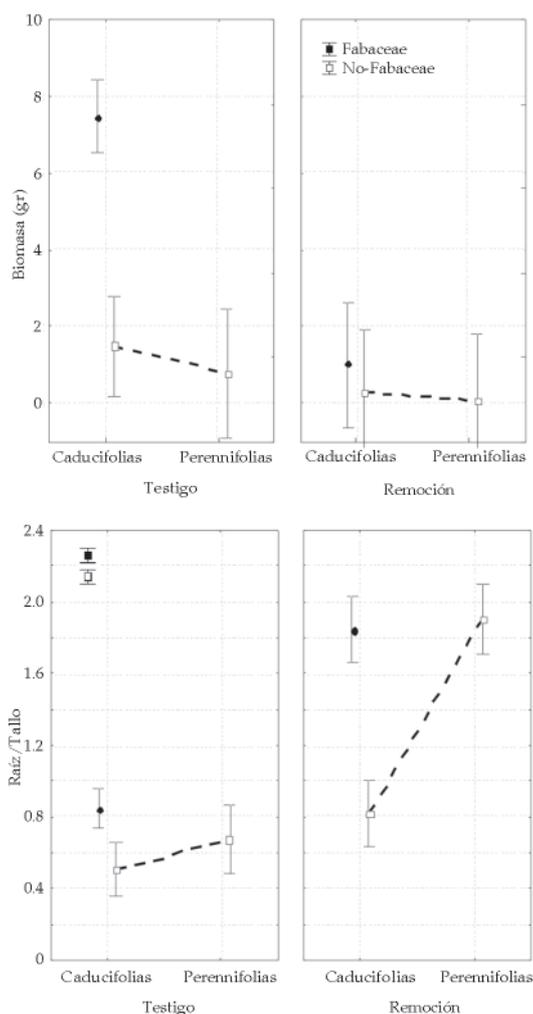


Figura 5. Valores medios de la biomasa total (arriba) y de la relación biomasa de raíz/ biomasa de tallo (abajo) en los tratamientos testigos (T) y pos-remoción (R) para los grupos caducifolios leguminosos, perennifolios-esclerófilos y caducifolios no leguminosos.

Figure 5. Mean values of the total biomass (top) and of root biomass/stem biomass ratio (bottom) and of control and removal treatments for Fabaceae-deciduous, deciduous-no Fabaceae and sclerophyllous evergreen groups.

vientes tras la remoción total de la parte aérea. Todas estas especies se encuentran en ambientes especialmente afectados por el pastoreo. Creemos que la ausencia de rebrote puede deberse a que la remoción fue aplicada a una edad temprana de la plántula.

Estos datos ponen en evidencia un aspecto poco estudiado como es la persistencia de plántulas después de una perturbación (nicho de persistencia, Bond & Midgley 2001). Se conoce que las principales causas de muerte durante el establecimiento de las plántulas son la muerte por sequía y la herbivoría, particularmente si esta última ocurre por debajo del nudo cotiledonal, aunque las plantas adultas rebrotan desde abajo del suelo en respuesta al daño aéreo (Moles & Westoby 2004). En nuestro trabajo se puede afirmar que algunas especies pueden sobrevivir, aún cuando la remoción ocurra por debajo del nudo cotiledonal e independientemente de que muchas de estas especies rebrotarían también como adultos (Williamson 1934; Hunziker 1946; Moglia & Jofré 1998) contribuyendo a la formación de un "banco persistente de plántulas".

No se encontró evidencia suficiente como para afirmar que exista una asociación a nivel de los grupos funcionales dado por la persistencia de la hoja o la pertenencia a las Fabaceae. Sin embargo, se destacaron como variables diferenciadoras la longitud de raíz, la longitud del tallo y el área foliar. La literatura indica que las rebrotadoras tienen una biomasa inferior a las no rebrotadoras de la misma edad, el crecimiento es función de la distribución de los fotoasimilados en toda la planta, y que las plantas con similares propiedades foliares tendrían amplias divergencias en las tasas de crecimiento dependiendo de las reservas distribuidas hacia el rebrote o hacia abajo (James 1984; Bond & Midgley 2001). Las especies más lentas en rebrotar, con menor biomasa aérea y con mayores diferencias en la asignación entre parte aérea y subterránea fueron las perennifolias. Luego de la remoción las rebrotadoras presentaron convergencia a nivel de biomasa total, si bien todas las especies que rebrotaron redujeron en más de un 50 % su biomasa radical y longitud. La relación raíz/tallo, convergente en los testigos, se convirtió en una variable divergente entre los grupos encontrados luego de la remoción.

Un rápido crecimiento de la parte aérea es difícilmente compatible con la construcción de un sistema radicular profundo y bien desarrollado (Grime 1979). Esto trae como consecuencia una escasa capacidad de almacenamiento subterráneo y dificultad para profundizar la raíz. Los datos de este trabajo podrían indicar que la remoción de la parte aérea estimularía la longitud de la raíz en la mayoría de las especies que rebrotan, de forma que la energía que la planta dedica a producir raíz es a costa de un menor crecimiento aéreo y refuerza la supervivencia en ambientes con estrés o perturbaciones. En general se conoce que existe un compromiso para la planta entre una mayor asignación de biomasa a hojas, con la consecuente mayor capacidad para captar luz y dióxido de carbono, redundando en su mayor tasa de crecimiento o bien en una mayor asignación de biomasa a las raíces, consiguiendo así captar más agua y nutrientes minerales del suelo pero a expensas de un menor crecimiento. Desde el punto de vista ecológico, una planta con mayor proporción de biomasa en raíz tendría un crecimiento más lento, pero en cambio podría tener alguna ventaja: una mayor supervivencia ante las perturbaciones y la herbivoría.

Como ya se ha mencionado, las plántulas de ambientes áridos pueden estar expuestas a diferentes condiciones de estrés o perturbaciones que las conduzcan en varias oportunidades a una situación de crecimiento impedido o a la muerte. El rebrote a partir de yemas adventicias ante la remoción total de las yemas de renuevo, tendría consecuencias positivas para la formación del banco de plántulas en las rebrotadoras en comparación con las especies no rebrotadoras. Por otra parte, a partir de los resultados de este trabajo, se postularía que en ambientes áridos, la estrategia de banco de plántulas se relacionaría más con plántulas que persisten a partir de rebrotes, más que *novvo* reemplazo o nuevos "reclutamientos".

La recuperación de la estructura de las comunidades del Chaco podría estar explicada parcialmente por las propiedades de las especies que la componen. Las especies que tendrían más posibilidades serían aquellas especies pertenecientes a la Fabaceae. La intensificación del pastoreo con ganado vacuno y la pérdida de la materia orgánica del suelo han favorecido el avance de las leguminosas en la región

(Cabido et al. 1994). La literatura indica que la habilidad para fijar N₂ sería el factor más importante que contribuye al éxito de estas especies para colonizar (Zitzer et al. 1996; Fredericksen et al. 2000). En este estudio se encontró que las leguminosas cuentan con ventajas adicionales: (1) poseen un capital inicial alto al momento de la instalación debido al mayor tamaño de las semillas (algunas son capaces de rebrotar en estado de plántula) asegurando la persistencia de los individuos que lograron instalarse; (2) producen más biomasa; y (3) destinan más biomasa por unidad de longitud de raíz que aquellas especies que no nodulan, sean deciduas o perennes. En cuanto a las perennifolias, si bien las mismas poseen más lento crecimiento, el rebrote también estimularía el crecimiento en profundidad del sistema radical caracterizado por una raíz pivotante central. La capacidad de engrosamiento de la misma podría ser clave en la aptitud de rebrote.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo fue subsidiado por la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional de Córdoba. A las cátedras de Silvicultura y Fruticultura de la Facultad de Ciencias Agropecuarias de la U.N.C. porque facilitaron las instalaciones del invernáculo.

BIBLIOGRAFÍA

- AERTS, R. 1995. The advantages of being evergreen. *Tree* **10**:402-407.
- ANTÚNEZ, I; EC RETAMOSA & R VILLAR. 2001. Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species. *Oecologia* **128**:172-180.
- BARCHUK, AH & MP DÍAZ. 1999. Regeneration and structure of *Aspidosperma quebracho-blanco* Schl. in the Arid Chaco (Córdoba, Argentina). *Forest Ecol. Manag.* **118**: 31-36.
- BELL, TL & F OJEDA. 1999. Underground starch storage in *Erica* species of the Cape Floristic Region - differences between seeders and resprouters. *New Phytol.* **144**:143-152.
- BELL, TL & JS PATE. 1996. Growth and fire response of selected Epacridaceae of south-western Australia. *Aust. J. Bot.* **44**:509-526.
- BOND, WJ & JJ MIDGLEY. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends Ecol. Evol.* **16**:45-51.
- BOO, RM; DV PELAEZ; SC BUNTING; MD MAYOR & OR ELIA. 1997. Effect of fire on woody species in central semi-arid Argentina. *J. Arid Env.* **35**:87-94.
- BRAUN, WRH & SA LAMBERTO. 1974. Modificaciones producidas por incendios en la integración de los componentes leñosos de un monte natural. *Revista de Investigaciones Agropecuarias, Serie Biología y Producción Vegetal* **11**:11-23.
- CABIDO, M; C GONZÁLEZ; A ACOSTA & S DÍAZ. 1993. Vegetation changes along a precipitation gradient in Central Argentina. *Vegetatio* **109**:5-14.
- CABIDO, M; A MANSUR; ML CARRANZA & C GONZALEZ-ALBARRACÍN. 1994. The vegetation and physical environment of the Arid Chaco in the province of Córdoba, Central Argentina. *Phytocoenologia* **24**:423-460.
- CABRERA, AL. 1976. *Regiones Fitogeográficas de Argentina*. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Tomo II. Fascículo I. Editorial ACME S.A.C.I.
- CANADELL, J & PH ZEDLER. 1995. Underground structures of woody plants in Mediterranean ecosystems of Australia, California, and Chile. Pp. 177-210 in: MKT Arroyo; PH Zedler & MA Fox (eds.). *Ecology and biogeography of Mediterranean ecosystems in Chile, California and Australia*. Springer-Verlag. New York.
- CHAPIN, FS; K AUTUMN & F PUGNAIRE. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *Am. Nat.* **142**:S78-S92.
- CHAPIN, FS; ED SCHULZE & HA MOONEY. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **21**:423-447.
- CHABOT, BF & DJ HICKS. 1982. The ecology of leaf life spans. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **13**:229-59.
- DÍAZ, MP & CG DEMÉTRIO. 1998. *Introducción a los Modelos Lineales Generalizados. Su Aplicación a las Ciencias Biológicas*. Screen Ed. Córdoba.
- EAMUS, D. 1999. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Tree* **14**:11-16.
- EHLERINGER, JR & J COMSTOCK. 1987. Leaf absorptance and leaf angle: mechanisms for stress avoidance. Pp. 55-76 in: JD Tenhunen; FM Catarino; OL Lange & WC Oechel (eds). *Plant Response to Stress - Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems*. NATO Advanced Science Institute Series. Springer, Berlin Heidelberg. New York.
- ESPELTA, JM; M RIBA & J RETANA. 1995. Patterns of seedling recruitment in west-Mediterranean *Quercus ilex* forests influenced by canopy development. *Journal of Vegetation Science* **6**:465-472.

- FREDERICKSEN, TS; MJ JUSTINIANO; B MOSTACEDO; D KENNARD & L McDONALD. 2000. Comparative regeneration ecology of three leguminous timber species in a Bolivian tropical dry forest. *New Forests* **20**:45-64.
- GARCÍA-FAYOS, P & M VERDÚ. 1998. Soil seed bank, factors controlling germination and establishment of a Mediterranean shrub: *Pistacia lentiscus* L. *Acta Oecologica* **19**:357-366.
- GRIME, JP. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley.
- HUNZIKER, AT. 1946. Raíces gemíferas en algunas plantas leñosas argentinas. *Revista Argentina de Agronomía* **13**:47-54.
- JAMES, S. 1984. Lignotubers and burls. Their structure, function and ecological significance in Mediterranean ecosystems. *Bot. Rev.* **50**:225-266.
- JOHNSON, RA & DW WICHERN. 1992. *Applied Multivariate Statistical Analysis*. Prentice Hall. New York.
- KAMMESHEIDT, L. 1999. Forest recovery by root suckers and above-ground sprouts after slash-and-burn agriculture, fire and logging in Paraguay and Venezuela. *J. Trop. Ecol.* **15**:143-157.
- KEELEY, J. 1992. Recruitment of seedling and vegetative sprouts in unburned chaparral. *Ecology* **73**: 194-1208.
- KEELEY, JE & PH ZEDLER. 1978. Reproduction of chaparral shrubs after fire: a comparison of the sprouting and seed strategies. *Am. Midl. Nat.* **97**:120-132.
- KIKUZAWA, K. 1991. A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *Am. Nat.* **138**:1250-1263.
- KITAJIMA K & M FENNER 2000. Ecology of seedling regeneration. Pp. 331-359 in: M Fenner (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CAB International.
- LARCHER, W. 2003. *Physiological Plant ecology*. Springer-Verlag. Berlin, Alemania.
- LEISHMAN, MR; IJ WRIGH; AT MOLES & M WESTOBY. 2000. The evolutionary ecology of seed size. Pp. 31-57 in M. Fenner (ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (ed M. Fenner). CAB International. Wallingford.
- LIANG, K & S ZEGER. 1986. Longitudinal data analysis using generalized linear models. *Biometrika* **73**:13-22.
- LLORET, F; C CASANOVAS & J PENUÉLAS. 1999. Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root:shoot ratio, seed size and water and nitrogen use. *Funct. Ecol.* **13**:210-216.
- MACQUEEN, JB. 1967. *Some Methods for Classification and Analysis of Multivariate Observations*. Proceeding of 5th Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability. University of California Press. Berkeley, USA.
- MAUN, AM. 1994. Adaptations enhancing survival and establishment of seedlings on coastal dune systems. *Plant Ecol.* **111**:59-70.
- MARONE L; BE ROSSI & ME HORNO. 1998. Timing and spatial pattern of seed dispersal and redistribution in a South American warm desert. *Plant Ecol.* **137**:143-150.
- MARTÍNEZ-CARRETERO E & A DALMASSO. 2002. Response to cutting of *Larrea divaricata* and *L. cuneifolia* in Argentina. *Appl. Veget. Sci.* **5**:127-133.
- McCULLAGH, P & JA NELDER. 1989. *Generalized Linear Models*. Chapman & Hall. London.
- MOGLIA, M & G JOFRE. 1998. Response to clearing of woody plants in a forest of quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) and algarrobo (*Prosopis flexuosa*) in the Province of San Luis (Argentina). *Phyton* **63**:257-265.
- MOLES, AT & M WESTOBY. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *J. Ecol.* **92**:372-383.
- MONTENEGRO, G; G AVILA & P SCHATTE. 1983. Presence and development of lignotubers in shrubs of the Chilean matorral. *Canad. J. Bot.* **57**:1206-1213.
- MORELLO, J; J PROTOMASTRO; L SANCHOLUZ & C BLANCO. 1977. Estudio Macroecológico de los Llanos de La Rioja. *Idia* **34**:242-248
- REICH PB; MB WALTERS & DS ELLSWORTH. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecolog. Monog.* **62**:365-392.
- REICH, PB, MB WALTERS & DS ELLSWORTH. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceed. Nat. Acad. Scien.* **94**:13730-13734.
- RIBA, M. 1998. Effects of intensity and frequency of crown damage on resprouting of *Erica arborea* L. (Ericaceae): *Acta Oecolog.* **19**:9-16.
- RUNDEL, PW. 1991. Adaptive significance of some morphological and physiological characteristics in Mediterranean plants: facts and fallacies. Pp. 119-139 in: J Roy; J Aronson & F Di Castri (eds.) *Time Scales of Biological Responses to Water Constraints*. SPB Academic Publishing. Amsterdam, The Netherlands.
- SCHENK, JH. 1999. Clonal splitting in desert shrubs. *Plant Ecology* **141**:41-52.
- SILVERTOWN, J; M FRANCO; I PISANTY & A MENDOZA. 1993. Comparative plant demography. Relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* **81**:465-476.
- STOKES, M; C DAVIS & G KOCH. 1995. *Categorical data Analysis Using the SAS System*. SAS Institute Inc.
- TURNER, IM. 1994. Sclerophylly: primarily protective? *Funct. Ecol.* **8**:669-675.
- VASEK, FC. 1980. Creosote bush: long-lived clones

- in the Mojave Desert. *Am. J. Bot.* **67**:246-255.
- WELLS, P. 1968. The relation between mode of reproduction and extent of speciation in woody genera of the California Chaparral. *Evolution* **23**:264-267.
- WESTOBY, M; FALSTER DS; MOLES AT; VESK PA & WRIGHT IJ. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **33**:125-159.
- WILLIAMSON, J. 1934. Las raíces del chañar (*Gourliea decorticans*). *Revista Argentina de Agronomía* **1**:304.
- WRIGHT, IJ; PB REICH; M WESTOBY; DD ACKERLY; Z. BARUCH ET AL. 2004. The world-wide leaf economics spectrum. *Nature* **428**:821-827.
- ZITZER, SF; SR ARCHER & TW BOUTTON. 1996. Spatial variability in the potential for symbiotic N₂ fixation by woody plants in a subtropical savanna ecosystem. *J Appl. Ecol.* **33**:1125-1136.

