

## Estrategias de germinación en distintos tipos sucesionales de especies del Monte Patagónico

Y. IVÓN PELLIZA<sup>✉</sup>; CINTIA P. SOUTO & MARIANA TADEY

*Laboratorio ECOTONO, INIBIOMA-CONICET. Bariloche, Río Negro, Argentina.*

**RESUMEN.** Conocer los requerimientos germinativos de especies nativas y los factores ambientales que los controlan permite comprender la dinámica de las comunidades vegetales y respaldar programas de restauración. Los disturbios pueden alterar esas dinámicas al afectar el ambiente y la abundancia de los organismos que lo habitan. La recuperación del ambiente disturbado depende de las características de las especies involucradas en el proceso de sucesión ecológica. Cabe esperar que los tipos sucesionales de especies (i.e., colonizadoras, intermedias y tardías) tengan requerimientos para germinar y características fisiológicas distintas que les permiten cumplir sus roles en el proceso de sucesión. En este trabajo se evaluaron los requerimientos germinativos de diez especies nativas del Monte Patagónico clasificadas según su rol en la sucesión ecológica. Se estudiaron las condiciones que mejoran las tasas de germinación (i.e., porcentaje y tiempo de germinación) sometiendo a las semillas a diferentes tratamientos (C=control, E=escarificación, F=estratificación, O=oscuridad, R=remojo en agua, CA=calor, y sus combinaciones). Como se esperaba, los tipos sucesionales de especies respondieron diferente a los tratamientos germinativos. Las especies colonizadoras no presentan dormancia, ya que el tratamiento control germinó más que en el resto de los tratamientos. Las intermedias germinaron más rápido y en mayor cantidad con la escarificación, aunque el control también obtuvo una germinación similar. Las tardías presentaron mecanismos de dormancia, y la combinación de remojo en agua con oscuridad y estratificación fría húmeda fue el tratamiento de mayor germinación. Las colonizadoras e intermedias serían las más adecuadas para proyectos de restauración ecológica, ya que poseen mayores tasas de germinación y crecimiento, lo que promueve una cobertura vegetal rápida. Estas estrategias germinativas, que dependen de los tipos sucesionales de especies, son una contribución valiosa para acelerar la sucesión y desarrollar estrategias de restauración ecológica.

[Palabras clave: semillas, pretratamientos, dormancia, especies pioneras, especies intermedias, especies tardías, Monte Austral, restauración ecológica]

**ABSTRACT.** Germination strategies in different successional types of Patagonian Monte species. Knowledge of the germination requirements of native species, as well as the environmental factors that control them allows better comprehension of plant community and contributes to restoration programs. Disturbances can disrupt these dynamics by affecting the environment and the abundance of organisms that inhabit it. The recovery of disturbed environments depends on the characteristics of the species involved in the ecological succession process. Successional types of species (i.e., early, intermediate and late) are expected to exhibit distinct germination requirements and physiological traits that enable them to fulfill different roles in the succession process. In this work, the germination requirements of ten native species of Monte Desert classified according to their role in ecological succession were evaluated. The conditions that improve germination rates (i.e., percentage and germination time) were studied, applying different treatments to the seeds (C=control, E=scarification, F=stratification, O=dark conditions, R=soaking in water, CA=heat conditions, and their combinations). As expected, successional species types responded differently to germination treatments. Early species did not present dormancy mechanisms since control treatment germinated more than the rest of the treatments. Intermediate species showed higher and faster germination with scarification, although control treatment also achieved similar germination rates. Late successional species displayed dormancy mechanisms, with the treatment combining water soaking, darkness, and moist cold stratification showing the highest germination. Early and intermediate species appear to be the most suitable choices for ecological restoration projects, due to their higher germination rates and faster growth potential, which can promote vegetation cover more rapidly. These germination strategies, depending on the types of species, are valuable contributions to accelerate ecological succession and develop restoration strategies.

[Keywords: seeds, pretreatments, dormancy, early species, intermediate species, late species, Monte Austral, ecological restoration]

## INTRODUCCIÓN

Conocer la biología de las semillas, sus capacidades de germinación y la presencia de dormancia ayuda a comprender los procesos ecológicos y evolutivos de las comunidades de plantas (Vázquez-Yanes and Orozco-Segovia 1993). Desde el punto de vista ecológico, la producción de semillas es una etapa fundamental e importante en el ciclo vital de las plantas, ya que mediante las semillas, las especies se dispersan y forman bancos de semillas, asegurando así su supervivencia y perpetuación (Bentsink and Koornneef 2008). El tipo de dormancia de las semillas puede influir en procesos a nivel poblacional y de especie, tales como la colonización, la adaptación, la especiación y la extinción (Willis et al. 2014). Así, este conocimiento cobra relevancia para manejar y conservar los ecosistemas, ya que en las semillas reside el almacenamiento y el transporte del germoplasma, lo cual contribuye a la diversidad genética (Vázquez-Yanes and Orozco-Segovia 1993; Penfield 2017). La dormancia de las semillas también puede ser una limitante en las prácticas de restauración ecológica al ralentizar el proceso de establecimiento de las plantas (Turner et al. 2013; Kildisheva et al. 2020). Por lo tanto, las investigaciones enfocadas en los aspectos fisiológicos y ecofisiológicos de las semillas, así como también el conocimiento de procesos y factores ambientales que controlan la germinación de distintas especies, son indispensables para desarrollar estrategias adecuadas de restauración ecológica (Camina et al. 2013; Sobrevilla-Solís et al. 2013).

A lo largo de su evolución, las plantas desarrollaron estrategias adaptativas frente a condiciones adversas del ambiente (Grubb 1977; Donohue et al. 2010; Camina et al. 2013). Una de las estrategias adaptativas es la dormancia, un mecanismo de protección de las semillas que aumenta sus probabilidades de supervivencia (Camina et al. 2013). La dormancia o latencia se define como la incapacidad de una semilla viable e intacta de germinar bajo condiciones de temperatura, humedad y concentración de gases que serían adecuadas para la actividad metabólica y la emergencia de las radículas (i.e., germinación) (Roberts 1972; Bewley 1997; Varela and Arana 2011). Esta dormancia puede ser el resultado de mecanismos físicos, fisiológicos, morfológicos o una combinación de ellos (Baskin and Baskin 2014; Hoyle et al. 2015). En la dormancia física, una cubierta impermeable al agua impide la germinación, por lo que se requiere la

escarificación, es decir, la acción de abrasión de dicha pared o tegumento para iniciar el desarrollo del embrión (Baskin and Baskin 2004a; Penfield 2017). Esta dormancia se puede romper mediante el uso de productos químicos (ácidos), por el paso del tracto digestivo de un animal o físicamente utilizando bisturí, agujas o papel de lija. En particular, la dormancia física es un mecanismo de supervivencia de varias especies de regiones áridas y semiáridas (Baskin and Baskin 2014; Boeri et al. 2019). La dormancia fisiológica implica un 'mecanismo inhibitorio fisiológico', un programa de quiescencia iniciado por el embrión o por los tejidos circundantes del endospermo que, a través de hormonas inhibitorias, impide que se genere suficiente potencial de crecimiento (Baskin and Baskin 2004b; Penfield 2017). Se suelen utilizar compuestos químicos como el ácido giberélico, el remojo en agua y la estratificación fría húmeda para su ruptura (Wilan 1991). En este último caso, las semillas se someten a condiciones de humedad y frío entre 0-4 °C durante 20-125 días, según la especie, simulando las condiciones naturales del invierno (Wilan 1991; Varela and Arana 2011). En las semillas con dormancia morfológica, el embrión está indiferenciado o subdesarrollado, por lo que necesita un período de maduración que puede producirse durante el almacenamiento en condiciones de sequedad y calor (Hatano and Kano 1952; Baskin and Baskin 2004b; Penfield 2017). La dormancia morfofisiológica es una combinación de dormancia morfológica y fisiológica, en la que las semillas tienen tanto un embrión subdesarrollado como dormancia fisiológica (Baskin and Baskin 2004a). En este caso, luego del tratamiento con calor se debe aplicar estratificación húmeda (Wilan 1991) y también colocar las semillas en remojo en agua (Fenner and Thompson 2005). En la dormancia combinada o física-fisiológica, las semillas deben ser escarificadas y luego sometidas a un enfriamiento húmedo (Bonner et al. 1974; Wilan 1991). Comprender estos mecanismos de dormancia es esencial para la propagación y la conservación de especies vegetales, así como para el desarrollo de estrategias de manejo y restauración de ecosistemas (Willis et al. 2014).

Luego de un disturbio, los requerimientos germinativos durante la sucesión de especies pueden tener una naturaleza adaptativa (Olff et al. 1994). Varios estudios observaron que la germinación de las semillas se puede desencadenar (o la dormancia se puede

inducir) por varios factores ambientales que favorecen el posterior establecimiento de especies (Silvertown 1980, 1981; Fenner 1987; Masuda and Washitani 1990). A medida que la sucesión ecológica progresa, las plantas desempeñan un papel fundamental en la modificación del entorno circundante, lo cual conlleva a cambios significativos en la disponibilidad de los nutrientes, la textura del suelo, las condiciones de luz y la temperatura (Clements 1936; Connell and Slatyer 1977). Estas modificaciones propician la llegada de otras especies que ocupan nichos ecológicos distintos. Conforme esto sucede, los requisitos para la ruptura de la dormancia y la germinación de las especies también van experimentando cambios, reflejando las transformaciones ambientales y las estrategias adaptativas de las plantas a lo largo de las diferentes etapas sucesionales (Liu et al. 2020). En etapas iniciales de la sucesión, la vegetación suele ser escasa (Fenner and Thompson 2005; Liu et al. 2020). En este momento, las especies colonizadoras aprovechan la oportunidad y exhiben estrategias de germinación oportunista, sin mostrar dormancia, lo que les permite establecerse rápidamente (Connell and Slatyer 1977; Bazzaz 1979; Olff et al. 1994; Zamora et al. 2004; Raavel et al. 2012; Beider et al. 2013; Zhu et al. 2022). Estas especies suelen tener una vida corta, producir numerosas semillas pequeñas y formar grandes bancos de semillas en el suelo (Jakobsson and Eriksson 2000; Cross et al. 2013; Cross 2022). En ambientes áridos, la rápida germinación, crecimiento y reproducción les permite a las plantas aprovechar mejor la humedad efímera del suelo luego de una precipitación o del rocío (Fenner and Thompson 2005). A medida que avanza la sucesión, los recursos comienzan a limitarse y la competencia entre especies aumenta. En estas condiciones se ven beneficiadas las especies tardías que eventualmente dominarán el ambiente. Por lo general, estas especies son más longevas; es decir, presentan ciclos de vida más prolongados y tasas de crecimiento y reproducción más bajas (Bazzaz 1979; Rees et al. 2001; Raavel et al. 2012). Además, exhiben estrategias de germinación más cautelosas, a menudo presentando mecanismos de dormancia más profundos y tasas de germinación más bajas. Estas adaptaciones les permiten ser más conservadoras y aprovechar eficientemente los recursos disponibles, lo que las hace especies con una mayor capacidad competitiva (Bazzaz 1979; Venable and Lawlor 1980; Philippi 1993; Gutterman 1994; Rees et al. 2001; Raavel et al.

2012; Liu et al. 2014). Entre las etapas tempranas y tardías de la sucesión aparecen las especies intermedias, que presentan características intermedias y estrategias más diversas (Zobel 1989; Kazakou et al. 2006; Raavel et al. 2012; Pelliza et al. 2021). Por lo tanto, las especies asociadas a etapas específicas de la sucesión ecológica pueden exhibir variaciones en sus estrategias de germinación, adaptándose a las condiciones cambiantes y a la competencia en su entorno.

Con el fin de implementar eficazmente actividades de restauración, es fundamental adquirir un conocimiento profundo de los requisitos de germinación de las especies a utilizar, así como comprender los procesos y los factores ambientales que los controlan. Esto asegurará un uso eficiente y exitoso de las semillas en el proceso de restauración (Schmidt 2000; Masini et al. 2012; Camina et al. 2013; Kildisheva et al. 2020). En zonas áridas, donde la precipitación suele ser sorpresiva y esporádica a lo largo del año, las especies de plantas suelen depender en gran medida de la dormancia para sobrevivir, retrasando la germinación hasta que se presente alguna señal ambiental asociada a un evento de precipitación favorable para su establecimiento (Venable and Lawlor 1980; Ellner and Shmida 1981). Dado que el crecimiento vegetativo está limitado por las condiciones ambientales desfavorables, la reproducción sexual se vuelve aun más relevante para la persistencia de las plantas en estos ambientes (Noy-Meir 1973; Tadey et al. 2009; Bisigato et al. 2013). En general, las especies arbustivas de zonas áridas se caracterizan por producir semillas con dormancia (Baskin and Baskin 2014). Aunque se han desarrollado algunas técnicas de tratamientos germinativos para la provincia fitogeográfica del Monte (Mantovan and Candia 1995; Palacio et al. 2008; Masini 2011; Beider 2012; Galíndez et al. 2016; Masini et al. 2016; Tadey and Souto 2016; Hernández et al. 2020; Hernández and Pérez 2021), es necesario profundizar en las investigaciones sobre los requerimientos de germinación de las especies nativas a nivel comunitario. Esto permitirá acelerar los procesos de restauración en una región donde dichos procesos suelen ser muy lentos. Estudiar las estrategias de germinación de tipos sucesionales de especies de una comunidad en zonas áridas es una forma de optimizar este proceso, ya que ayuda a comprender procesos ecológicos (e.g., degradación y recuperación de los ecosistemas) y evolutivos (e.g., capacidad para

competir y responder a las perturbaciones) (Pelliza et al. 2021). El objetivo de este estudio es investigar los requerimientos germinativos de diez especies nativas del Monte Patagónico, clasificadas según su rol en la sucesión ecológica, y explorar las implicancias de estos conocimientos para proponer estrategias de restauración de áreas disturbadas. La hipótesis planteada es que los requerimientos de germinación y ruptura de la dormición, cuando están presentes, difieren entre los tipos sucesionales de especies (i.e., colonizadoras, intermedias y tardías). De esta forma, las especies colonizadoras o pioneras tendrían estrategias de germinación rápidas y oportunistas que les permitirían colonizar u ocupar rápidamente espacios disturbados, por lo cual no presentarían mecanismos de dormancia y su germinación se producirá sin necesidad de tratamientos germinativos. En cambio, las semillas de especies intermedias presentarían mecanismos intermedios entre colonizadoras y tardías, por lo que podrían requerir de tratamientos germinativos simples para aumentar y acelerar la germinación. Las especies tardías, con estrategias de germinación cautelosas y mecanismos de dormancia más profundos, requerirían tratamientos germinativos más complejos o combinados para aumentar y acelerar su germinación, ya que necesitarían señales ambientales más específicas. Se espera encontrar diferencias en el porcentaje de germinación y en el tiempo de germinación entre tipos sucesionales de especies y entre tratamientos germinativos, siendo mayor el porcentaje de germinación y más rápido en las colonizadoras. Además, se espera que las semillas de las especies colonizadoras no necesiten tratamientos germinativos, por lo que el tratamiento control podría presentar un porcentaje de germinación igual o mayor que el resto de los tratamientos germinativos. En cambio, las especies intermedias, y en mayor medida las tardías, tendrían un mayor porcentaje de germinación y mayor rapidez de germinación en los tratamientos germinativos que en el control, siendo mayor y más rápido en el tratamiento que corresponda al tipo de dormancia de cada especie (i.e., física, fisiológica, morfológica o combinada).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Sitio de estudio*

El área de estudio se encuentra al noroeste de la Patagonia Argentina, en la provincia de

Neuquén, entre Arroyito (39°05' S - 68°35' O) y Villa El Chocón (39°17' S - 68°55' O), cuya vegetación pertenece a la provincia fitogeográfica del Monte (Cabrera 1966). Este hábitat es la mayor región seca de Sudamérica, con una tasa elevada de evaporación, potenciada por los vientos fuertes del oeste, escasas precipitaciones y temperaturas estivales altas (Paruelo et al. 1998; Abraham et al. 2009; Busso and Fernández 2017). Por estos motivos, la región es una zona xérica que posee un índice de aridez (i.e., precipitación media anual/evapotranspiración potencial) de ~0.15 (Le Houérou 1996; Paruelo et al. 1998; Tadey 2006). La temperatura media anual ronda los 15 °C, y la precipitación media anual es 180 mm (Autoridad Interjurisdiccional de las Cuencas de los ríos Limay, Neuquén y Negro (AIC), Estación Meteorológica de El Chocón), con lluvias distribuidas a lo largo del año, lo que provoca un déficit estival fuerte (León et al. 1998; Paruelo et al. 1998). La vegetación de esta zona está agregada en parches de vegetación y está dominada por *Neltuma alpataco* (ex *Prosopis* [Hughes et al. 2022]) y dos especies de *Larrea* (*L. divaricata* y *L. cuneifolia* Cav.), asociadas a otras especies arbustivas xerofíticas abundantes como *Atriplex lampa* Gill. ex Moq, *Bougainvillea spinosa* (Cav.) Heimerl, *Monttea aphylla* (Miers.) Hauman y *Chiquiraga erinacea* D. Don (Cabrera 1966). En el sitio de estudio, las hierbas y los pastos representan solo 6% de la cobertura vegetal total (Tadey 2006).

### *Recolección y procesamiento de muestras*

El muestreo de semillas se realizó en 10 sitios diferentes. En cada sitio se recolectaron al azar frutos de entre 20 y 32 individuos adultos de cada una de las diez especies focales clasificadas según su rol en la sucesión ecológica de la región. Dentro de cada sitio, los individuos muestreados de cada especie estaban separados, como mínimo, 10 m entre sí. Todas las especies estaban presentes en los sitios de estudio, es decir, coexistían, independientemente de las condiciones microambientales. Los muestreos se realizaron desde fines de primavera hasta fines de verano de los años 2016, 2017 y 2018, dependiendo de las especies (Material Suplementario-Tabla S1). A cada individuo muestreado se le midió la altura y el diámetro mayor de la corona (m). También se estimó su reproducción como el porcentaje de ramas reproductivas (i.e., estimación visual del porcentaje de ramas con producción de frutos o flores/total de ramas

de cada planta). Los frutos y las semillas colectadas se secaron al aire y se almacenaron a temperatura ambiental en bolsas de papel. En el laboratorio, a partir de una submuestra (380 individuos de especies colonizadoras, 168 individuos de especies intermedias y 152 individuos de especies tardías), se separaron las estructuras que acompañan a las semillas, según correspondía a cada especie. Se contó el número total de semillas y el número de semillas viables de cada individuo. Para estimar la viabilidad de las semillas, debido a la gran cantidad de muestras y al pequeño tamaño de las semillas de la mayoría de las especies, se realizó una prueba visual y de punción. En el caso de *Monttea aphylla*, se aplicó el método de flotabilidad, ya que el tamaño de su semilla lo permitía. Se consideraron semillas viables a aquellas de forma conservada, estimando la producción de semillas viables como el número de semillas viables/número de semillas totales. Se descartaron las semillas depredadas por insectos, con tegumento dañado y las de aspecto no viable (i.e., semillas más pequeñas que el resto o muy aplanadas). En algunas especies, principalmente tardías, el número de semillas viables fue escaso o nulo debido a que la especie era poco abundante en el sitio, a que no produjeron frutos por estar dañadas o a que produjeron frutos sin semillas viables. Luego, las semillas viables se pesaron en una balanza analítica (Mettler AJ150,  $\pm 0.00001$  g) y se calculó el peso promedio por semilla (mg) para cada individuo.

#### *Clasificación de las especies focales*

Para evaluar los requerimientos germinativos se utilizaron diez especies focales representativas de la vegetación dominante del Monte. La descripción de las especies focales se encuentra en 'especies focales' (Material Suplementario). Las especies se clasificaron por su rol en la sucesión ecológica en colonizadoras, intermedias y tardías según un conjunto de características de crecimiento, desarrollo y reproducción. Esta clasificación se fundamentó tanto en la bibliografía citada a continuación como en resultados y experiencias previas del grupo de trabajo (mayor a 15 años) en el sitio de estudio (Tadey 2006, 2007, 2015, 2019, 2020; Tadey and Farji-Brener 2007; Tadey et al. 2009, 2016; Tadey and Souto 2016; Souto and Tadey 2018; Pelliza et al. 2020, 2021, 2022). Las especies colonizadoras serían aquellas que tienen ciclos de vida cortos, altas tasas de crecimiento, de tamaño pequeño, alto

porcentaje de reproducción, con producción de semillas o frutos pequeños (Bazzaz 1979; Olff et al. 1994; Zamora et al. 2004; Ravel et al. 2012; Beider et al. 2013). En cambio, las especies tardías tendrían ciclos de vida largos, tamaño grande, bajas tasas de crecimiento y reproducción, con producción de frutos de mayor tamaño. Las especies intermedias serían aquellas cuyas características se pueden asociar tanto a colonizadoras como a tardías (e.g., pueden poseer ciclos de vida largos, pero tasas de crecimiento rápido, alta reproducción y producción de frutos de mayor peso). De esta manera, se clasificaron como especies colonizadoras a *Atriplex lampa* (Gillies ex Moquin) D. Dietrich (Gandullo et al. 1998; Villagra et al. 2011; Zuleta and Escartín 2014; Tadey and Souto 2016; Pelliza et al. 2021, 2022), *Hyalis argentea* D. Don ex Hook. and Arn. (Castro et al. 2013; Zuleta and Escartín 2014; Gandullo et al. 2016; Pelliza et al. 2021, 2022), *Grindelia chiloensis* (Cornel.) (González 2010; Masini 2011; Cerda et al. 2012; Beider et al. 2013; Tadey and Souto 2016; Pelliza et al. 2021, 2022) y *Gutierrezia solbrigii* (Cabrera). Como especies intermedias se incluyeron a *Neltuma alpataco* (Philippi, ex *Prosopis*) (Zuleta and Escartín 2014; Pelliza et al. 2020, 2021, 2022), *Senna aphylla* (Cav.) H.S. Irwin and Barneby (Pelliza et al. 2021; 2022) y *Chuquiraga erinacea* (Don) (Pelliza et al. 2021, 2022), una especie de tamaño intermedio, poco estudiada, con baja producción de semillas viables pero altos porcentajes de germinación observados para este sitio de estudio. Como especies tardías se clasificaron a *Larrea divaricata* (Cav.) (Dalmasso 2010; Castro et al. 2013; Zuleta and Escartín 2014; Tadey and Souto 2016; Pelliza et al. 2021, 2022), *L. cuneifolia* (Cav.) (Dalmasso 2010; Tadey and Souto 2016; Pelliza et al. 2021, 2022) y *Monttea aphylla* (Miers) Berthran et Hooker (Castro et al. 2013; Tadey and Souto 2016; Pelliza et al. 2021, 2022). Las especies del género *Larrea* fueron clasificadas como tardías ya que reúnen las características de este tipo de especies (e.g., poseer bajos porcentajes de germinación [Barbour 1968; Baskin and Baskin 2014; Tadey and Souto 2016; Rodríguez Araujo et al. 2021], tasas de crecimiento lentas, frutos de mayor tamaño y semillas con dormición, además de ser buenas competidoras y ser dominantes en sitios con vegetación climática [Tadey 2006; Tadey and Farji-Brener 2007]). Lo mismo ocurre con *M. aphylla*, una especie poco estudiada en el Monte, de tamaño grande, frutos carnosos y grandes con bajos porcentajes de germinación (Tadey and Souto 2016; Rodríguez Araujo

et al. 2021), lo que sugiere la presencia de mecanismos de dormición característicos de especies que aparecen en etapas sucesionales tardías (Castro et al. 2013). Además, las características fenotípicas de las especies también concuerdan con las esperadas para cada tipo (Material Suplementario-Figura S1) muestra los promedios y el error estándar de la altura (m), el diámetro (m), el tamaño (m<sup>2</sup>), la reproducción (%), las semillas viables (%) y el peso de semilla (mg) para cada especie y para cada tipo sucesional de especies).

#### Tratamientos germinativos

Los tratamientos germinativos se realizaron en un subconjunto de muestras de cada especie, en los que cada réplica pertenecía a un individuo. Por lo tanto, cada réplica contó con un número variable de semillas según la cantidad de semillas viables obtenidas por planta. Por eso, cada tratamiento se aplicó a 5-30 semillas/planta, provenientes de 5-20 individuos/especie para ser más representativo (Material Suplementario-Tabla S1). Se trabajó bajo flujo laminar, con superficies y material necesario desinfectado y autoclavado. Todas las semillas tratadas fueron desinfectadas antes de colocarlas en cajas de Petri, y se las sumergió en etanol al 70% durante 7 minutos, seguido por 7 minutos en hipoclorito de sodio comercial (60 g/L de Cl activo) diluido al 15% (Villagra and Cavagnaro 2000). Las semillas se colocaron con pinzas en placas de Petri estériles de 9 cm de diámetro preparadas con un disco de algodón y un disco de papel absorbente saturado con agua destilada. Para prevenir infección por hongos, se rociaron con una suspensión del fungicida Fungoxan al 0.1% (producto comercial al 50% p.a.) antes de colocarlas a germinar. A cada tipo sucesional de especie se le aplicó al menos un tratamiento diferente de ruptura de dormancia, siguiendo principalmente lo recomendado en la bibliografía (ver párrafo siguiente) y de las experiencias piloto anteriores del grupo de trabajo con las especies en estudio.

Se planeó un diseño factorial combinando los tratamientos y los tipos sucesionales de especies. No obstante, dada la complejidad del diseño (10 especies x 21 tratamientos x 5-10 individuos = 1050-2100 réplicas) y el costo de recursos y tiempo, se omitieron algunas de las combinaciones bajo ciertos criterios. Se priorizó incluir al menos una especie de cada tipo sucesional que haya sido menos estudiada para testear todos los tipos de dormancia, principalmente al realizar

combinaciones de tratamientos (Material Suplementario-Tabla S2). Las especies tardías, poco estudiadas o con resultados previos inconsistentes, se sometieron a un mayor número de tratamientos y combinaciones. Todas las especies tuvieron un control (C). Debido a que hay reportes de que las especies colonizadoras de semillas pequeñas germinan mejor en condiciones de luz que en oscuridad (Pearson et al. 2002; Fenner and Thompson 2005), se realizó un tratamiento de oscuridad (O) tapando las placas de Petri con papel de aluminio. Este tratamiento se aplicó a las especies colonizadoras y a las tardías, dado que se quería comparar la tolerancia a la oscuridad de ambos grupos, y no en las intermedias, ya que se reportó en la bibliografía que *N. alpataco* y *S. aphylla* (Villagra and Cavagnaro 2000; Galíndez et al. 2016) presentan dormancia física. Por esta razón se las escarificó con lija de papel (R), al igual que a *C. erinacea*. También se escarificaron las semillas de *H. argentea*, *G. chiloensis*, *L. cuneifolia* y *L. divaricata*, como se reportó anteriormente (Barbour 1968; Bonvissuto and Busso 2007; Palacio et al. 2008; Masini 2011; Camina et al. 2013; Hernández et al. 2020; Hernández and Pérez 2021); a *M. aphylla* se le realizó un corte basal con bisturí, ya que su semilla es un carozo duro e impermeable (Abalos 2016). Las semillas de las especies colonizadoras (*A. lampa*, *G. chiloensis* y *G. solbrigii*) (Mantovan and Candia 1995; Beider 2012), las intermedias (*C. erinacea* [Wulff 1990] y *S. aphylla* por ser especies poco estudiadas) y las tardías (*Larrea* y *Monttea*) se estratificaron en frío húmedo en heladera (4 °C) durante 30 días (F) para poner a prueba la dormancia fisiológica (Barbour 1968; Bonvissuto and Busso 2007; Palacio et al. 2008; Hernández et al. 2020; Hernández and Pérez 2021).

También se aplicó el tratamiento de remojo (R) en agua corriente por 24 horas — asociado a la dormancia fisiológica— a una especie colonizadora (*G. chiloensis*), a dos tardías (*L. cuneifolia* y *M. aphylla*) (Fernández et al. 2019) y a una intermedia (*N. alpataco*). Las semillas de *N. alpataco* se remojaron en agua caliente durante 10 minutos debido a que el calor podría estimular su germinación (Harding 1940; Vilela and Ravetta 2001). A las semillas de *L. cuneifolia* y de *M. aphylla* se les aplicó calor (CA) en estufa (60 °C por 5 horas) para evaluar dormancia morfológica. El resto de las combinaciones asociadas a dormancia combinada (morfo-fisiológica y físico-fisiológica) se puede ver en el Material Suplementario-Tabla S2.

Finalmente, todas las especies se colocaron en una cámara de germinación bajo condiciones controladas de luz y temperatura: 12 horas de luz/12 horas de oscuridad, a 30 °C día/20 °C noche, respectivamente. Una vez aplicado el tratamiento correspondiente, las semillas se regaron todas las semanas a demanda para mantener la humedad de la placa de Petri. La germinación y la fecha de germinación por placa se documentaron al menos dos veces a la semana, identificando y registrando el número de radículas emergidas. Luego, para cada placa se calculó la germinación (número de radículas emergidas/número total de semillas plantadas) y los días transcurridos hasta que la primera radícula de la primera semilla emergió en esa placa de Petri (como la diferencia entre fecha de germinación y la fecha de colocación en la cámara de germinación), como una estimación del tiempo mínimo de germinación.

Entre los antecedentes de tratamientos germinativos, por ejemplo, para *A. lampa* se informaron valores del 72% de germinación sin tratamiento (Mantovan and Candia 1995), y también se sabe que el estratificado en frío por 7 días mejora su poder germinativo (Beider 2012). Según la bibliografía, *G. chiloensis* y *G. solbrigii* no requirieron tratamientos germinativos (Masini 2011; Masini et al. 2016; Tadey and Souto 2016), aunque *G. solbrigii* fue tratada con escarificación mecánica con lija y con estratificación húmeda fría de 15 días y alcanzó un 81 y 77% de germinación, respectivamente, siendo similares al control (con un valor de 82%) (Masini et al. 2016). Las semillas de *N. alpataco* no presentaron dormición (70%) y los métodos más eficientes para romper la dormición física de *S. aphylla* fueron la escarificación mecánica y la química (ácido sulfúrico: 10, 20 y 30 minutos) (Galíndez et al. 2016). También se encontró que las semillas de *L. divaricata* germinan bien en oscuridad y bajo estratificación fría (Barbour 1968), así como escarificándolas, con un 88% y un 60.7% de germinación, respectivamente (Palacio et al. 2008; Hernández et al. 2020). Para *L. cuneifolia*, se encontró que sus semillas germinan bien al escarificarlas, obteniendo un 61.3% de germinación (Hernández and Pérez 2021).

#### Análisis estadístico

Para evaluar el efecto de distintos tratamientos sobre el proceso de germinación y la ruptura de la dormición de los tipos sucesionales de especies (i.e., colonizadoras, intermedias

y tardías), se comparó el promedio de germinación y tiempo mínimo de germinación entre tratamientos (control vs. tratamientos de germinación) mediante modelos jerárquicos generalizados mixtos (GLMMs). Como variables respuesta se utilizaron la germinación (%) y el tiempo mínimo de germinación (días). Como variables explicativas se utilizaron a los tratamientos germinativos (C=control; E=escarificación física; F=estratificación húmeda; O=condiciones de oscuridad; R=remojo en agua; CA=condiciones de calor seco en estufa, y combinaciones entre los tratamientos germinativos), y un factor de interacción entre los tratamientos germinativos y el tipo sucesional de especie (tratamiento x tipo sucesional de especies). Como efecto aleatorio se utilizó la especie anidada en el sitio de recolección de donde provienen las semillas (Material Suplementario-Tabla S3). Los análisis estadísticos y los correspondientes gráficos se realizaron utilizando distintos paquetes dentro del programa R 3.5.3 (R Development Core Team 2017). La germinación se modeló con una distribución binomial (con datos binarios por planta; es decir, número de semillas que germinaron-número de semillas que no germinaron) aplicando la función `logit link` del paquete `lme4` (Bates et al. 2014, 2019). El tiempo de germinación se ajustó a una distribución gamma para datos continuos positivos, recomendada para tiempo entre eventos (Zuur et al. 2009). Cuando los efectos fueron significativos, se realizaron análisis a posteriori de Tukey, utilizando el comando `glht` del paquete `multcomp` (Hothorn et al. 2007, 2020).

## RESULTADOS

### Germinación

Los tipos sucesionales de especies presentaron, en promedio, distinto porcentaje de germinación ( $\chi^2_{\text{tipo de especie}}=55.94$ ,  $gl=639$ ,  $P<0.0001$ ) y los tratamientos aplicados promovieron la germinación de distinta manera ( $\chi^2_{\text{tratamiento}}=56.64$ ,  $gl=639$ ,  $P<0.0001$ ). Además, el efecto de los tratamientos aplicados sobre la germinación fue diferente para los distintos tipos sucesionales de especie ( $\chi^2_{\text{tipo spp} \times \text{tratamiento}}=23.43$ ,  $gl=639$ ,  $P=0.036$ ).

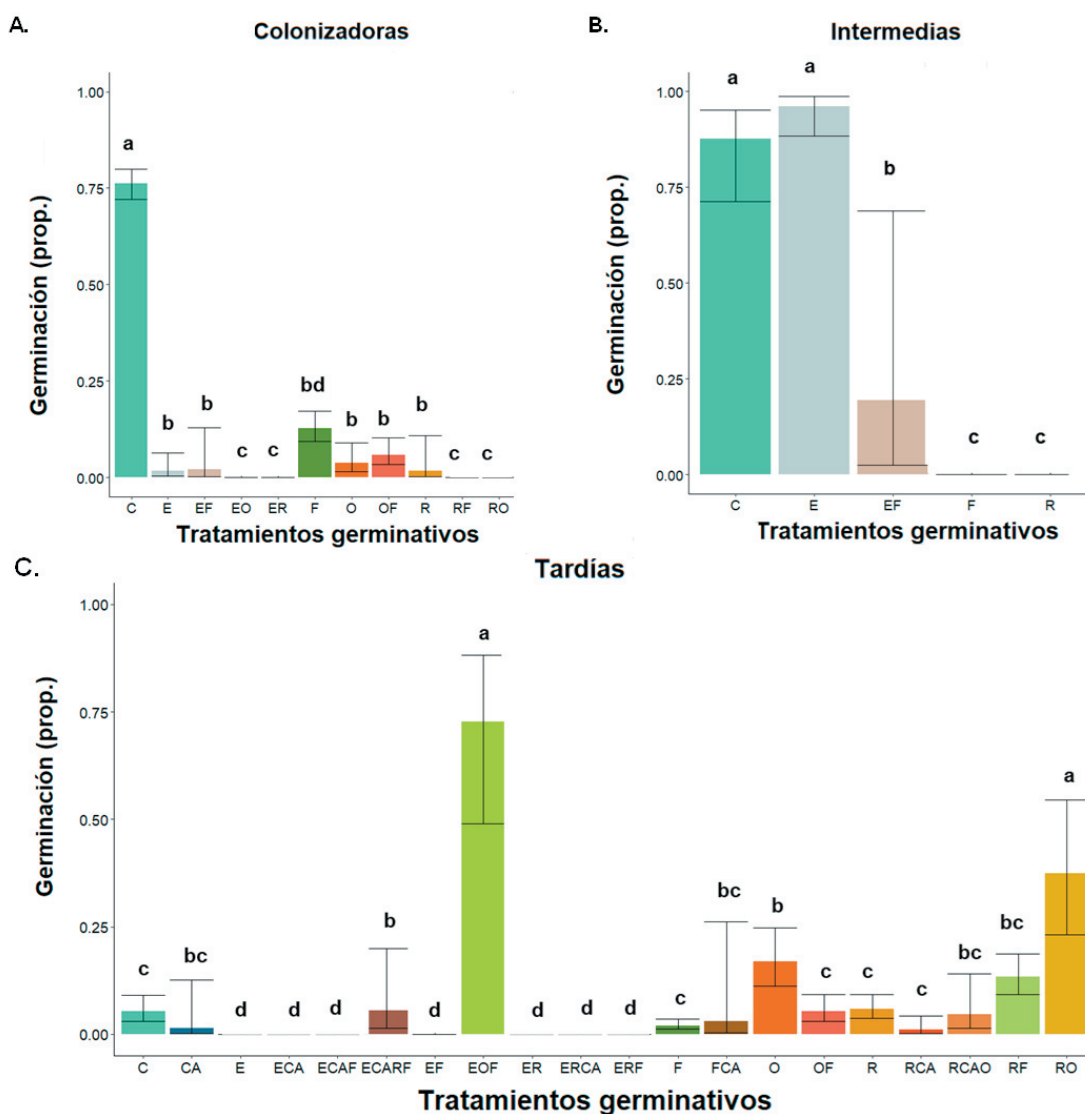
Al analizar los tipos sucesionales de especie por separado y comparando los tratamientos de germinación, las especies colonizadoras mostraron significativamente un mayor porcentaje de germinación sometidas al tratamiento control (C prom. ~75%) que al

resto de los tratamientos ( $\chi^2=656.03$ ,  $gl=139$ ,  $P<0.0001$ ) (Figura 1a). En las especies intermedias se registró un porcentaje de germinación más alto en el tratamiento de escarificación física (E prom. ~96%) y en el control (C prom. ~88%), difiriendo significativamente de los demás tratamientos ( $\chi^2=12.26$ ,  $gl=133$ ,  $P=0.015$ ) (Figura 1b). Por su parte, en las especies tardías se registró un mayor porcentaje de germinación con la combinación de tratamientos de oscuridad,

escarificación física y la estratificación húmeda (EOF prom. ~73%) y con la combinación de tratamientos de oscuridad junto con remojo (RO prom. ~37%) que con el resto de los tratamientos ( $\chi^2=136.07$ ,  $gl=364$ ,  $P<0.0001$ ) (Figura 1c).

#### Tiempo de germinación

El tiempo de germinación entre los tipos sucesionales de especie fue similar ( $P=0.37$ ),



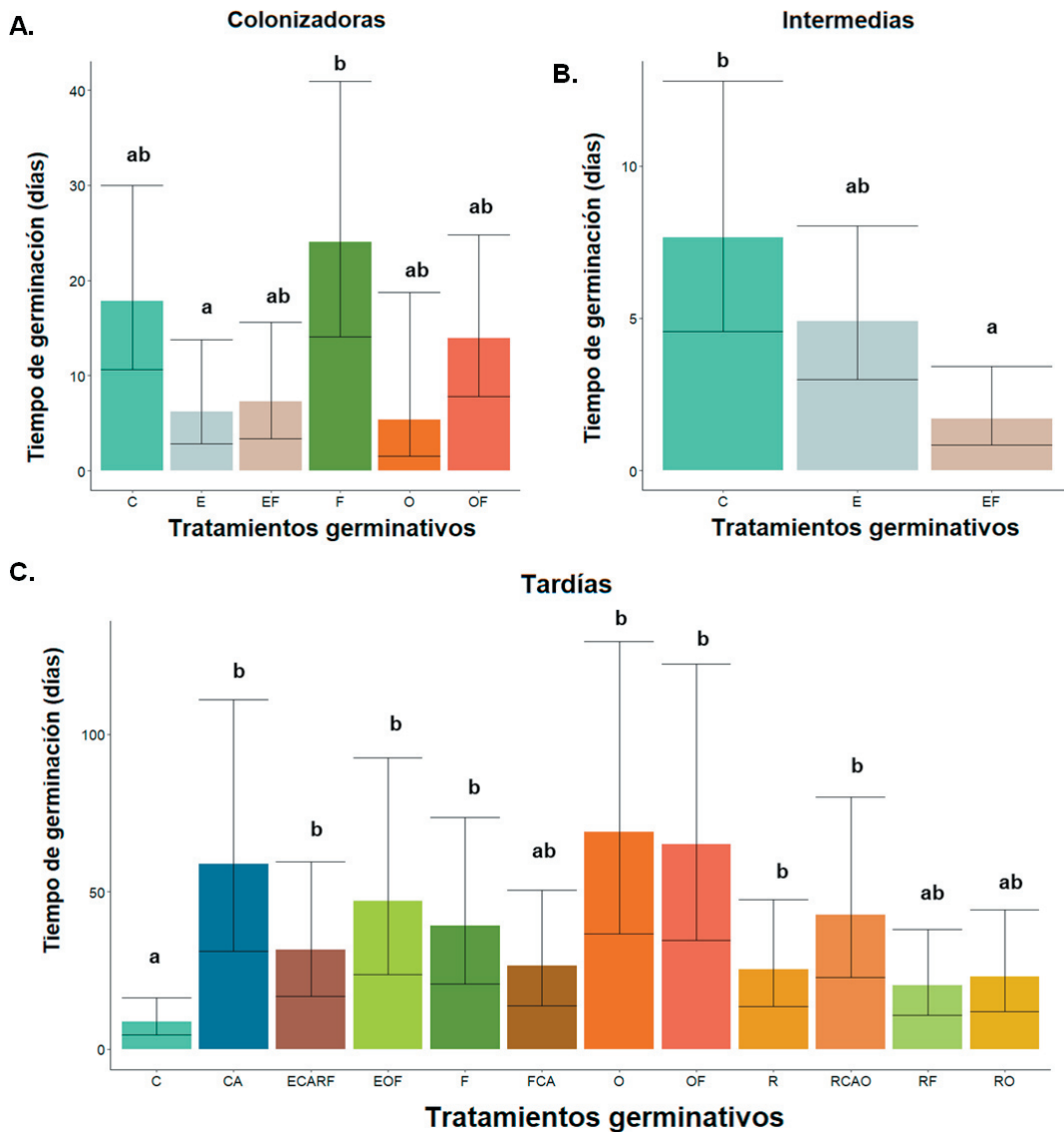
**Figura 1.** Porcentaje de germinación observado bajo diferentes tratamientos germinativos en los distintos tipos sucesionales de especies. Las barras muestran los promedios con sus intervalos de confianza (95%) obtenidos a partir de un GLMM con distribución binomial. Promedio de germinación para especies A) colonizadoras, B) intermedias y C) tardías. Ver leyenda en Material Suplementario-Tabla S2 para las referencias de los tratamientos. Las letras (a-d) sobre las barras de los gráficos indican las diferencias significativas entre los tratamientos germinativos.

**Figure 1.** Percentage of germination observed under different germination treatments in the different successional types of species. The bars show the mean with their confidence intervals (95%) obtained from a GLMM with binomial distribution. Mean germination for: A) early, B) intermediate and C) late species. See legend in Supplementary Material-Table S2 for treatment references. Letters (a-d) above the bars in the graphs indicate significant differences between germination treatments.



aunque se observaron diferencias significativas entre los tratamientos ( $\chi^2_{\text{tratamiento}}=26.94$ ,  $gl=269$ ,  $P=0.012$ ). También se observó que el efecto de los tratamientos sobre el tiempo de germinación fue diferente en cada tipo sucesional de especie ( $\chi^2_{\text{tipo spp} \times \text{tratamiento}}=17.78$ ,  $gl=269$ ,  $P=0.003$ ).

Cuando se analizaron los tipos sucesionales de especie por separado, se observó que las especies colonizadoras germinaron antes bajo los tratamientos de escarificación física (a partir de 6 días), oscuridad (6 días) y escarificación junto con estratificación (7 días); luego germinaron los tratamientos de oscuridad



**Figura 2.** Tiempo mínimo de germinación observado bajo los diferentes tratamientos germinativos para los tipos sucesionales de especies. Las barras muestran los promedios ajustados con sus intervalos de confianza (95%) del tiempo de germinación (días) obtenido con un GLMM con distribución gamma. Promedio del tiempo de germinación para especies A) colonizadoras, B) intermedias y C) tardías. C=control, E=escarificación física, F=estratificación fría-húmeda, O=condiciones de oscuridad, R=remojo en agua, CA=condiciones de calor seco en estufa, y combinaciones entre los tratamientos germinativos. Las letras (a-b) sobre las barras de los gráficos indican las diferencias significativas entre los tratamientos germinativos. Los ejes 'y' en los gráficos difieren en su escala.

**Figure 2.** Minimum germination time observed under different germination treatments for the successional types of species. The bars show the adjusted mean with their confidence intervals (95%) of the germination time (days) obtained with a GLMM with gamma distribution. Mean germination time for: A) early, B) intermediate, and C) late. C=control, E=physical scarification, F=cold-wet stratification, O=darkness conditions, R=soaking in water, CA=oven dry heat conditions, and combinations among germination treatments. Letters (a-b) above the bars in the graphs indicate significant differences between germination treatments. The y-axes in the plots differ in their scale.

junto con estratificación (14 días) y control (18 días), y en último lugar germinaron los tratamientos de estratificación (a partir de 24 días;  $\chi^2=27.25$ ,  $gl=70$ ,  $P<0.0001$ ) (Figura 2a). Solo se observaron diferencias significativas entre la escarificación y la estratificación, mientras que los demás tratamientos no fueron diferentes a estos. Por su parte, las especies intermedias empezaron a germinar significativamente más rápido bajo la combinación de escarificación física y estratificación húmeda (a partir de 2 días) que con el control (6 días) ( $\chi^2=24.17$ ,  $gl=82$ ,  $P<0.0001$ ) (Figura 2b), y antes que la escarificación (4 días), aunque no fue significativo. Por último, las especies tardías empezaron a germinar más rápidamente en el tratamiento control (a partir de 12 días) con respecto a los otros tratamientos, aunque no difirieron estadísticamente del tratamiento de remojo y estratificación (20 días RF), remojo con oscuridad (23 días, RO) y estratificación con calor (26 días, FCA) ( $\chi^2=27.91$ ,  $gl=111$ ,  $P=0.003$ ) (Figura 2c).

## DISCUSIÓN

Esta investigación exploró las diversas estrategias de germinación de diez especies del Monte Patagónico con distinta función en la sucesión ecológica (i.e., colonizadoras, intermedias y tardías), con el fin de apoyar prácticas eficientes de restauración. Los distintos tipos sucesionales de especies presentaron estrategias de germinación distintas, concordantes con otras características fenotípicas esperadas para cada tipo sucesional. Las especies colonizadoras presentaron una germinación rápida y espontánea u oportunista, sin necesidad de tratamientos que desencadenen este proceso. En cambio, las especies intermedias mostraron mecanismos de dormancia; el tiempo de germinación se redujo mediante la escarificación física, pero aun así mostraron porcentajes relativamente altos de germinación sin tratamientos germinativos. Las especies tardías presentaron mecanismos de dormancia profundos, requiriendo la combinación de tratamientos para lograr un mayor porcentaje de germinación. Mediante la combinación de oscuridad, remojo en agua y estratificación húmeda, germinaron con éxito aproximadamente tres cuartas partes de las semillas sembradas.

La teoría de sucesión ecológica postula que las semillas de especies colonizadoras germinan rápidamente después de su dispersión, lo que les permite establecerse y colonizar ambientes

degradados con abundante suelo desnudo y poca vegetación (Keever 1950; Bazzaz 1979; Vázquez-Yanes and Orozco-Segovia 1996; Zamora et al. 2004; Zhang et al. 2018a; 2018b). Las especies colonizadoras presentaron una estrategia de germinación oportunista. Los resultados obtenidos aplicando tratamientos germinativos a *A. lampa*, *G. chilensis*, *G. solbrigii* y *Hyalis argentea* concuerdan y complementan estudios previos (Mantovan and Candia 1995; Bonvissuto and Busso 2007; Masini 2011; Beider 2012; Masini et al. 2016; Tadey and Souto 2016). Estas especies germinaron más en el tratamiento control que en los otros tratamientos. En cuanto a las especies intermedias, se observaron altos porcentajes de germinación en semillas sin tratamientos, pero, en general, sus semillas germinan más y más rápido cuando se realiza una escarificación física (aunque no significativamente); esto parece ablandar sus tegumentos y hacerlos más permeables al agua y a los gases (Vázquez-Yanes and Orozco-Segovia 1993; Baskin and Baskin 2004b). De esta manera, las intermedias tendrían estrategias de germinación parcialmente oportunistas, asemejándose más a las especies colonizadoras. Se reportó previamente la ausencia de dormancia física en algunas especies de leguminosas (como *N. alpataco* y *S. aphylla*) (Baskin and Baskin 2014). Los resultados de Galíndez et al. (2016), al igual que los presentados en este trabajo, mostraron que *N. alpataco* produce semillas sin dormancia física. Asimismo, se observó que, en promedio, las especies intermedias comenzaron a germinar antes que el resto de las especies. La diferencia con las especies colonizadoras podría deberse a que las intermedias son arbustos de mayor tamaño y de crecimiento más lento, lo que las pone en desventaja para colonizar espacios abiertos. No obstante, estas especies intermedias pueden desempeñar un rol primordial en la sucesión, ya que pueden actuar como especies nodrizas (Grünwaldt et al. 2018). Por último, las especies tardías presentaron mecanismos de dormancia físico-fisiológica profunda, siendo la combinación de tratamientos lo que aumentó significativamente su porcentaje de germinación. Estos mecanismos de dormancia profunda podrían sugerir que las tardías presentarían una estrategia de germinación cautelosa (Venable and Lawlor 1980; Philippi 1993; Gutterman 1994; Liu et al. 2014). No obstante, los tratamientos presentaron variaciones, lo que sugiere diferencias en los requerimientos de cada

especie, lo cual puede ser importante al planificar estrategias de revegetación con especies nativas tardías. En la literatura, el género *Larrea* suele presentar porcentajes de germinación bajos, cercanos al 20% (Barbour 1968; Graves et al. 1975; Bonvissuto and Busso 2007; Tadey and Souto 2016), con algunas excepciones en las que se alcanzó hasta un 60% de germinación (Hernández et al. 2020; Hernández and Pérez 2021). Fernández et al. (2019) encontraron que *L. cuneifolia* presenta semillas permeables al agua, descartando así la existencia de una dormición física. Las diferencias entre investigaciones podrían deberse a un efecto de la procedencia de las semillas, a las condiciones ambientales, a la genética, a la fecha de muestreo (variación entre años) y a los tiempos de almacenamiento previos a los experimentos de germinación. Esto último podría permitir la ruptura de dormancia morfológica durante ese período. Por lo tanto, se destaca la importancia de tener en cuenta el sitio y los individuos que dan origen a las semillas para la producción de plantines en proyectos de revegetación, ya que el ambiente particular (i.e., temperatura, luz, longitud del día, sequía y nutrientes) donde se desarrolla la planta parental influye en el grado de dormancia de las semillas en numerosas especies (Roach and Wulff 1987; Baskin and Baskin 1998; Fenner 2000; Fenner and Thompson 2005; Kildisheva et al. 2020). Sería interesante realizar un estudio sobre los requisitos germinativos de las especies a distintas latitudes (Fenner and Thompson 2005), en especial para especies del Monte, un ecosistema con una amplia distribución latitudinal en la Argentina (24° S - 40° S). Además, se planteó la hipótesis de que las especies de *Larrea* presentan inhibidores químicos de la germinación en el tegumento, y son solubles en agua, lo que sugiere una posible dormancia química de sus semillas (Baskin and Baskin 2014; Fernández et al. 2019). Nuestros resultados concuerdan de manera parcial con esta hipótesis debido a que *Larrea* germinó más rápido bajo condiciones de remojo, y, además, al germinar bajo condiciones de estratificación, es consistente con la evidencia de que estas especies germinan principalmente en primavera (M. Tadey, observación personal). Dado que las especies tardías mostraron un alto porcentaje de germinación con el tratamiento de oscuridad —especialmente asociada al remojo (dormancia fisiológica)—, no requerían luz para estimular su germinación, a diferencia de las especies colonizadoras. Esto es consistente

con el hecho de que las especies colonizadoras son exitosas al establecerse en espacios abiertos con poca cobertura vegetal, ya que sus semillas no requieren enterrarse en profundidad en el suelo, a diferencia de las tardías (Grime et al. 1981; Fenner and Thompson 2005). Además, las especies colonizadoras tienen una alta tasa fotosintética, lo que les permite un crecimiento rápido (Olf 1992; Olf et al. 1994; Kirschbaum 2011). Estos parámetros suelen ser indicadores directos de la capacidad colonizadora frente a la habilidad competitiva de las especies tardías (Gale and Grigal 1987; Zhang et al. 2018a).

Por otra parte, algo interesante y que se debería tener en cuenta es el tipo de suelo en el que se llevará a cabo la revegetación, ya que hay especies que se asocian preferencialmente con ciertos tipos de suelo. Por ejemplo, *A. lampa* suele encontrarse en suelos sueltos y salinos (Dalmasso et al. 2002; Villagra et al. 2017); en cambio, *H. argentea* fue asociada a suelos arenosos (Dalmasso et al. 2002; Castro et al. 2013). Por otro lado, *N. Alpataco* y *C. erinacea* se encuentra en suelos arenosos, arcillosos, salinos y anegados (Morello 1958; Dalmasso et al. 2002; Guevara et al. 2009; Passera et al. 2010; Villagra et al. 2011, 2017; Forcone 2018). Por esta razón, sería interesante cuantificar el efecto del tipo de suelo en los porcentajes de germinación de las especies del Monte. Sin embargo, en nuestro sitio de estudio, las especies focales se encuentran en los distintos sitios de muestreo, lo que sugiere una alta flexibilidad con respecto a esta condición.

#### *Implicancias, sugerencias y aplicaciones de los resultados en la restauración ecológica*

Sobre la base de los resultados obtenidos, se recomienda comenzar proyectos de revegetación con especies colonizadoras e intermedias para producir gran cantidad de plantines, y a través de la propagación a partir de semillas, preservar la diversidad genética. Estas especies no requieren tratamientos germinativos complejos para lograr valores altos de germinación, y su germinación ocurre relativamente rápido, lo que facilita la revegetación. Asimismo, la adición de semillas de especies nativas en el ambiente disturbado es otra forma de facilitar la restauración, aunque merece una mayor investigación ya que la época de la siembra es crítica para que las plántulas se establezcan con éxito. Según nuestros resultados, para la siembra directa de semillas a campo hay que considerar que las especies colonizadoras e intermedias se deberían sembrar en otoño temprano,

permitiendo estratificación natural, en el caso de necesitarla. La producción de plántulas de especies tardías para restauración implica un gran esfuerzo debido a su dormancia profunda, por lo que es necesario continuar investigando las estrategias de ruptura de la dormancia y promover la supervivencia de las plántulas. Se sugiere hacer foco en la conservación y el manejo de las especies tardías puesto que son claves en la formación de parches de vegetación en zonas áridas (Pelliza et al. 2021). Como alternativa, las técnicas de propagación vegetativa (e.g., la micropropagación *in vitro* y el enraizamiento de segmentos) podrían ofrecer posibilidades valiosas cuando las semillas son difíciles de obtener, preservar o germinar (Palacio et al. 2008), siempre y cuando se considere obtener las muestras de diferentes plantas para mantener la variabilidad genética poblacional. Si se desea utilizar semillas de especies tardías, se recomienda aplicar tratamientos para romper la dormancia antes de sembrarlas, preferiblemente a fines de la estación de verano, ya que, además de requerir las condiciones de frío y oscuridad invernales

(estratificación fría) para germinar, también necesitarían un período de maduración. La siembra en esta fecha disminuiría la competencia entre las plántulas, la herbivoría de insectos y la evapotranspiración. Además, si la germinación ocurre en este período, le dará tiempo a la plántula a desarrollar más su raíz, lo que aumentará su probabilidad de supervivencia cuando aumenta la temperatura (fines del invierno y primavera).

A partir de los resultados obtenidos se puede concluir que una forma de acelerar la sucesión ecológica en las zonas áridas, como el Monte Patagónico, sería plantar especies colonizadoras e intermedias generadas a partir de semillas, y complementar esta práctica con la siembra directa de semillas de especies intermedias y tardías en los mismos parches para aumentar la posibilidad de revegetación natural. Esta investigación es una aproximación a las estrategias germinativas de especies nativas del Monte Patagónico, con valiosas contribuciones para la planificación y la producción de plantines para proyectos de restauración ecológica.

## REFERENCIAS

- Ábalos, R. M. 2016. Plantas del Monte argentino: guía de campo. 2da edición. Ecoval editorial, Córdoba.
- Abraham, E., H. F. del Valle, F. Roig, L. Torres, J. O. Ares, et al. 2009. Overview of the geography of the Monte Desert biome (Argentina). *Journal of Arid Environments* 73:144-153. <http://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.09.028>.
- Barbour, M. G. 1968. Germination requirements of the desert shrub *Larrea divaricata*. *Ecology* 49:915-923. <https://doi.org/10.2307/1936543>.
- Baskin, C., and J. M. Baskin. 2004a. Germinating seeds of wildflowers, an ecological perspective. *HortTechnology* 14: 467-473. <https://doi.org/10.21273/horttech.14.4.0467>.
- Baskin, C. C., and J. M. Baskin. 1998. *Seeds: ecology, biogeography, and, evolution of dormancy and germination*. (Elsevier, Ed.). First. Academic Press.
- Baskin, C. C., and J. M. Baskin. 2014. *Seeds: ecology, biogeography, and, evolution of dormancy and germination*. (Elsevier, Ed.). Second. Academic Press, Lexington, Kentucky, USA.
- Baskin, J. M., and C. C. Baskin. 2004b. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* 14:1-16. <https://doi.org/10.1079/SSR2003150>.
- Bates, D., M. Mächler, B. M. Bolker, and S. C. Walker. 2014. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.
- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, S. Walker, R. H. Christensen Bojesen, et al. 2019. Package "lme4."
- Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:351-371. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.10.110179.002031>.
- Beider, A. 2012. Viverización de especies nativas de zonas áridas. *Experimentia* 2:70.
- Beider, A., N. Ciano, and R. Zerrizuela. 2013. Revegetación artificial de taludes de locaciones en corte en la cuenca del Golfo San Jorge. Pp. 213-224 *en* D. R. Pérez, A. E. Rovere and M. E. Rodríguez Araujo (eds.). *Restauración Ecológica en la Diagonal Árida de la Argentina*. 1a edición. vazquez Mazzini, Buenos Aires, Argentina.
- Bentsink, L., and M. Koornneef. 2008. Seed Dormancy and Germination. *The Arabidopsis Book* 6:18. <https://doi.org/10.1199/tab.0119>.
- Bewley, J. D. 1997. Seed germination and dormancy. *The Plant Cell* 9:1055-1066. <https://doi.org/10.1105/tpc.9.7.1055>.
- Bisigato, A. J., M. V. Campanella, and G. E. Pazos. 2013. Plant phenology as affected by land degradation in the arid Patagonian Monte, Argentina: A multivariate approach. *Journal of Arid Environments* 91:79-87. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.12.003>.
- Boeri, P., M. C. Gazo, M. Failla, D. Barrio, D. Dalzotto, et al. 2019. Optimum germinative conditions of a multipurpose shrub from patagonia: *Prosopis alpacata* (Fabaceae). *Darwiniana* 7:199-207. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2019.72.817>.
- Bonner, F. T., B. F. McLemore, and J. P. Barnett. 1974. Presowing treatment of seed to speed germination. Pp. 126-135

- en C. Schopmeyer (ed.). Agriculture Handbook. 450th edition. United States Forest Service.
- Bonvissuto, G. L., and C. A. Busso. 2007. Germination of grasses and shrubs under various water stress and temperature conditions. *Phyton* 76:119-131. <https://doi.org/10.32604/phyton.2007.76.119>.
- Busso, C. A., and O. A. Fernández. 2017. Arid and semi-arid rangelands: two thirds of Argentina. *En* M. K. Gaur and V. R. Squires (eds.). Climate variability impacts on land use and livelihoods in drylands. Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-56681-8\\_13](https://doi.org/10.1007/978-3-319-56681-8_13).
- Cabrera, A. L. 1966. Esquema fitogeográfico de la República Argentina. *Botanica* 3:87-168.
- Camina, J., E. Tourn, A. Andrada, and C. Pellegrini. 2013. Germination traits of the native *Hyalis argentea* (Asteraceae). Pp. 127-138 *en* C. A. Busso (ed.). From seed Germination to Young Plants. Ecology, Growth and Environmental Influences. Nova Science Publishers, Inc., New York.
- Castro, M. L., G. A. Zuleta, A. A. Pérez, M. E. Ciancio, P. Tchilinguirian, et al. 2013. Rehabilitación de estepas arbustivas en locaciones petroleras del Monte Austral. Evaluación de la técnica de escarificado i: vegetación. Pp. 225-245 *en* D. R. Pérez, A. E. Rovere and M. E. Rodríguez Araujo (eds.). Restauración Ecológica en la Diagonal Árida de la Argentina. Vazquez Ma. Vazquez Mazzini, Buenos Aires.
- Cerda, N. V., M. Tadey, A. G. Farji-Brener, and M. C. Navarro. 2012. Effects of leaf-cutting ant refuse on native plant performance under two levels of grazing intensity in the Monte Desert of Argentina. *Applied Vegetation Science* 15: 479-487. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2012.01188.x>.
- Clements, F. E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. 242nd edition. Carnegie Institution of Washington. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.56234>.
- Clements, F. E. 1936. Nature and Structure of the Climax. *The Journal of Ecology* 24:252. <https://doi.org/10.2307/2256278>.
- Connell, J. H., and R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111:1119-1144. <https://doi.org/10.1086/521238>.
- Cross, A. T. 2022. Nutrient-acquisition strategy influences seed nutrient concentration and seed-to-seedling transition in ecological restoration in a regional dryland flora. *Plant and Soil* 476:653-668. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-05198-z>.
- Cross, A. T., D. J. Merritt, S. R. Turner, and K. W. Dixon. 2013. Seed germination of the carnivorous plant *Byblis gigantea* (Byblidaceae) is cued by warm stratification and karrikinolide. *Botanical Journal of the Linnean Society* 173:143-152. <https://doi.org/10.1111/boj.12075>.
- Dalmaso, A. D. 2010. Revegetación de áreas degradadas con especies nativas. *Boletín Sociedad Argentina de Botánica* 45:149-171.
- Dalmaso, A., E. Martínez Carretero, and O. Console. 2002. Revegetación de áreas degradadas. *Boletín de extensión científica IADIZA* 5.
- Donohue, K., R. Rubio De Casas, L. Burghardt, K. Kovach, and C. G. Willis. 2010. Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 41:293-319. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144715>.
- Ellner, S., and A. Shmida. 1981. Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? *Oecologia* 51: 133-144. <https://doi.org/10.1007/BF00344663>.
- Fenner, B. Y. M. 1987. Seedlings. *New Phytologist* 106:35-48. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04681.x>.
- Fenner, M. 2000. Seeds. *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. (M. Fenner, Ed.) Seed Science Research. 2nd edition. CABI. <https://doi.org/10.1079/ssr2003142>.
- Fenner, M., and K. Thompson. 2005. *The Ecology of Seeds*. The Ecology of Seeds. Second. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511614101>.
- Fernández, M. E., M. A. Cony, and C. B. Passera. 2019. Germination temperatures and seed dormancy of two *Larrea* species (*Zygophyllaceae*) from the monte desert, Argentina. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias* 51:235-247.
- Forcone, A. 2018. Hierbas y arbustos frecuentes en el valle inferior del río Chubut. Una guía ilustrada para su reconocimiento. Universidad Nacional del Sur, Trelew, Chubut.
- Gale, M. R., and D. F. Grigal. 1987. Vertical root distributions of northern tree species in relation to successional status. *Canadian Journal of Forest Research* 17:829-834. <https://doi.org/10.1139/x87-131>.
- Galíndez, G., D. Ceccato, G. Malagrina, B. Pidal, G. Chilo, et al. 2016. Physical seed dormancy in native legume species of Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 51:73-78. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v51.n1.14370>.
- Gandullo, R., J. Gastiazoro, and A. Bünzli. 1998. Dinamismo de la vegetación psamófila de Senillosa y Plattier provincia de Neuquén (Argentina). *Multequina* 7:11-20.
- Gandullo, R., G. Siffredi, and V. Velasco. 2016. Guía para el reconocimiento de especies del norte neuquino. (INTA, Ed.). 1a ed. San Carlos de Bariloche, Río Negro.
- Gleason, H. A. 1939. The individualistic concept of the plant association. *American Midland Naturalist* 21:92-110. <https://doi.org/10.2307/2479933>.
- González, M. F. 2010. Reintroducción de especies nativas de dos grupos funcionales en sitios con degradación severa en La Payunia de Neuquén, Argentina. Tesis de grado. Universidad Nacional del Comahue.
- Graves, W. L., B. L. Kay, and W. A. Williams. 1975. Seed Treatment of Mojave Desert Shrubs. *Agronomy Journal* 67: 773-777. <https://doi.org/10.2134/agronj1975.00021962006700060012x>.
- Grime, J. P., G. Mason, A. V. Curtis, J. Rodman, and S. R. Band. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *The Journal of Ecology* 69:1017. <https://doi.org/10.2307/2259651>.

- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52:107-145. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1977.tb01347.x>.
- Grünwaldt, J. M., J. C. Guevara, and E. M. Carretero. 2018. Effect of *Prosopis* spp. as a nurse plant on nutrient content and productivity of *Opuntia ellisiana* Griffiths. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias* 50:129-137.
- Guevara, J. C., E. G. Grünwaldt, O. R. Estevez, A. J. Bisigato, L. J. Blanco, et al. 2009. Range and livestock production in the Monte Desert, Argentina. *Journal of Arid Environments* 73:228-237. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.02.001>.
- Gutterman, Y. 1994. Strategies of seed dispersal and germination in plants inhabiting deserts. *The Botanical Review* 60:373-425. <https://doi.org/10.1007/BF02857924>.
- Harding, J. H. 1940. *Acacia* germination trials. *Australian Forestry* 5:53-56. <https://doi.org/10.1080/00049158.1940.10675185>.
- Hatano, K., and T. Kano. 1952. A brief report on the after-ripening of the seeds of *Ginkgo biloba*. *J. Jap. Forest. Soc* 34: 369-370.
- Hernández, J. A., and D. R. Pérez. 2021. Tratamientos germinativos para restauración ecológica en gran escala en tierras secas: avances en *Larrea cuneifolia* Cav. *Semiárida Revista de la Facultad de Agronomía* 31:45-54. [https://doi.org/10.19137/semiárida.2021\(01\).45-54](https://doi.org/10.19137/semiárida.2021(01).45-54).
- Hernández, J. A., D. R. Pérez, and C. A. Busso. 2020. Germination of *Larrea divaricata* Cav, an important shrub species to restore desertified arid ecosystems. *Journal of Arid Environments* 179:104175. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2020.104175>.
- Hothorn, T., F. Bretz, P. Westfall, and R. Heiberger. 2007. The multcomp Package. URL: [cran.r-project.org/package=multcomp](http://cran.r-project.org/package=multcomp).
- Hothorn, T., F. Bretz, P. Westfall, R. M. Heiberger, A. Schuetzenmeister, et al. 2020. Package "multcomp."
- Hoyle, G. L., K. J. Steadman, R. B. Good, E. J. McIntosh, L. M. E. Galea, et al. 2015. Seed germination strategies: An evolutionary trajectory independent of vegetative functional traits. *Frontiers in Plant Science* 6:1-13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00731>.
- Hughes, C. E., J. J. Ringelberg, G. P. Lewis, and S. A. Catalano. 2022. Disintegration of the genus *Prosopis* L. (*Leguminosae*, *Caesalpinioideae*, mimosoid clade). *PhytoKeys* 205:147-189. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.159695>.
- Jakobsson, A., and O. Eriksson. 2000. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos* 88:494-502. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880304.x>.
- Kazakou, E., D. Vile, B. Shipley, C. Gallet, and E. Garnier. 2006. Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology* 20:21-30. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01080.x>.
- Keever, C. 1950. Causes of succession on old fields of the piedmont, North Carolina. *Ecological Monographs* 20:229-250. <https://doi.org/10.2307/1948582>.
- Kildisheva, O. A., K. W. Dixon, F. A. O. Silveira, T. Chapman, A. Di Sacco, et al. 2020. Dormancy and germination: making every seed count in restoration. *Restoration Ecology* 28:S256-S265. <https://doi.org/10.1111/rec.13140>.
- Kirschbaum, M. U. F. 2011. Does enhanced photosynthesis enhance growth? Lessons learned from CO<sub>2</sub> enrichment studies. *Plant Physiology* 155:117-124. <https://doi.org/10.1104/pp.110.166819>.
- Le Houérou, H. N. 1996. Climate change, drought and desertification. *Journal of Arid Environments* 34:133-185. <https://doi.org/10.1006/jare.1996.0099>.
- Leon, R. J. C., D. Bran, M. Collantes, J. M. Paruelo, and A. Soriano. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8:125-144.
- Liu, H., D. Zhang, X. Yang, Z. Huang, S. Duan, et al. 2014. Seed dispersal and germination traits of 70 plant species inhabiting the Gurbantunggut Desert in northwest China. *Scientific World Journal* 1:13. <https://doi.org/10.1155/2014/346405>.
- Liu, K., T. Liang, W. Qiang, G. Du, J. M. Baskin, et al. 2020. Changes in seed germination strategy along the successional gradient from abandoned cropland to climax grassland in a subalpine meadow and some implications for rangeland restoration. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 289:106746. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106746>.
- Mantovan, N., and R. Candia. 1995. Carácter germinativo de semillas de *Atriplex lampa* (moq) con distinto tiempo de almacenaje en condiciones no controladas. *Multequina* 4:59-64.
- Masini, A. C. A. 2011. Germinación de especies nativas del norte neuquino: Provincias fitogeográficas del Monte y Patagónica (Distrito de la Payunia), e implicancias para la rehabilitación de zonas áridas degradadas. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Sur.
- Masini, A. C. A., A. E. Rovere, and D. R. Pérez. 2012. Requerimientos pregerminativos de dos especies leñosas: *Anarthrophyllum capitatum* Sorarú y *Anarthrophyllum elegans* (Gillies ex Hook. and Arn.) F. Philippi. *Quebracho* 20: 85-96.
- Masini, A., A. Rovere, and G. Pirk. 2016. Germination of *Gutierrezia solbrigii* and *Senecio subulatus*, endemic *Asteraceae* from Argentina. *Phyton* 85:314-323. <https://doi.org/10.32604/phyton.2016.85.314>.
- Masuda, M., and I. Washitani. 1990. A Comparative Ecology of the Seasonal Schedules for 'Reproduction by Seeds' in a Moist Tall Grassland Community. *Functional Ecology* 4:169. <https://doi.org/10.2307/2389336>.
- Morello, J. 1958. La Provincia Fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana* 2:5-115.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual review of ecology and systematics* 4:25-51. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000325>.
- Olf, H. 1992. Effects of light and nutrient availability on dry matter and N allocation in six successional grassland

- species - Testing for resource ratio effects. *Oecologia* 89:412-421. <https://doi.org/10.1007/BF00317420>.
- Olf, H., D. M. Pegtel, J. M. Van Groenendael, and J. P. Bakker. 1994. Germination strategies during grassland succession. *The Journal of Ecology* 82:69. <https://doi.org/10.2307/2261387>.
- Palacio, L., M. C. Baeza, J. J. Cantero, R. Cusidó, and M. E. Goleniowski. 2008. In vitro propagation of "Jarilla" (*Larrea divaricata* Cav.) and Secondary Metabolite Production. *Biological and Pharmaceutical Bulletin* 31:2321-2325. <https://doi.org/10.1248/bpb.31.2321>.
- Paruelo, J. M., A. Beltrán, E. Jobbagy, O. E. Sala, and R. A. Golluscio. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecologia Austral* 8:85-101.
- Passera, C., B. Cavagnaro, and C. Sartor. 2010. Plantas C3, C4 y CAM nativas del monte árido argentino. Adaptaciones y potencial biológico. Pp. 165-176 en J. L. G. Rebollar and A. C. Sancho (eds.). C4 y CAM. Características generales y uso en programas de desarrollo de tierras áridas y semiáridas.
- Pearson, T. R. H., D. F. R. P. Burslem, C. E. Mullins, and J. W. Dalling. 2002. Germination ecology of neotropical pioneers: Interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology* 83:2798-2807. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2798:GEONPI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2798:GEONPI]2.0.CO;2).
- Pelliza, Y. I., A. Fernández, H. Saiz, and M. Tadey. 2021. Together we stand, divided we fall: Effects of livestock grazing on vegetation patches in a desert community. *Journal of Vegetation Science* 32:e13015. <https://doi.org/10.1111/jvs.13015>.
- Pelliza, Y. I., C. P. Souto, and M. Tadey. 2020. Unravelling effects of grazing intensity on genetic diversity and fitness of desert vegetation. *Perspectives in Ecology and Conservation* 18:178-189. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2020.06.005>.
- Pelliza, Y. I., C. P. Souto, and M. Tadey. 2022. ¿Afecta el ganado doméstico a la biomasa y la fecundidad de distintos tipos sucesionales de especies en el Monte Patagónico? *Ecologia Austral* 32:453-468. <https://doi.org/10.25260/EA.22.32.2.0.1825>.
- Penfield, S. 2017. Seed dormancy and germination. *Current Biology* 27:R874-R878. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.050>.
- Philippi, T. 1993. Bet-hedging germination of desert annuals: variation among populations and maternal effects in *Lepidium lasiocarpum*. *American Naturalist* 142:488-507. <https://doi.org/10.1086/285551>.
- R Development Core Team. 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Viena, Austria.
- Raavel, V., C. Violle, and F. Muñoz. 2012. Mechanisms of ecological succession: Insights from plant functional strategies. *Oikos* 121:1761-1770. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20261.x>.
- Rees, M., R. Condit, M. Crawley, S. Pacala, and D. Tilman. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science* 293:650-655. <https://doi.org/10.1126/science.1062586>.
- Roach, D. A., and R. D. Wulff. 1987. Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:209-235. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.18.1.209>.
- Roberts, E. H. 1972. Dormancy: a Factor Affecting Seed Survival in the Soil. Pp. 321-359 en E. H. Roberts (ed.). *Viability of Seeds*. Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-94-009-5685-8\\_11](https://doi.org/10.1007/978-94-009-5685-8_11).
- Rodríguez Araujo, M. E., D. R. Pérez, J. Aronson, and A. T. Cross. 2021. Filling gaps in seed germination and species selection: work in progress for dryland restoration in Argentina. *Multequina* 30:165-180.
- Schmidt, L. 2000. Dormancy and Pretreatment. *Guide to Handling of Tropical and Subtropical Forest Seed*. Humlebaek: Danida Forest Seed Centre. Pp. 1-38.
- Silvertown, J. 1980. Leaf-canopy- induced seed dormancy in a grassland flora. *New Phytologist* 85:109-118. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1980.tb04452.x>.
- Silvertown, J. 1981. Seed size, life span, and germination date as coadapted features of plant life history. *The American Naturalist* 118:860-864. <https://doi.org/10.1086/283876>.
- Sobrevilla-Solís, J. A., A. L. López-Escamilla, L. Romero-Bautista, and M. López-Herrera. 2013. Evaluación de diferentes tratamientos pregerminativos y osmóticos en la germinación de *Prosopis laevigata* (Humb. y Bonpl. ex Willd) M. C. Johnston. Pp. 83-95 en Harold W. (ed.). *Estudios científicos en el estado de Hidalgo y zonas aledañas, Volumen II*. Second edition. Zea Books.
- Souto, C. P., and M. Tadey. 2018. Livestock effects on genetic variation of creosote bushes in Patagonian rangelands. *Environmental Conservation* 46:59-66. <https://doi.org/10.1017/S0376892918000280>.
- Tadey, M. 2006. Grazing without grasses: Effects of introduced livestock on plant community composition in an arid environment in northern Patagonia. *Applied Vegetation Science* 9:109-116. <http://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2006.tb00660.x>.
- Tadey, M. 2007. Efectos del pastoreo sobre la polinización y reproducción de plantas del Monte Patagónico. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Comahue- Centro Regional Universitario Bariloche.
- Tadey, M. 2015. Indirect effects of grazing intensity on pollinators and floral visitation. *Ecological Entomology* 40: 451-460. <http://doi.org/10.1111/een.12209>.
- Tadey, M. 2019. Should I stay or should I go? Changes in nest-site selection indirectly induced by livestock. *The Rangeland Journal* 41:147-155. <http://doi.org/10.1071/RJ18067>.
- Tadey, M. 2020. Reshaping phenology: Grazing has stronger effects than climate on flowering and fruiting phenology in desert plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 42:125501. <http://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.125501>.

- Tadey, M., and A. G. Farji-Brener. 2007. Indirect effects of exotic grazers: livestock decreases the nutrient content of refuse dumps of leaf-cutting ants through vegetation impoverishment. *Journal of Applied Ecology* 44:1209-1218. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01338.x>.
- Tadey, M., I. Pelliza, and C. P. Souto. 2016. Disturbio, sucesión y asociaciones entre especies vegetales en el Monte Patagónico. Proceedings of VI Reunión Binacional de Ecología. Iguazú, Argentina.
- Tadey, M., and C. P. Souto. 2016. Unexpectedly, intense livestock grazing in arid rangelands strengthens the seedling vigor of consumed plants. *Agronomy for Sustainable Development* 36:63. <http://doi.org/10.1007/s13593-016-0400-z>.
- Tadey, M., J. C. Tadey, and N. Tadey. 2009. Reproductive biology of five native plant species from the Monte Desert of Argentina. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161:190-201. <http://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.01001.x>.
- Turner, S. R., K. J. Steadman, S. Vlahos, J. M. Koch, and K. W. Dixon. 2013. Seed treatment optimizes benefits of seed bank storage for restoration-ready seeds: the feasibility of prestorage dormancy alleviation for mine-site revegetation. *Restoration Ecology* 21:186-192. <http://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2012.00879.x>.
- Varela, S. A., and V. Arana. 2011. Latencia y germinación de semillas. Tratamientos pregerminativos. EEA Bariloche INTA.
- Vázquez-Yanes, C., and A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:69-87. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.000441>.
- Vázquez-Yanes, C., and A. Orozco-Segovia. 1996. Physiological Ecology of Seed Dormancy and Longevity. Pp. 535-558 en S. S. Mulkey, R. L. Chazdon and A. P. Smith (eds.). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Springer US, Boston, MA. [http://doi.org/10.1007/978-1-4613-1163-8\\_18](http://doi.org/10.1007/978-1-4613-1163-8_18).
- Venable, D. L., and L. Lawlor. 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: Escape in space and time. *Oecologia* 46:272-282. <http://doi.org/10.1007/BF00540137>.
- Vilela, A. E., and D. A. Ravetta. 2001. The effect of seed scarification and soil-media on germination, growth, storage, and survival of seedlings of five species of *Prosopis L. (Mimosaceae)*. *Journal of Arid Environments* 48:171-184. <http://doi.org/10.1006/jare.2000.0735>.
- Villagra, P. E., and J. B. Cavagnaro. 2000. Effect of clayish and sandy soils on the growth of *Prosopis Argentina* and *P. Alpataco* seedlings. *Ecología Austral* 10:113-121.
- Villagra, P. E., C. Giordano, J. A. Alvarez, J. B. Cavagnaro, C. Guevara, et al. 2011. Ser planta en el desierto: estrategias de uso de agua y resistencia al estrés hídrico en el Monte Central de Argentina. *Ecología Austral* 21:29-42.
- Villagra, P. E., C. B. Passera, S. Greco, C. Sartor, J. N. Aranibar, et al. 2017. Uso de plantas nativas en la restauración y recuperación productiva de ambientes salinos de las zonas áridas de la región del Monte, Argentina. *Ambientes salinos y alcalinos de la Argentina*:419-444.
- Wilan, R. L. 1991. Guía para la manipulación de semillas forestales, con especial referencia a los trópicos. FAO, Roma, Italia.
- Willis, C. G., C. C. Baskin, J. M. Baskin, J. R. Auld, D. L. Venable, et al. 2014. The evolution of seed dormancy: Environmental cues, evolutionary hubs, and diversification of the seed plants. *New Phytologist* 203:300-309. <http://doi.org/10.1111/nph.12782>.
- Wolkis, D., C. C. Baskin, J. M. Baskin, and N. Rønsted. 2022. Seed dormancy and germination of the endangered exceptional Hawaiian lobelioid *Brighamia rockii*. *Applications in Plant Sciences*:1-7. <http://doi.org/10.1002/aps3.11492>.
- Wulff, A. F. 1990. Estudios cromosomicos en *Barnadesiinae (Mutisieae, Asteraceae)*. I. *Chuquiraga* y *Doniophyton*. *Darwiniana* 30:185-193.
- Zamora, R., P. Garcá-Fayos, and L. Gómez-Aparicio. 2004. Las interacciones planta-planta y planta animal en el contexto de la sucesión ecológica. Pp. 371-394 en F. Valladares (ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. 2da edition. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid, España.
- Zhang, H., W. Qi, and K. Liu. 2018a. Functional traits associated with plant colonizing and competitive ability influence species abundance during secondary succession: Evidence from subalpine meadows of the Qinghai - Tibetan Plateau. *Ecology and Evolution*:6529-6536. <http://doi.org/10.1002/ece3.4110>.
- Zhang, J., Y. Huang, H. Chen, J. Gong, Y. Qi, et al. 2018b. Response of plant functional traits at species and community levels to grazing exclusion on Inner Mongolian steppe, China. *The Rangeland Journal* 40:179-189. <https://doi.org/10.1071/RJ16086>.
- Zhu, Y., Z. Jia, and G. Wang. 2022. Response of seed germination and seedling emergence of *Haloxylon ammodendron* to climate change in desert ecosystem. *Research square*:1-17. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1527835/v1>.
- Zobel, M. 1989. Secondary forest succession in Järvselja, southeastern Estonia: Changes in field layer vegetation. *Annales Botanici Fennici* 26:171-182.
- Zuleta, and C. Escartín. 2014. Regeneración post-disturbio en ambientes degradados por la actividad petrolera en Nor-Patagonia. Pp. 105-112 en A. S. Alvarez and D. R. Pérez (eds.). *Aspectos ecológicos, microbiológicos y fisiológicos de la restauración de ambientes degradados de zonas áridas*. Aportes de investigaciones de Argentina, Chile, Venezuela y México. Ministerio de Educación de la Nación y Conicet, Mendoza, Argentina.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, S. A. A., and G. M. Smith. 2009. *Mixed Effects Lideks and Extensions in Ecology with R*. Public Health. Springer-Verlag New York, New York. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>.