



Variación de los caracteres foliares en comunidades vegetales del centro de la Argentina bajo diferentes condiciones climáticas y de uso del suelo

MARÍA V. VAIERETTI^{1,2,✉}; MELISA A. GIORGIS^{1,2}; ANA M. CINGOLANI¹; LUCAS ENRICO^{1,2};
PAULA A. TECCO^{1,2}; DIEGO E. GURVICH^{1,2}; MARCELO CABIDO¹ & NATALIA PÉREZ
HARGUINDEGUY^{1,2}

¹ Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, CONICET. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, IMBIV. Córdoba, Argentina. ² Universidad Nacional de Córdoba. Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Córdoba, Argentina.

RESUMEN. Los caracteres funcionales foliares de una comunidad resultan de las restricciones del ambiente para las plantas, impactando directamente sobre las propiedades y el funcionamiento de los ecosistemas. Evaluamos la variación de cinco caracteres en comunidades vegetales del centro de la Argentina, que se desarrollan bajo condiciones climáticas diferentes y que, a su vez, sufrieron cambios en su fisonomía debido al uso antrópico. Trabajamos en la provincia de Córdoba, en cuatro diferentes unidades fitogeográficas que categorizamos según su condición climática basada en el cálculo del índice de aridez, denominándolas 'unidades climáticas' 1, 2, 3 y 4, siguiendo un gradiente de menor a mayor temperatura y aridez. En cada unidad climática seleccionamos seis sitios localizados en dos fisonomías correspondientes a distinto grado de uso antrópico: tres bosques (menor uso) y tres pastizales/arbustales (mayor uso). Medimos cinco caracteres foliares (área foliar específica [AFE], contenido de materia seca foliar [CMSF], dureza foliar, espesor foliar y descomponibilidad) y calculamos la media ponderada de cada carácter para cada sitio. Las variaciones de los caracteres funcionales medidos estuvieron principalmente asociadas a las condiciones climáticas. También hubo un efecto del cambio fisonómico generado por el uso que dependió del contexto climático. En condiciones climáticas más frías y húmedas, la remoción de especies arbóreas genera comunidades dominadas por gramíneas, cuyos caracteres foliares son más conservadores (e.g., menor AFE, mayor dureza y menor descomponibilidad). Pero en condiciones más cálidas y secas, la remoción de especies arbóreas no generó cambios importantes en la estrategia funcional dominante, ya que éstas fueron reemplazadas por dicotiledóneas arbustivas y gramíneas de baja dureza foliar y relativamente alta descomponibilidad. Nuestros resultados muestran el efecto interactivo del clima y el uso sobre las variaciones en los caracteres funcionales foliares y la complejidad en la capacidad de predicción sobre los efectos de tales variaciones en los procesos ecosistémicos.

[Palabras clave: área foliar específica, dureza foliar, espesor foliar, contenido de materia seca foliar, descomponibilidad, clima, bosques, pastizales, arbustales]

ABSTRACT. Variation of leaf traits in plant communities of central Argentina under different climatic conditions and land use. Leaf functional traits in a plant community are the result of the effect of environmental conditions and have a direct impact on ecosystem properties and functioning. We analyzed the variations of five leaf functional traits in plant communities from central Argentina under different climatic conditions and anthropogenic use determining changes in physiognomy. Study sites were located in Córdoba province (Argentina) within four phytogeographic units categorized according to their climatic condition based on an aridity index; they were named as 'climatic units' 1, 2, 3 and 4, following a gradient from lower to higher temperature and aridity. In each climatic unit we selected six sites located in two physiognomies corresponding to different degrees of anthropogenic use: 3 sites in woodlands (less use), and 3 sites in grasslands/shrublands (more intense use). We measured five leaf traits (specific leaf area [SLA], leaf dry matter content [LDMC], leaf toughness, leaf thickness and decomposability), and we calculated the community weighted mean for each trait for each site. The variations in functional leaf traits were mainly determined by climatic conditions. The physiognomic change, because of anthropogenic use, also affected these variations, but this effect was conditioned by climate. Under colder and wetter climatic conditions, the removal of tree species result in communities dominated mainly by grasses with conservative foliar trait values (e.g., lower SLA, higher leaf toughness and lower decomposability). However, in warmer and drier climatic conditions, the removal of tree species did not imply a change in the functional strategy of the community as it resulted in an increase dominance of grasses and dicotyledonous shrub species with relatively lower foliar toughness and high decomposability. Our results show the interactive effect of climate and anthropogenic use on the variations in leaf functional traits and the complexity to predict the effects of such variations on ecosystem processes.

[Keywords: specific leaf area, leaf toughness, leaf thickness, leaf dry matter content, decomposability, climate, woodlands, grasslands, shrublands]

INTRODUCCIÓN

Uno de los principales desafíos a los que se enfrenta la ecología en la actualidad es desarrollar predicciones sobre las consecuencias del cambio ambiental global en las propiedades y en el funcionamiento de los ecosistemas, así como en los bienes y servicios ecosistémicos que se derivan de ellos (Mooney et al. 2009; Grigulis et al. 2013). Ante este desafío, la ecología funcional propone un marco conceptual que vincula los cambios en la composición florística con los cambios en procesos ecosistémicos a través de los caracteres funcionales de las especies que componen una comunidad (Díaz and Cabido 1997; Lavorel and Garnier 2002). Los caracteres funcionales se definen como los rasgos morfológicos y fisiológicos de los organismos que influyen en su rendimiento o aptitud y, por lo tanto, impactan sobre el funcionamiento ecosistémico (Violle et al. 2007). El marco conceptual propuesto postula que los valores de los caracteres funcionales (i.e., los atributos funcionales) (Violle et al. 2007) que predominan en una comunidad son el resultado de las restricciones que impone el ambiente para las plantas (e.g., las condiciones climáticas, la disponibilidad de recursos o la frecuencia de ciertos disturbios). Así, el ensamble de especies presentes en una comunidad, y sus caracteres asociados, representarán la respuesta a los filtros ambientales a los cuales está expuesta dicha comunidad (Keddy 1992; Díaz et al. 1999). A su vez, los caracteres de este ensamble de especies determinarán las propiedades y los procesos de los ecosistemas (Díaz and Cabido 1997; Lavorel and Garnier 2002; Navas and Violle 2009; Lohbeck et al. 2017; Buzzard et al. 2019). La teoría ecológica sobre la economía de los recursos (agua y nutrientes) propone que existe un compromiso entre la inversión de los recursos en crecimiento y en reproducción *vs.* la inversión en estructuras que permitan la persistencia ante factores adversos (Díaz et al. 2004; Wright et al. 2004; Reich 2014). En el contexto de estas ideas, caracteres como el área foliar específica y la dureza foliar fueron señalados como predictores de las estrategias que adoptan las plantas en una u otra dirección, estrategias adquisitivas o estrategias conservadoras, y, en consecuencia, de las tasas a las que ocurren procesos ecosistémicos como la productividad y la descomposición (Cornelissen et al. 1999; Cornwell et al. 2008).

La relación entre los caracteres funcionales foliares de las comunidades vegetales y los

filtros ambientales ha sido muy estudiada a escala global. A dicha escala se propuso que el clima representa el filtro más importante en los caracteres funcionales de las hojas de una comunidad (Lavorel and Garnier 2002; Wright et al. 2004, 2017; Yang et al. 2016). Así, por ejemplo, en un contexto climático de bajas precipitaciones y alta evapotranspiración potencial, las especies que sobreviven, y que dominan en la comunidad, se caracterizarán por tener hojas más ‘conservadoras’ en el uso del agua o en la protección de sus tejidos ante la desecación. Por ello, bajo esas condiciones, esperaríamos encontrar una comunidad dominada por especies de hojas pequeñas, más duras y con mayor densidad de tejido foliar (‘síndrome conservador’) (Reich 2014). Los caracteres funcionales de las hojas de esta comunidad implicarían, a su vez, que en esas comunidades, las tasas fotosintéticas fueran más lentas y, por ende, la productividad fuera menor. También esperaríamos que debido a sus caracteres, la descomposición y la palatabilidad de las hojas fueran menores (Cornelissen et al. 1999; Lavorel and Garnier 2002; Pérez Harguindeguy et al. 2003; Pérez Harguindeguy et al. 2013). En un contexto climáticamente opuesto (e.g., alta disponibilidad de agua y menor evapotranspiración potencial), por lo contrario, las especies que sobrevivan y dominen la comunidad tendrán hojas con las características opuestas (i.e., hojas grandes, más blandas, y con baja densidad de tejido foliar [‘síndrome adquisitivo’]) (Díaz et al. 2004; Wright et al. 2004). Como consecuencia de estos caracteres foliares se esperaría que la productividad de estas comunidades fuera mayor, la descomposición más rápida, y que las plantas fueran más palatables para los herbívoros.

A diferencia de los estudios con grandes bases de datos que evalúan el efecto del clima sobre los caracteres funcionales de las comunidades a nivel global, existen pocas contribuciones que evalúan los efectos combinados del clima y el uso a escalas espaciales más reducidas. A escala local, donde las variaciones en temperatura y humedad suelen ser menos marcadas que a escala global y regional, las diferencias de los caracteres funcionales foliares entre comunidades suelen responder al efecto de variaciones edáficas o topográficas, así como al efecto de las actividades de origen antrópico como la tala, el fuego o la ganadería. El efecto de estos factores puede ser muy importante cuando la respuesta de las comunidades vegetales implica cambios en las formas de vida de las especies dominantes (Wedin 1995;

Murphy et al. 1998; Wigley et al. 2016); por ejemplo, cuando hay un cambio de bosque a pastizal como producto de la deforestación para la cría de ganado doméstico (Tálamó and Caziani 2003; Conti et al. 2018) o un cambio de pastizal a arbustal ante la remoción de dichos herbívoros (Fortunel et al. 2009). En ambos casos, este cambio en el ensamble de especies puede implicar una variación de los caracteres funcionales foliares comunitarios de mayor magnitud del que podría implicar una variación climática a escala local e incluso a escala regional, enmascarando el efecto del filtrado climático (Šímová et al. 2018). Esto se debe a que hay una marcada diferencia en las estrategias funcionales foliares entre especies leñosas con respecto a las herbáceas dicotiledóneas o gramíneas (Cornelissen et al. 1999; Wright et al. 2004). En línea con el marco conceptual descripto más arriba, estos cambios en las estrategias funcionales foliares podrían impactar fuertemente en el funcionamiento ecosistémico, alterando las tasas de procesos fundamentales como la productividad y la descomposición.

En la región central de la Argentina, específicamente dentro de los límites de la provincia de Córdoba, en una corta distancia geográfica (entre 150 y 400 km) se puede encontrar una variabilidad climática marcada que permite el desarrollo de comunidades vegetales con diferentes composiciones florísticas (Giorgis et al. 2017; Cabido et al. 2018), y cuyas especies presentan una gran variabilidad en sus caracteres funcionales foliares (Díaz and Cabido 1997; Pérez Harguindeguy et al. 2000; Pérez Harguindeguy et al. 2003; Vaieretti et al. 2005). A su vez, en dicha región quedan muy pocos sistemas que no hayan sido objeto de presión humana significativa en las últimas décadas. Aun si no se considera el avance de la agricultura sobre la vegetación natural, tanto en las llanuras como en las zonas serranas, el uso de la tierra (involucrando tala, pastoreo y fuego para manejar el forraje) ha transformado los bosques en vegetación fundamentalmente dominada por matorrales y pastizales (Cingolani et al. 2008; Zak et al. 2008; Hoyos et al. 2013; 2018; Giorgis et al. 2017). Por consiguiente, el ensamble de especies de las comunidades presentes en esta región, y sus caracteres foliares asociados, resultan del efecto combinado de las condiciones climáticas y el uso antrópico.

En este contexto, nos preguntamos si los valores de los caracteres funcionales foliares

de las comunidades del centro de la Argentina se diferenciarán principalmente en respuesta a las condiciones climáticas a esta escala regional, o si el uso será el principal impulsor del cambio. Es decir, si el clima es el principal factor que determina que predominen especies con hojas caracterizadas por estrategias más adquisitivas o más conservadoras. A su vez, nos preguntamos si existe una convergencia en esos valores de los caracteres funcionales foliares de las comunidades debido al cambio en la fisonomía de la vegetación por efecto del uso. Es decir, si fisonomías similares (e.g., pastizales) presentan hojas funcionalmente similares entre sí, más allá del clima en el que se desarrollan. Para responder a estos interrogantes, seleccionamos cuatro caracteres funcionales foliares (área foliar específica, espesor foliar, dureza foliar, contenido de materia seca foliar) relacionados con el espectro económico foliar (Díaz et al. 2004; Reich 2014). Además, seleccionamos un quinto carácter (descomponibilidad) que integra distintos aspectos de la calidad foliar y, por ello, se relaciona tanto con la palatabilidad para herbívoros como con la velocidad de descomposición (Cornelissen et al. 1999; Pérez Harguindeguy et al. 2013). Evaluamos la variación de estos cinco caracteres a lo largo de comunidades vegetales del centro de la Argentina que se desarrollan bajo condiciones climáticas diferentes y que, a su vez, sufrieron cambios en la composición de formas de vida dominantes como consecuencia del uso antrópico, lo que originó fisonomías contrastantes (bosques *vs.* pastizales/arbustales). Teniendo en cuenta el rango climático analizado y la magnitud del cambio fisonómico asociado al uso del suelo, esperamos que ambos factores tengan efectos significativos sobre los caracteres foliares. Teniendo en cuenta los patrones encontrados en trabajos previos reportados más arriba, esperamos observar estrategias foliares más conservadoras hacia sistemas más cálidos y secos, y en fisonomías dominadas por pastizales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Los sitios de estudio se ubicaron en la provincia de Córdoba, Argentina, dentro de cuatro unidades de vegetación diferentes pertenecientes a distintos distritos-provincias fitogeográficas, a las cuales denominaremos, por practicidad, unidades 1, 2, 3 y 4 (Figura 1,

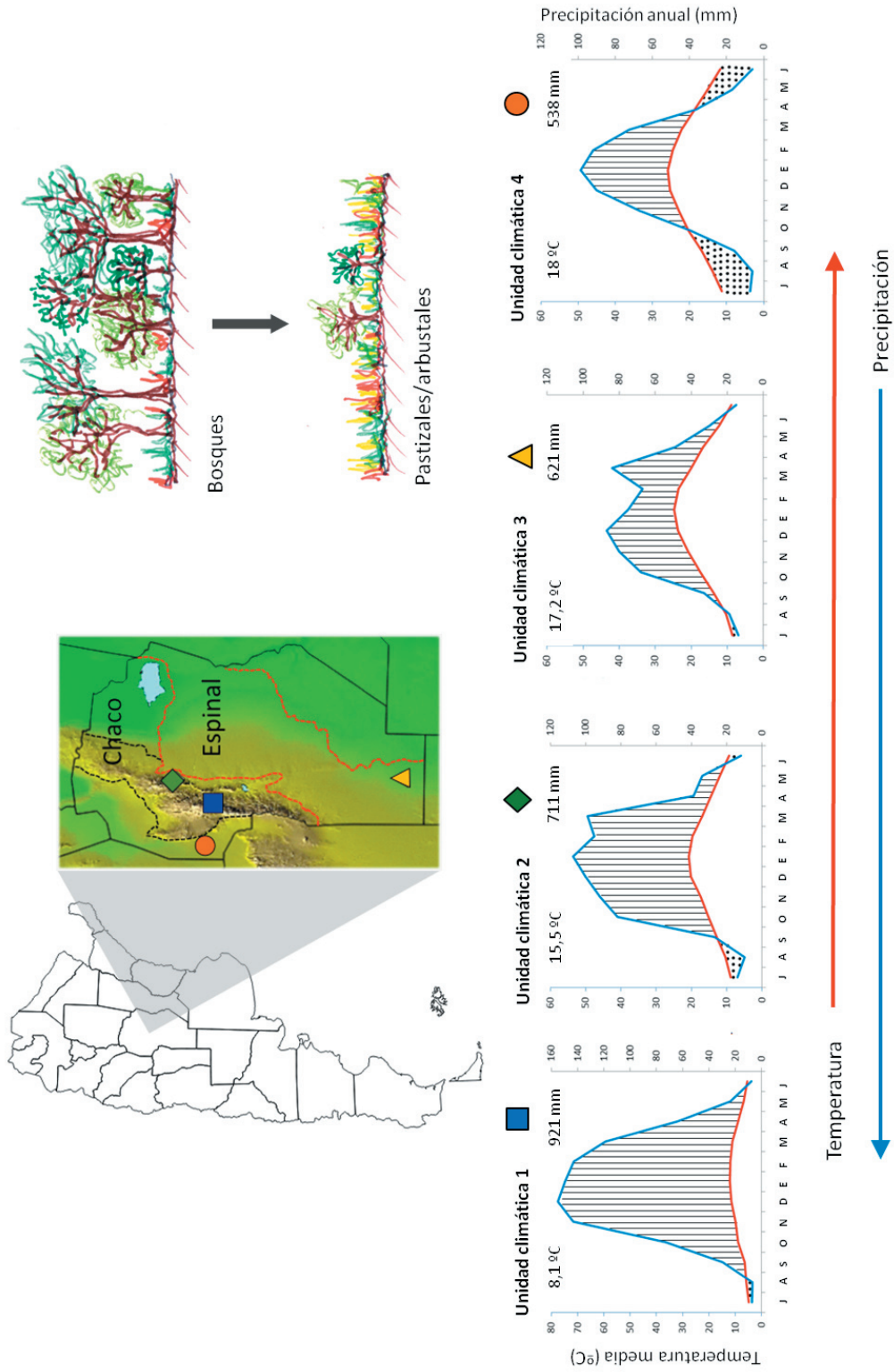


Figura 1. Localización de la provincia de Córdoba en el centro de la Argentina y mapa de Córdoba en el que se indican los límites de las provincias fitogeográficas del Chaco y del Espinal (líneas punteadas rojas), y los límites del distrito Serrano (que incluye el piso superior e inferior) y del distrito de llanura, dentro del Chaco (líneas punteadas negras), según Cabrera (1976). Se señalan con diferentes símbolos la ubicación promedio de los sitios de estudio en cada unidad fitogeográfica. Cada unidad fue categorizada según su condición climática (Tabla 1), denominándolas 'unidades climáticas' 1, 2, 3 y 4, siguiendo un gradiente de menor a mayor temperatura y aridez. El cuadrado azul representa la unidad 1, con clima templado frío-subhúmedo; el rombo verde representa la unidad 2, con clima templado cálido-subhúmedo; el triángulo amarillo representa la unidad 3, con clima templado semiárido, y el círculo anaranjado representa la unidad 4, con clima subtropical semiárido. Se muestran los climodiagramas para cada unidad climática. Los datos climáticos fueron obtenidos de bases de datos de Colladon (2002); De Fina (1992); climate-data.org (tinyurl.com/yhb7apn4) e INTA Villa Dolores, respectivamente. Además, se muestra una representación gráfica de los dos tipos de fisonomías estudiadas que representan distintos grados de uso antrópico: bosques (menor uso) y pastizales/arbustales (mayor uso).

Figure 1. Location of Córdoba province in the center of Argentina and a map of Córdoba in which the limits of the phytogeographic provinces of Chaco and Espinal are indicated (red dotted lines), and the limits of the Serrano (including high and low lands) and Plain districts, within the Chaco, are indicated (black dotted lines), according to Cabrera (1976). The mean location of the study sites in each phytogeographic unit is indicated with different symbols. Each unit (named 'climatic unit') was categorized according to their climatic condition (Table 1), as 'climatic units' 1, 2, 3 and 4, following a gradient from lower to higher temperature and aridity. The blue square represents unit 1, with a temperate cold-subhumid climate; the green rhombus represents unit 2, with a temperate warm-subhumid climate; the yellow triangle represents unit 3, with a temperate semiarid climate, and the orange circle represents unit 4, with a subtropical-semiarid climate. Climatic diagrams corresponding to each climatic unit are shown. Climate data presented were obtained from Colladon (2002); De Fina (1992); climate-data.org (tinyurl.com/yhb7apn4) e INTA Villa Dolores, respectively. Also, a schematic representation of the two physiognomies resulting from different anthropogenic use intensity are shown: woodlands (lower use) and grassland/shrublands (higher use).

Tabla 1). Los sitios pertenecientes a la unidad 1 se ubicaron en el piso superior de pastizales y bosques de altura del Distrito Chaqueño Serrano, provincia fitogeográfica del Chaco (Cabido et al. 2018). Los sitios que pertenecen a la unidad 2 se ubicaron en el piso inferior del Distrito Chaqueño Serrano, provincia fitogeográfica del Chaco (Cabrera et al. 1976). Los sitios pertenecientes a la unidad 3 se ubicaron en el Distrito del Caldén, provincia fitogeográfica del Espinal (Cabrera et al. 1976). Finalmente, los sitios que pertenecen a la unidad 4 se ubicaron en el Distrito Chaqueño Occidental, provincia fitogeográfica del Chaco (Cabido et al. 2018). Estas unidades no sólo difieren en las características generales de la vegetación, sino también en las condiciones climáticas imperantes en cada una de ellas. De este modo, cada unidad fue asignada a una categoría climática basada en el cálculo del índice de aridez (IA, calculado como la relación entre la precipitación media anual y la evapotranspiración potencial media anual) (Trabucco and Zomer 2009). Por esta razón, de aquí en adelante las llamaremos unidades climáticas 1, 2, 3 y 4, siguiendo un gradiente de menor a mayor temperatura y aridez. Así, la unidad climática 1 se caracteriza por un clima templado frío-subhúmedo, la unidad climática 2 posee un clima templado cálido-subhúmedo, la unidad climática 3 se caracteriza por un clima templado-semiárido y la unidad climática 4 posee un clima subtropical-semiárido (Figura 1). En la Tabla 1 se muestran las características de la vegetación, la ubicación geográfica promedio de los sitios,

la temperatura y las precipitaciones medias anuales y el índice de aridez para cada unidad. A su vez, en cada unidad climática, los sitios se distribuyeron de manera aleatoria en dos fisonomías contrastantes asociadas al impacto humano. Tres de ellos se ubicaron en parches con vegetación nativa, con impacto humano bajo, caracterizados por presentar una fisonomía de bosque (de ahora en adelante denominados 'bosques'). Los otros tres sitios se ubicaron en zonas donde el uso actual e histórico (principalmente tala o fuego seguido de pastoreo por animales domésticos desde hace al menos 50 años) transformó la fisonomía nativa en pastizales o arbustales abiertos (de ahora en adelante denominados 'pastizales/arbustales') (Material Suplementario 1). La distancia mínima considerada entre sitios dentro de una misma unidad climática fue 100 m. De esta manera, el diseño completo consistió en 4 unidades climáticas \times 2 fisonomías \times 3 réplicas de cada fisonomía (total 24 sitios o comunidades vegetales).

Abundancia de especies

En cada sitio, de aproximadamente 1 ha, establecimos una parcela de 20x20 m, en la cual realizamos inventarios florísticos completos y registramos la cobertura de las especies de plantas vasculares presentes utilizando la escala de abundancia-cobertura de Braun-Blanquet (Kent and Coker 1992). En las zonas serranas se procuró que las parcelas estuvieran ubicadas en zonas planas o con menos del 5% de pendiente.

Tabla 1. Localización geográfica, variables climáticas y descripción de la vegetación de las cuatro unidades climáticas consideradas en este estudio en el centro de Argentina. IA: índice de aridez.**Table 1.** Location, climate and vegetation description of the four climatic units from central Argentina considered in this study. IA: aridity index.

Unidad climática	Provincia y distrito fitogeográfico (Cabrera 1976)	Ubicación del área de muestreo	Altitud aprox. de los sitios (m s. n. m.)	Temperatura, precipitación media anual e IA	Categoría climática en el diseño de estudio	Características de la vegetación
1	Chaco Distrito Chaqueño Serrano	Pampa de Achala 31°30' S 64°45' O	2000	8.1 °C 921 mm 0.5597	Templado frío- subhúmedo	El paisaje se compone de un mosaico de parches boscosos dominados por <i>Polylepis australis</i> (vulgarmente denominado 'tabaquillo') (Tipo 1.4 <i>Polylepis australis</i> - <i>Deyeuxia hieronymi</i> Bosques y arbustales subandinos, según Cabido et al. [2018]), afloramientos rocosos y diferentes tipos de pastizales con gramíneas en mata. Los bosques de tabaquillo representan los sitios con vegetación conservada. Las áreas sometidas a una combinación de fuego con pastoreo, que produce la apertura de los bosques, generan parches de pastizales dominados por gramíneas en mata tales como <i>Deyeuxia hieronymi</i> y <i>Poa stuckertii</i> (Cingolani et al. 2003, 2004, 2008).
2	Chaco Distrito Chaqueño Serrano	Reserva Hídrica Natural Parque La Quebrada y alrededores de Salsipuedes 31°07' S 64°20' O	1000	15.5 °C 711 mm 0.5142	Templado cálido- subhúmedo	La vegetación en su estado más conservado está dominada por bosques en los cuales predominan especies como <i>Lithraea molleoides</i> y <i>Zanthoxylum coco</i> (Tipo 1.1 <i>Lithraea molleoides</i> - <i>Croton lachnostachyus</i> Bosque serrano del Chaco, según Cabido et al. [2018]). Tal como ocurre en el ecosistema de altura, el uso del fuego y el pastoreo crea y mantiene parches de pastizales caracterizados por la presencia de gramíneas en mata como <i>Jarava pseudoichu</i> y <i>Festuca hieronymi</i> (Giorgis et al. 2013, 2017).
3	Espinal Distrito del Caldén	Estancia Ralicó, próxima a Villa Huidobro 31°23' S 63°35' O	300	17.2 °C 621 mm 0.4454	Templado- semiárido	Gran parte del territorio que ocupa el Espinal ha sido, y es en la actualidad, utilizado para la implantación de monocultivos anuales como soja y maíz (Guida-Johnson and Zuleta 2013; Agust 2015). Dentro del distrito del Caldén, en los relictos de vegetación conservada se puede encontrar un estrato arbóreo dominado por <i>Prosopis caldenia</i> y un estrato arbustivo de <i>Condalia mycrophylla</i> , <i>Geoffoea decorticans</i> y <i>Lycium</i> spp. (Tipo 1.3 <i>Prosopis nigra</i> - <i>Celtis ehrenbergiana</i> - <i>Prosopis caldenia</i> Bosque del Espinal, según Cabido et al. [2018] y Zeballos et al. [2020]). El uso combinado de ganadería y fuego transforma el paisaje en pastizales dominados por <i>Nassella</i> spp., <i>Jarava</i> spp. y <i>Piptochaetium</i> spp.
4	Chaco Distrito Chaqueño Occidental	Reserva Provincial Chancaní 31°23' S 65°27' O	350	18 °C 538 mm 0.3316	Subtropical- semiárido	La vegetación de la Reserva Provincial Chancaní se corresponde con un bosque xerófilo maduro que no ha sido perturbado por al menos 60 años, dominado por <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> (Tipo 2.2 <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> - <i>Senegalia praecox</i> <i>Sarcomphalus mistol</i> Bosque subtropical del Chaco, según Cabido et al. [2018]). El resto del área ha sido sometida a distintas perturbaciones (entre ellas, tala, pastoreo y fuego) que dan como resultado comunidades de arbustales abiertos que se caracterizan por el dominio de arbustos como <i>Larrea divaricata</i> y gramíneas en mata de los géneros <i>Pappophorum</i> , <i>Setaria</i> , <i>Leptochloa</i> y <i>Gouinia</i> , entre otros.

Además, dentro de las parcelas recolectamos el material vegetal (hojas verdes y hojarasca, ver detalles más adelante) para determinar los caracteres funcionales foliares área foliar específica (AFE), contenido de materia seca foliar (CMSF), dureza (o fuerza tensil) foliar, espesor foliar y descomponibilidad, detallados a continuación.

Medición de caracteres funcionales

Medimos los caracteres seleccionados en el 50% de las especies registradas para cada unidad climática. Ese 50% incluyó a las especies más abundantes en cada sitio, por lo cual las especies medidas sumaron más de 90% de la cobertura en cada una de las parcelas censadas. Para obtener los valores de los caracteres seguimos las metodologías estandarizadas descritas por Pérez Harguindeguy et al. (2013), según detalles que se indican más adelante. De cada especie seleccionamos al menos 6 individuos adultos, de los cuales recolectamos hojas jóvenes totalmente expandidas, no dañadas y expuestas a la luz. Las hojas recolectadas se mantuvieron hidratadas hasta su procesamiento en el laboratorio. La lista completa de las especies censadas, sus coberturas promedio en cada fisonomía de cada unidad climática y los valores de los caracteres funcionales medidos se incluyen en el Material Suplementario 2. Cabe aclarar que algunos valores de caracteres de ciertas especies ya se publicaron en trabajos previos de nuestro equipo de investigación (Pérez Harguindeguy et al. 1997; Vendramini et al. 2002; Vaieretti et al. 2005; Poca et al. 2014; ver Material Suplementario 2). Todos los datos de las especies caracterizadas en el presente trabajo se depositaron en la base de caracteres funcionales del centro-oeste de la Argentina, CORDOBASE, miembro de la base de datos comunitaria global TRY (Kattge et al. 2020; www.try-db.org). Si bien algunas especies se encuentran presentes en dos o más unidades climáticas, los caracteres fueron medidos una única vez por especie, asumiendo que la variabilidad intraespecífica es menor que la variabilidad interespecífica (Díaz and Cabido 1997; Westoby 1998; Cornelissen et al. 2003; Garnier et al. 2004; Pérez Harguindeguy et al. 2013).

Para determinar el AFE (expresado como la relación entre el área foliar por unidad de peso seco foliar, mm^2/mg) digitalizamos con un escáner el área de al menos 6 hojas por individuo y calculamos el área de la imagen con el programa Leaf Area Measurement

Version 1.3 (Askew 2003). Luego secamos las hojas en estufa a 70 °C hasta peso constante y obtuvimos su peso seco con una balanza de precisión. El AFE es un carácter que se relaciona de manera positiva con la tasa de crecimiento relativo, la tasa fotosintética y el contenido de nitrógeno foliar, y de forma negativa con la longevidad de la hoja y la inversión en compuestos carbonados (Pérez Harguindeguy et al. 2013). El área foliar específica es una función del contenido de materia seca foliar (CMSF) y del espesor de la hoja, pero el efecto de estos dos componentes en el AFE dependerá de la forma de vida considerada y de su hábitat de origen. Por ejemplo, en especies herbáceas de climas templados, el AFE está mucho más influenciado por el CMSF que por el espesor, mientras que en zonas secas tropicales o subtropicales estacionales, un bajo AFE se asocia con un bajo CMSF y un alto espesor de hoja (e.g., plantas suculentas).

Para determinar el CMSF (expresado como la relación entre el peso seco y el peso fresco de la hoja, g/g), pesamos las hojas frescas recolectadas (peso fresco), las secamos en estufa a 70 °C hasta peso constante y las pesamos nuevamente para obtener el peso seco. El CMSF se relaciona con la densidad promedio de los tejidos de la hoja, por lo cual suele relacionarse negativamente con el AFE y con el espesor foliar (Pérez Harguindeguy et al. 2013). Sin embargo, tal como se expresó antes, el AFE y sus componentes no siempre están relacionadas de un modo simple entre sí.

Para medir la dureza foliar (expresada como la fuerza requerida para cortar una hoja o un fragmento de hoja, dividido por su ancho, N/mm) utilizamos un durezómetro (construido según las especificaciones de Hendry and Grime (1993), cfr. Pérez Harguindeguy et al. [2013]), que mide, mediante un dinamómetro, la fuerza tensil necesaria para romper una hoja de ancho conocido. En general, la dureza de una hoja es un buen indicador de la inversión en carbono para protección estructural de los tejidos fotosintéticos, por lo cual es frecuente que se relacione negativamente con el AFE (Pérez Harguindeguy et al. 2013).

Para medir el espesor foliar (mm) realizamos cortes transversales de la lámina de las hojas seleccionadas y medimos su espesor con microscopio óptico utilizando un aumento de 10x. El espesor foliar es un componente importante de la resistencia física de las

hojas y suele estar asociado positivamente a la dureza foliar. El espesor foliar es también un componente del AFE, pero su relación con este carácter puede ser más o menos fuerte según la forma de vida considerada, tal como se indicó antes.

Por último, estimamos la descomponibilidad foliar a partir de experimentos de jardín común en los cuales se incubó la hojarasca de las especies bajo las mismas condiciones ambientales (clima y tipo de suelo) para aislar el efecto de la calidad foliar sobre la tasa de descomposición (Cornelissen 1996; Pérez Harguindeguy et al. 2013). La descomponibilidad media a nivel de especie integra diferentes caracteres estructurales y químicos de la hoja, y se la considera una expresión de la calidad del material vegetal como sustrato para los microorganismos (Cornelissen et al. 1999; Pérez Harguindeguy et al. 2013). Por lo general, la descomponibilidad se suele relacionar de manera negativa con el CMSF y con la dureza foliar, y positiva con el AFE (Pérez Harguindeguy et al. 2013). Para determinar la descomponibilidad de cada especie se calculó el porcentaje de peso seco remanente (%PSR) luego de cierto período de incubación. Los datos obtenidos en los distintos experimentos (Vaieretti et al. 2005; Poca et al. 2014; este trabajo) se ajustaron a partir de ecuaciones de regresión construidas con las especies comunes utilizadas en los mismos (i.e., especies que se incubaron sucesivamente en los experimentos para poder comparar los valores relativos de pérdida de peso seco), tomándose como referencia el trabajo de Pérez Harguindeguy et al. (1997). A partir de los datos de %PSR ajustados, la descomponibilidad se expresó a través de la constante k , que se calculó con la fórmula de Olson (1963): $\%PSR = PSI * e^{-kt}$, donde PSI es el peso seco inicial de la muestra y k es la tasa de descomponibilidad de la especie en el tiempo t (expresado en días).

Cálculo de promedios ponderados de la comunidad

Calculamos la media ponderada de la comunidad (MPC) para cada carácter seleccionado y para cada sitio mediante la siguiente ecuación:

$$MPC_{j,k} = \sum_{i=1}^n p_{i,k} * t_{i,j}$$

En la ecuación, n es el número de especies caracterizadas en el sitio k , j es el carácter, p es

la abundancia relativa (en relación con el total de especies caracterizadas) de la especie i en el sitio k , y t es el valor del carácter j de la especie i (Garnier et al. 2004). La cobertura total en cada sitio, sumando los valores de cobertura de las especies caracterizadas, superó el 90% en 23 de los 24 sitios (a excepción de un sitio de pastizal/arbustal de la unidad 4, en el cual las especies caracterizadas representaron el 60% de la cobertura).

Análisis de datos

En primer lugar, y a modo exploratorio, analizamos la relación a nivel comunitario entre los caracteres mediante análisis de correlación de Pearson. Luego analizamos la variación conjunta de los caracteres de la vegetación de las unidades climáticas y fisonomías mediante un análisis de componentes principales (ACP) teniendo en cuenta los 5 caracteres medidos en los 24 sitios seleccionados (4 unidades climáticas \times 2 fisonomías \times 3 sitios). Considerando los dos primeros ejes del ACP (eje 1 y 2) como variables de respuesta, analizamos las diferencias entre unidades climáticas y fisonomías, así como la interacción entre ambos factores, utilizando modelos lineales generales. Utilizamos la función `varIdent` para cumplir con los supuestos estadísticos de distribución normal y homogeneidad de varianza de los residuos. Consideramos un nivel de significancia de $P \leq 0.01$ para analizar diferencias entre los factores fijos y la interacción de ambos, con el fin de reducir errores de tipo I. Asimismo, para realizar las comparaciones *a posteriori* empleamos la prueba de LSD Fisher considerando un nivel de significancia de $P \leq 0.05$ y aplicando el método de corrección de P -valores de Benjamini-Hochberg. Para todos los análisis utilizamos el programa estadístico InfoStat versión 2013 (Di Rienzo et al. 2013).

RESULTADOS

El análisis de correlación mostró sólo dos relaciones significativas entre las medias ponderadas de los caracteres evaluados a lo largo de los sitios bajo distintas condiciones climáticas y de uso. Por un lado, el AFE se correlacionó negativamente con el CMSF, lo cual indica que las comunidades que presentaron mayor AFE tuvieron, a su vez, menor CMSF (Figura 2a). Por otro lado, la dureza foliar también se correlacionó negativamente con la descomponibilidad; esto

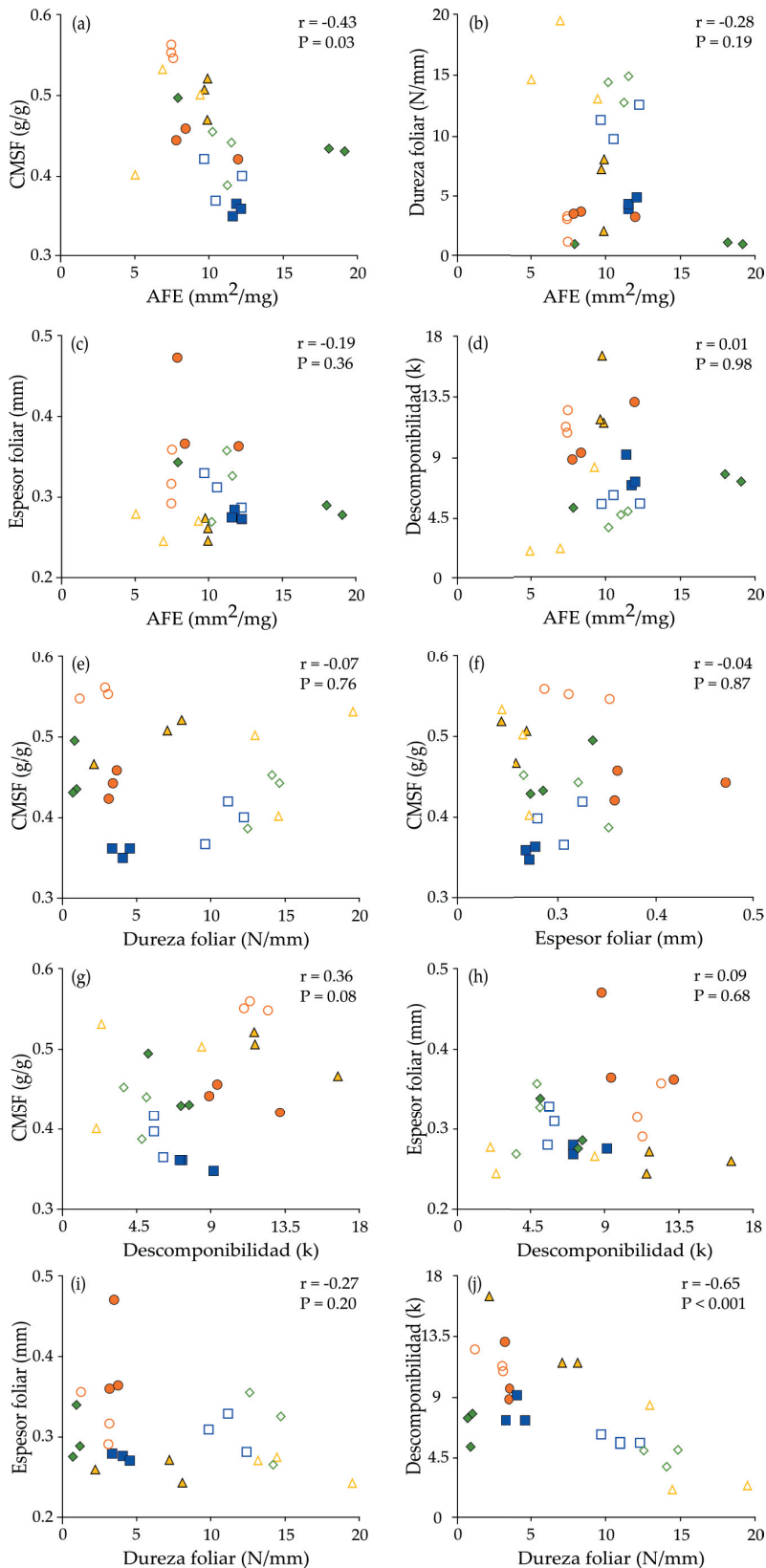


Figura 2. Relaciones entre las medias ponderadas de los caracteres funcionales de las comunidades estudiadas. Los símbolos indican la unidad climática (UC). Cuadrados azules: UC 1 (templado frío-subhúmedo); rombos verdes: UC 2 (templado cálido-subhúmedo); triángulos amarillos: UC 3 (templado semiárido), y círculos anaranjados: UC4 (subtropical semiárido). Los símbolos rellenos representan a los bosques y los vacíos a los pastizales/arbustales. AFE (área foliar específica), CMSF (contenido de materia seca foliar). Se muestran los coeficientes de correlación de Pearson (r) y el nivel de significancia (P) para cada relación.

Figure 2. Relationships among the community weighted mean of the leaf functional traits of the communities studied. Symbols indicate climatic units (UC). Blue squares: UC 1 (temperate cold-subhumid); green rhombus: UC 2 (temperate warm-subhumid); yellow triangles: UC 3 (temperate semiarid), and orange circles: UC4 (subtropical-semiarid). Full symbols represent woodlands and empty symbols represent grasslands/shrublands. AFE (specific leaf area), CMSF (leaf dry matter content). Pearson correlation coefficients (r) and P -values for each relationship are shown.

implica que las comunidades que presentaron mayor descomponibilidad fueron aquellas con menor dureza foliar (Figura 2j).

La mayoría de las comunidades presentaron valores de AFE que varían entre 7 y 12 mm²/mg, a excepción de dos comunidades de la unidad 2 (clima templado cálido-subhúmedo) que mostraron valores considerablemente mayores (18 mm²/mg) (Figura 2; Material Suplementario 3). El CMSF varió entre 35 y 55% en las comunidades estudiadas. La dureza foliar mostró un amplio rango de variación, con valores mínimos de 0.7-1.0 N/mm en comunidades de bosques de clima templado cálido-subhúmedo (unidad 2) a valores

máximos de 13-19.5 N/mm para los pastizales/arbustales de clima templado-semiárido (unidad 3) (Figura 2; Material Suplementario 3). Asimismo, la descomponibilidad también mostró un rango de variación amplio, desde comunidades que presentaron una constante de descomposición k=2 (pastizales/arbustales de clima templado-semiárido, unidad 3) hasta comunidades que presentaron una constante de descomposición 8 veces mayor (k=16.7, bosques de clima templado-semiárido, unidad 3). Por otra parte, el espesor foliar varió, en general, entre 0.24 y 0.36 mm, a excepción de un bosque de clima subtropical-semiárido (unidad 4) que presentó un valor de 0.47 mm (Figura 2; Material Suplementario 3).

Tabla 2. Comparaciones de la ubicación promedio (±error estándar) de las unidades climáticas y las fisonomías asociadas a diferentes usos a lo largo de los ejes 1 y 2 del análisis de componentes principales (CP), que resumen las variaciones en los caracteres foliares funcionales estudiados (área foliar específica, contenido de materia seca foliar, dureza foliar, espesor foliar y descomponibilidad). Se utilizaron modelos lineales generales. Cuando el efecto de los factores o de la interacción entre ambos fue significativo ($P \leq 0.01$), las comparaciones *a posteriori* se analizaron con la prueba de LSD Fisher, considerando un nivel de significancia de 0.05 y aplicando el método de corrección de *P*-valores de Benjamini-Hochberg. Letras diferentes indican diferencias significativas entre unidades climáticas o fisonomías. No se realizaron comparaciones *a posteriori* para la interacción Unidad climática x Fisonomía para el CP2, ya que este efecto resultó no significativo.

Table 2. Comparisons of the mean location (±standard error) of the climatic units associated and the physiognomies associated with different uses along axes 1 and 2 of the principal component analysis (PC), which summarize the variations in the leaf functional traits studied (specific leaf area, leaf dry matter content, leaf toughness, leaf thickness and decomposability). General linear models were used. When the effect of the main factors and/or the interaction between both was significant ($P \leq 0.01$), *a posteriori* comparisons were analyzed with the LSD Fisher test, considering a significance level of 0.05 and applying the *P*-value correction method of Benjamini-Hochberg. Different letters indicate significant differences between climatic units or physiognomies. No *a posteriori* comparisons were made for the Climatic unit x Physiognomy interaction for CP2, as this effect was not significant.

		CP1			CP2		
		g.l.	F	P	g.l.	F	P
Efecto de los factores	Unidad climática	1	86.2	<0.0001	1	17.5	<0.0001
	Fisonomía	3	35.5	<0.0001	3	15.5	0.001
	Unidad climática x Fisonomía	1	21.3	<0.0001	1	0.11	0.95
Comparaciones <i>a posteriori</i>							
Unidad climática	1 (templado frío-subhúmedo)	-0.75	(0.11)	b	0.88	(0.20)	a
	2 (templado cálido-subhúmedo)	-0.52	(0.37)	b	0.69	(0.53)	ab
	3 (templado-semiárido)	-0.27	(0.11)	b	-0.94	(0.20)	c
	4 (subtropical-semiárido)	1.54	(0.11)	a	-0.63	(0.20)	bc
Fisonomía	Bosque (b)	0.62	(0.15)	a	0.62	(0.22)	a
	Pastizal/arbustal (p/a)	-0.62	(0.15)	b	-0.62	(0.22)	b
Unidad climática x Fisonomía	1_b	-0.35	(0.16)	c	1.41	(0.28)	
	1_p/a	-1.15	(0.16)	d	0.36	(0.28)	
	2_b	0.40	(0.16)	b	1.45	(0.75)	
	2_p/a	-1.45	(0.16)	d	-0.08	(0.75)	
	3_b	1.13	(0.52)	ab	-0.38	(0.28)	
	3_p/a	-1.67	(0.52)	d	-1.49	(0.28)	
	4_b	1.29	(0.16)	a	0.01	(0.28)	
	4_p/a	1.80	(0.16)	a	-1.28	(0.28)	

La variación conjunta de los caracteres de las comunidades, resumida en el ACP, mostró que, a pesar de que no hubo una separación bien definida de las unidades climáticas en relación con los caracteres funcionales foliares, se observaron ciertas tendencias a lo largo de las comunidades estudiadas (Figura 3; Material Suplementario 3). Por un lado, el eje 1 explicó 37% de la variabilidad y estuvo relacionado positivamente con la descomponibilidad y negativamente con la dureza foliar (Figura 3a). A lo largo de este eje se pudo observar que para las unidades climáticas 1, 2 y 3, los bosques se ubicaron en posiciones significativamente más positivas del eje 1 (asociados a una mayor descomponibilidad y menor dureza foliar), en comparación con los pastizales/arbustales, que se ubicaron en posiciones significativamente más negativas (asociadas a menor descomponibilidad y mayor dureza foliar) (Figura 3b; Tabla 2; Material Suplementario 3). Sin embargo, tanto los bosques como los pastizales/arbustales de la unidad climática 4 se ubicaron hacia el extremo positivo del eje 1, asociado a mayor descomponibilidad y menor dureza (Figura 3a), siendo las posiciones de ambos tipos de comunidades significativamente

más positivas que las comunidades de las unidades climáticas 1, 2 y 3 (Figura 3b; Tabla 2). Esto indicaría que el cambio en la fisonomía, producto del uso antrópico, no afectaría significativamente estos caracteres foliares en la unidad climática 4 (Figura 3b, Tabla 2, Material Suplementario 3). Por otro lado, el eje 2 explicó 30% de la variabilidad y estuvo relacionado positivamente con el AFE y negativamente con el CMSF (Figura 3a). A lo largo de este eje, las comunidades de la unidad climática 1 y 2, asociadas a condiciones templado-frías y húmedas se ubicaron en posiciones significativamente más positivas (lo cual implica mayor AFE y menor CMSF) (Figura 3b; Tabla 2). Por su parte, las comunidades de las unidades climáticas 3 y 4, asociada a condiciones más cálidas y secas, se ubicaron en posiciones más negativas (menor AFE y mayor CMSF) (Figura 3b; Tabla 2). Finalmente, a lo largo de este eje, se pudo observar que, para todas las unidades climáticas, los bosques se ubicaron en posiciones significativamente más positivas (mayor AFE, menor CMSF) respecto de los pastizales/arbustales de su misma unidad (Figura 3b, Tabla 2, Material Suplementario 3).

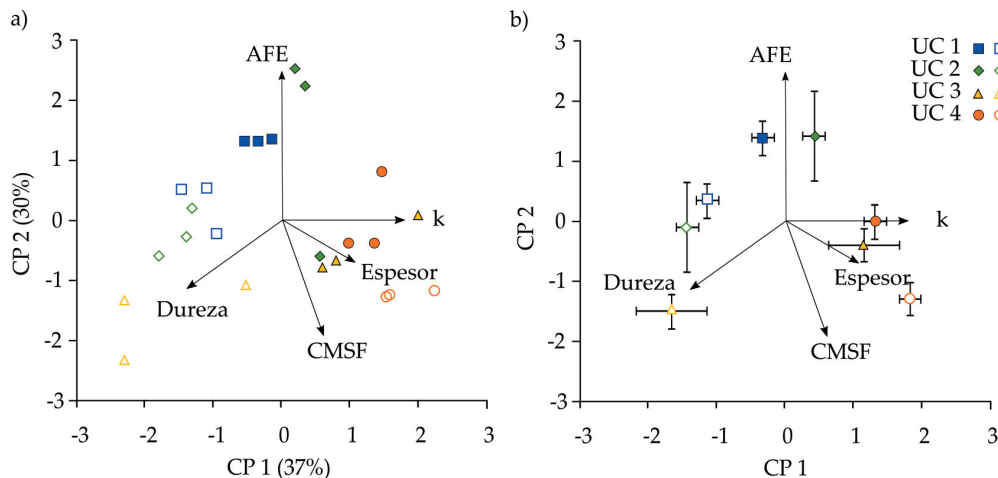


Figura 3. a) Distribución de los 24 sitios en el espacio definido por los dos primeros ejes del análisis de componentes principales (ACP), en base a las medias ponderadas comunitarias de los caracteres funcionales seleccionados. Se muestra la contribución de los caracteres al ordenamiento y, entre paréntesis, la variabilidad explicada por los dos primeros ejes del ACP. b) Síntesis gráfica de los resultados de la Tabla 2, mostrando la ubicación promedio (\pm error estándar) de los ocho tipos de comunidades estudiadas en el espacio definido por los dos primeros ejes del ACP utilizadas en el análisis comparativo. Los símbolos indican las unidades climáticas (UC) 1, 2, 3 y 4, siguiendo un gradiente de menor a mayor temperatura y aridez. Los símbolos rellenos representan a los bosques, y los vacíos a los pastizales/arbustales. AFE (área foliar específica), CMSF (contenido de materia seca foliar) y k (descomponibilidad).

Figure 3. a) Distribution of the 24 sites in the space defined by the first two axes of the principal component analysis (PCA), based on the community weighted mean of the functional traits selected. Contribution of functional traits and the percent variability explained by the first two axes of the PCA (between brackets) to the ordination are shown. b) Graphic synthesis of the results of Table 2 showing the mean location (\pm standard error) of the eight types of communities studied in the space defined by the first two axes of the PCA used in the comparative analysis. Symbols indicate climatic units (UC) 1, 2, 3 and 4, following a gradient from lower to higher temperature and aridity. Full symbols represent woodlands and empty symbols represent grasslands/shrublands. AFE (specific leaf area), CMSF (leaf dry matter content) and k (decomposability).

DISCUSIÓN

Nuestros resultados muestran que, a la escala regional analizada, las condiciones climáticas son un factor determinante en las variaciones de los caracteres foliares relacionados al espectro económico foliar. La magnitud y la dirección de los cambios en los cinco caracteres medidos estuvieron afectadas principalmente por las condiciones climáticas bajo las cuales se desarrollan las comunidades vegetales analizadas. Por otra parte, el cambio fisonómico generado por el uso también influyó sobre los valores de los caracteres funcionales medidos, pero este efecto dependió del contexto climático.

A la escala regional analizada, el AFE presentó un patrón consistente con resultados obtenidos a escala global: las comunidades que se desarrollan bajo condiciones más húmedas presentan mayor AFE (hojas más adquisitivas) que aquellas que se encuentran en sitios donde la humedad es un factor limitante (Díaz et al. 2004; Wright et al. 2004; Moles et al. 2014). A su vez, las comunidades boscosas tendieron a presentar mayores valores de AFE (hojas más adquisitivas) que las comunidades de pastizales/arbustales (hojas más conservadoras) en todas las unidades climáticas, tendencia también consistente con lo encontrado en la literatura (Material Suplementario 3; Wright et al. 2004). En concordancia con su estrecha relación con el AFE, tanto el CMSF como el espesor foliar también estuvieron influenciados principalmente por las condiciones climáticas. Así, las comunidades bajo condiciones más cálidas y secas presentaron mayor CMSF y espesor foliar, lo cual es característico de hojas más conservadoras. Por el contrario, las comunidades con condiciones más templadas y húmedas presentaron menor CMSF y menor espesor foliar, característico de hojas más adquisitivas, en coincidencia con los patrones encontrados a escala global (Material Suplementario 3) (Wright et al. 2004). A pesar de la concordancia en el patrón entre AFE, CMSF y espesor foliar, estos dos últimos caracteres no fueron afectados de manera consistente por el cambio fisonómico producido por el uso (Material Suplementario 3). Esto podría deberse a que, en general, ambos caracteres presentaron poca variación entre las comunidades con distinta fisonomía, en comparación con lo registrado en otros estudios (Díaz et al. 2004; Wright et al. 2004). Sólo bajo las condiciones más cálidas y secas se observaron diferencias entre fisonomías en

el CMSF y el espesor foliar, pero mostraron patrones opuestos para ambos caracteres. Este desacople podría estar determinado por la predominancia de especies con hojas esclerófilas y plantas suculentas en las comunidades de esta unidad climática. Para el caso de las comunidades donde abundan las plantas con hojas esclerófilas, al poseer cutículas y paredes epidérmicas gruesas, los valores altos de CMSF suelen estar asociados con bajos valores de AFE, pero no necesariamente con altos valores de espesor foliar. A su vez, en las comunidades donde abundan las plantas suculentas, su alto contenido de agua resulta en valores bajos de CMSF asociados con valores altos de espesor foliar, y con bajos de AFE (Pérez Harguindeguy et al. 2013).

Por otra parte, la dureza foliar y la descomponibilidad fueron caracteres que presentaron una gran variación tanto entre unidades climáticas como entre fisonomías, pero con un patrón diferente al del AFE, CMSF y espesor foliar. Así, observamos que las comunidades bajo condiciones climáticas frías-templadas y más húmedas (unidades climáticas 1, 2 y 3) tuvieron mayor dureza foliar que las comunidades bajo condiciones cálidas y secas. Este patrón es contrario a lo que se esperaría de acuerdo con los modelos ecológicos relacionados a las estrategias de uso de los recursos (Wright et al. 2004; Reich 2014; pero ver Odoná et al. 2011). Sin embargo, se puede observar que detrás del patrón obtenido está el aumento en la dureza foliar de estas comunidades debido al cambio fisonómico como producto del uso (Material Suplementario 3). Es decir, el cambio en la dureza foliar debido al uso tuvo un efecto realmente importante sobre el promedio de la comunidad completa (i.e., para toda la unidad climática), ya que incluye tanto los valores de dureza foliar de los bosques como de los pastizales/arbustales. Este patrón es consistente con el reemplazo de hojas de dicotiledóneas leñosas y herbáceas (dominantes en los bosques) por hojas de gramíneas (dominantes en los pastizales/arbustales) (Pérez Harguindeguy et al. 2000; Cornelissen et al. 1999; Corwell et al. 2008). Por su parte, en un contexto climático más cálido y más seco (unidad climática 4), la comunidad completa mostró en promedio una menor dureza, ya que las dos fisonomías consideradas presentaron una dureza foliar similar y, a su vez, similar a los bosques de las otras tres unidades (Material Suplementario 3). Ésto se debió, principalmente, a la mayor

presencia de dicotiledóneas arbustivas, y también a la mayor presencia de pastos de hojas más blandas en esa unidad climática, en relación a las otras tres. A su vez, este patrón es consistente con la mayor abundancia de suculentas en las dos fisonomías de esta unidad climática. Finalmente, el patrón de mayor descomponibilidad (hojas de mayor calidad) en las comunidades con condiciones más cálidas y más secas en comparación con las comunidades con condiciones más templadas y húmedas se contradice parcialmente con lo esperado según algunos modelos clásicos de descomponibilidad (Aerts 1997; Chapin et al. 2000). Este patrón, sin embargo, es consistente con estudios que analizaron cambios en la calidad de la hojarasca en gradientes de precipitación en pastizales (Wedin 1995; Murphy et al. 2002) y con trabajos previos de nuestro equipo de investigación en el centro-oeste de la Argentina (Pérez Harguindeguy et al. 2007). Por un lado, la alta descomponibilidad en ambientes xéricos ha sido atribuida a una disponibilidad relativamente alta de nutrientes en los parches de vegetación en los que crecen las especies en estos ambientes muy heterogéneos (Cadisch and Giller 1997; Cornelissen et al. 1999), y, por otro lado, a una mayor eficiencia en el uso de esos nutrientes (Murphy et al. 2002). En su conjunto, esto favorecería caracteres asociados a estrategias adquisitivas (e.g., menor dureza, mayor contenido de nitrógeno foliar, entre otros), que determinan una mayor calidad foliar reflejada en una mayor descomponibilidad (Cornelissen et al. 1999). En síntesis, el desacople entre algunos caracteres fue reportado con anterioridad para otros gradientes regionales (Fortunel et al. 2009). Esto puede deberse tanto a la presencia de especies con estrategias particulares (e.g., suculentas o especies de ambientes umbríos) como a la importancia relativa de los distintos componentes que hacen a cada uno de los caracteres (e.g., AFE con respecto al CMSF y el espesor foliar) según las formas de vida dominantes o el contexto climático. En este sentido, nuestros resultados también ponen de manifiesto cierto desacople entre los caracteres funcionales foliares analizados a nivel comunitario. En este contexto, en estudios regionales se recomienda la medición de varios caracteres para poder entender la estructura funcional de la vegetación (Pérez Harguindeguy et al. 2013).

En líneas generales, la variación conjunta de los caracteres medidos en las comunidades

analizadas también estuvo asociada a la condición climática y a la fisonomía. Las comunidades bajo condiciones más cálidas y secas (unidad climática 4) presentaron una combinación de caracteres que las separó de las comunidades con condiciones más frías-templadas y más húmedas (unidades 1, 2 y 3) a lo largo de los dos primeros ejes del ACP. Al mismo tiempo, todas las comunidades presentaron una combinación de caracteres que pueden indicar tanto estrategias adquisitivas como conservadoras. Por ejemplo, las comunidades bajo condiciones más cálidas y secas, tanto bosques como pastizales/arbustales presentaron una combinación de bajo AFE, alto CMSF, pero también menor dureza y menor descomponibilidad.

Por su parte, en las comunidades bajo condiciones más frías templadas y más húmedas cuando las comunidades boscosas fueron convertidas en pastizales/arbustales por el uso, sí se observó un cambio en la combinación de caracteres foliares que resultó hacia estrategias más conservadoras (i.e., menor AFE, mayor dureza foliar y menor descomponibilidad). En general, bajo estas condiciones, la remoción del componente arbóreo permite la entrada de luz, lo cual favorece el desarrollo y la dominancia de herbáceas graminoides (Material Suplementario 1 y 2), cuyas hojas son más duras. Esto se debe especialmente a que las gramíneas suelen presentar el tejido de sostén dentro de la estructura foliar. Por lo tanto, las hojas suelen contener mayor cantidad de fibras, y son más duras y difíciles de descomponer, en comparación con las hojas de las herbáceas dicotiledóneas y de muchas especies leñosas (Dominy et al. 2008; Onoda et al. 2011; Enrico et al. 2016). Estos resultados sugieren que si las hojas de estas comunidades bajo las condiciones climáticas mencionadas se vuelen más conservadoras con el cambio fisonómico que resulta de un mayor uso antrópico, procesos ecosistémicos como la productividad o la descomposición podrían desarrollarse a tasas más lentas (Chapin et al. 2002; Lavorel and Garnier 2002; Schlesinger and Bernhardt 2013). La excepción que representan las comunidades bajo clima más cálido y más seco a este patrón podría deberse a que en los sistemas más severamente limitados por agua (como es el caso de la unidad climática 4), la remoción de las especies arbóreas favorece el desarrollo de comunidades dominadas por arbustos, más que por gramíneas (Asner et al. 2004;

Ledesma et al. 2018). En el área de estudio, en esas condiciones climáticas, la apertura del canopy favoreció en particular el desarrollo y la dominancia de arbustos como *Larrea divaricata* (Material Suplementario 1 y 2), cuya baja dureza foliar y alta descomponibilidad afectaron las medias ponderadas de estas comunidades. Asimismo, la remoción del estrato arbóreo también favoreció el aumento en la cobertura de fabáceas arbustivas, también caracterizadas por sus hojas de baja dureza. Estas especies de fabáceas son caducifolias, es decir, evitan el estrés de la estación seca perdiendo sus hojas y, por lo tanto, presentan valores de caracteres más bien adquisitivos, ya que su actividad fotosintética principal se desarrolla sin mayores limitaciones hídricas (Gross et al. 2013). Sumado a lo anterior, si bien el uso implicó un aumento en la abundancia de gramíneas al igual que en otros sistemas, los pastos dominantes en esta unidad climática (como *Pappophorum philippianum* y *Neobouteloua lophostachya*) se caracterizan por poseer una menor dureza foliar que las gramíneas que dominan en las otras tres unidades consideradas en el presente estudio (e.g., *Jarava pseudoichu* y *Festuca hieronymi*) (Material Suplementario 2). Finalmente, otra particularidad en el ensamble de especies bajo condiciones climáticas más cálidas y secas evaluado es la presencia de suculentas (bromeliáceas y cactáceas), común a otros sistemas con limitaciones severas de humedad (Arakaki et al. 2011; Gurvich et al. 2014). La mayor abundancia de esta forma de vida en los bosques de la unidad climática 4 contribuye al incremento del espesor foliar y, al mismo tiempo, a una reducción del CMSF respecto de los pastizales/arbustales de esa misma unidad. En resumen, bajo estas condiciones climáticas, las combinaciones de caracteres de las comunidades boscosas y de pastizales/arbustales parecerían contribuir hacia estrategias similares.

Los resultados de este estudio permiten concluir que, a la escala regional analizada, las condiciones climáticas son un factor estructurador importante de la identidad funcional foliar, y que las respuestas a los cambios fisonómicos como resultado del uso están condicionadas por el contexto climático (Keddy 1992; Díaz and Cabido 1997; Lavorel and Garnier 2002). Así, en condiciones en las que la humedad no es un factor tan fuertemente limitante, la remoción de las especies arbóreas genera comunidades en las que dominan especies cuyos caracteres foliares

son más conservadores (e.g., menor AFE, mayor dureza y menor descomponibilidad), básicamente comunidades dominadas por gramíneas. Por su parte, en condiciones climáticas más cálidas y secas, la remoción de especies arbóreas genera un aumento de la presencia de dicotiledóneas arbustivas y en menor medida de gramíneas, caracterizadas por baja dureza foliar y relativamente alta descomponibilidad, manteniendo, en cierto modo, los valores de los caracteres foliares a nivel comunitario.

En el contexto del cambio ambiental global actual, los ecólogos nos vemos en el compromiso de generar conocimiento e información que permita predecir los cambios que pueden ocurrir en los ecosistemas ante las modificaciones en las comunidades vegetales producidas por variaciones en las condiciones de uso o climáticas. La aproximación empleada en este trabajo evidencia no sólo algunas complejidades de estos controles, sino también el resultado de su interacción sobre los caracteres funcionales del espectro económico foliar en las comunidades vegetales del centro de la Argentina (Díaz et al. 2004; Garnier et al. 2004; Moles et al. 2014). La incorporación de caracteres foliares relacionados de manera más directa con el uso de nutrientes (e.g., contenido foliar de nitrógeno, relación C:N) o con el uso del agua, así como la incorporación de caracteres de raíz o aquellos relacionados con el eje de forma y tamaño dentro del espectro económico global (Díaz et al. 2016), nos permitiría analizar otros compromisos ante los que se encuentra la vegetación en sus diferentes contextos ambientales (Laughlin 2014; Borgy et al. 2017), y así poder definir las estrategias predominantes en estas comunidades. Al mismo tiempo, la aplicación de análisis complementarios que evalúen la variabilidad en la presencia de especies y sus caracteres funcionales ante la variabilidad ambiental (Warton et al. 2015; Ovaskainen et al. 2017) permitirá jerarquizar mejor relaciones como las evaluadas en este trabajo y aumentar nuestra capacidad predictiva en torno a las consecuencias de los cambios ambientales en la biodiversidad y el funcionamiento ecosistémico.

AGRADECIMIENTOS. Este trabajo fue realizado a través de financiamientos parciales de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (FONCyT, PICT-8148), de la Secretaría de Ciencia y Tecnología de la Universidad Nacional de Córdoba (PRIMAR)

y de CONICET (PIP). Agradecemos a la Administración de Parques Nacionales por permitirnos el acceso al Parque Nacional Quebrada del Condorito y a la Secretaría de Ambiente del Gobierno de Córdoba por autorizar el acceso y facilitar la logística en las Reservas Forestales Naturales Chancaní y Realicó, como así también a los propietarios de los campos donde se ubicaron los sitios del Chaco serrano y del Espinal. Agradecemos

además a Gustavo Bertone, Carlos Urcelay y Guillermo Funes por su asistencia en el campo, y a Soledad Pérez por la asistencia en el laboratorio. Agradecemos a Lucas Gorné por su asistencia con los análisis estadísticos, y a Sandra Díaz por las discusiones en torno al proyecto del cual derivó esta publicación. Por último, agradecemos a los dos revisores y los editores, cuyos comentarios mejoraron notablemente la calidad del manuscrito.

REFERENCIAS

- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* **79**:439-49. <https://doi.org/10.2307/3546886>.
- Agost, L. 2015. Cambio de la cobertura arbórea de la provincia de Córdoba: análisis a nivel departamental y de localidad (periodo 2000-2012). *Revista de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* **2**:111-123. URL: tinyurl.com/v9742znu (Último acceso: 22/5/2021).
- Arakaki, M., C. Pascal-Antoine, R. Nyffeler, A. Lendel, U. Eggli, R. M. Ogburn, E. Spriggs, M. J. Moore, and E. J. Edwards. 2011. Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Proc Natl Acad Sci U.S.A* **108**:8379-8384. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100628108>.
- Askew, A. P. 2003. Leaf area measurement, version 1.3 University of Sheffield, UK.
- Asner, G. P., A. J. Elmore, L. P. Olander, R. E. Martin, and A. T. Harris. 2004. Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annu Rev Environ Resour* **29**:261-299. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.29.062403.102142>.
- Borgy, B., C. Violle, P. Choler, P. Denelle, F. Munoz, J. Kattge, S. Lavorel, J. Loranger, B. Amiaud, M. Bahn, P. M. van Bodegom, H. Brisse, G. Debarros, S. Diquelou, S. Gachet, C. Jolivet, S. Lemauviel-Lavanant, A. Mikolajczak, J. Olivier, J. Ordoñez, P. de Ruffray, N. Viovy, and E. Garnier. 2017. Plant community structure and nitrogen inputs modulate the climate signal on leaf traits. *Global Ecol Biogeogr* **26**:1138-1152. <https://doi.org/10.1111/geb.12623>.
- Buzzard, V., S. T. Michaletz, Y. Deng, Z. He, D. Ning, L. Shen, Q. Tu, J. D. Van Nostrand, J. W. Voordeckers, J. Wang, M. D. Weiser, M. Kaspari, R. B. Waide, J. Zhou, and B. J. Enquist. 2019. Continental scale structuring of forest and soil diversity via functional traits. *Nat Ecol Evol* **3**:1298-1308. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0954-7>.
- Cadisch, G., and K. E. Giller. 1997. Driven by nature: Plant litter quality and decomposition. Department of Biological Sciences Wye College, University of London, London.
- Cabido, M., S. R. Zeballos, M. Zak, M. L. Carranza, M. A. Giorgis, J. J. Cantero, and A. T. R. Acosta. 2018. Native woody vegetation in central Argentina: Classification of Chaco and Espinal forests. *Appl Veg Sci* **21**:298-311. <https://doi.org/10.1111/avsc.12369>.
- Cabrera, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas de Argentina. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Buenos Aires, Argentina: ACME.
- Chapin, F. S. III, P. A. Matson, and H. A. Money. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer-Verlag, New York. <https://doi.org/10.1007/b97397>.
- Cingolani, A. M., M. R. Cabido, D. Renison, and V. Solís Neffa. 2003. Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *J Veg Sci* **14**:223-232. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02147.x>.
- Cingolani, A. M., D. Renison, M. R. Zak, and M. R. Cabido. 2004. Mapping vegetation in a heterogeneous mountain rangeland using Landsat data: an alternative method to define and classify land-cover units. *Remote Sens Environ* **92**:84-97. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2004.05.008>.
- Cingolani, A. M., D. Renison, P. A. Tecco, D. E. Gurvich, and M. Cabido. 2008. Predicting cover types in a mountain range with long evolutionary grazing history: a GIS approach. *J Biogeogr* **35**:538-551. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01807.x>.
- Colladon, L. 2002. Anuario pluviométrico 1999-2000. Cuenca del Río San Antonio. Sistema del Río Suquia - Provincia de Córdoba. Instituto Nacional del Agua y del Ambiente (INA) y Centro de Investigaciones de la Región Semiárida (CIRSA).
- Conti, G., L. Enrico, P. Jaureguiberry, A. Cuchietti, M. L. Lipoma, and D. Cabrol. 2018. El rol de la diversidad funcional en la provisión de múltiples servicios ecosistémicos: Un análisis empírico en el Chaco seco de Córdoba, Argentina central. *Ecosistemas* **27**:60-74.
- Cornelissen, J. H. C. 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *J Ecol* **84**:573e582. <https://doi.org/10.2307/2261479>.
- Cornelissen, J. H. C., N. Pérez-Harguindeguy, S. Díaz, J. P. Grime, B. Marzano, M. Cabido, F. Vendramini, and B. Cerabolini. 1999. Leaf structure and defense control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytol* **143**:191-200. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00430.x>.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. ter Steege, H. D. Morgan, M. G. A. van der Heijden, J. G. Pausas, and H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian J Bot* **51**:335-380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>.

- Cornwell, W. K., J. H. C. Cornelissen, K. Amatangelo, E. Dorrepaal, V. T. Eviner, O. Godoy, S. E. Hobbie, B. Hoorens, H. Kurokawa, N. Pérez-Harguindeguy, H. M. Quested, L. S. Santiago, D. A. Wardle, I. J. Wright, R. Aerts, S. D. Allison, P. van Bodegom, V. Brovkin, A. Chatain, T. V. Callaghan, S. Díaz, E. Garnier, D. E. Gurvich, E. Kazakou, J. A. Klein, J. Read, P. B. Reich, N. A. Soudzilovskaia, M. V. Vaieretti, M. Westoby. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecol Lett* **11**:1065-1071. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01219.x>.
- De Fina, A. L. 1992. Aptitud agroclimática de la República Argentina. Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria, Buenos Aires.
- Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. González, and M. Tablada. 2013. InfoStat versión 2013. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL: infostat.com.ar.
- Díaz, S., and M. Cabido. 1997. Plant functional types and ecosystem function in response to global change: a multiscale approach. *J Veg Sci* **8**:463e474. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.1997.tb00842.x>.
- Díaz, S., M. Cabido, M. Zak, E. Martínez-Carretero, and J. Aranibar. 1999. Plant functional traits, ecosystem structure, and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *J Veg Sci* **10**:651-660. <https://doi.org/10.2307/3237080>.
- Díaz, S., J. G. Hodgson, K. Thompson, M. Cabido, J. H. C. Cornelissen, et al. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *J Veg Sci* **15**:295-304. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2004\)015\[0295:TPTTDE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2004)015[0295:TPTTDE]2.0.CO;2).
- Díaz, S., J. Kattge, J. H. C. Cornelissen, I. J. Wright, S. Lavorel, S. Dray, B. Reu, M. Kleyer, C. Wirth, I. C. Prentice, E. Garnier, G. Bönisch, M. Westoby, H. Poorter, P. B. Reich, A. T. Moles, J. Dickie, A. N. Gillison, A. E. Zanne, J. Chave, S. J. Wright, S. N. Sheremet'ev, H. Jactel, C. Baraloto, B. Cerabolini, S. Pierce, B. Shipley, D. Kirkup, F. Casanoves, J. S. Joswig, A. Günther, V. Falczuk, N. Rüger, M. D. Mahecha, and L. D. Gorné. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* **529**:167-171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>.
- Dominy, N. J., P. J. Grubb, R. V. Jackson, P. W. Lucas, D. J. Metcalfe, J. -C. Svenning, and I. M. Turner. 2008. In tropical lowland rain forests monocots have tougher leaves than dicots, and include a new kind of tough leaf. *Ann Bot* **101**: 1363-1377. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn046>.
- Enrico L., S. Díaz, M. Westoby, and B. Rice. 2016. Leaf mechanical resistance in plant trait databases: comparing the results of two common measurement methods. *Annals Bot* **117**:209-214. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv149>.
- Fortunel, C., E. Garnier, R. Joffre, E. Kazakou, H. Quested, K. Grigulis, S. Lavorel, P. Ansquer, H. Castro, P. Cruz, J. Doležal, O. Eriksson, H. Freitas, C. Golodets, C. Jouany, J. Kigel, M. Kleyer, V. Lehsten, J. Lepš, T. Meier, R. Pakeman, M. Papadimitriou, V. P. Papanastasis, F. Quétier, M. Robson, M. Sternberg, J. -P. Theau, A. Thébault, and M. Zarovali. 2009. Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology* **90**:598-611. <https://doi.org/10.1890/08-0418.1>.
- Garnier, E., J. Cortez, G. Billès, M. L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, C. Neill, and J.-P. Toussaint. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* **85**:2630-2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>.
- Giorgis, M. A., A. M. Cingolani, and M. Cabido. 2013. El efecto del fuego y las características topográficas sobre la vegetación y las propiedades del suelo en la zona de transición entre bosques y pastizales de las sierras de Córdoba, Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* **48**:493-513. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v48.n3-4.7555>.
- Giorgis, M. A., A. M. Cingolani, D. E. Gurvich, P. A. Tecco, J. Chiapella, F. Chiarini, and M. Cabido. 2017. Changes in floristic composition and physiognomy are decoupled along elevation gradients in central Argentina. *Appl Veg Sci* **20**:558-571. <https://doi.org/10.1111/avsc.12324>.
- Grigulis, K., S. Lavorel, U. Krainer, N. Legay, C. Baxendale, M. Dumont, E. Kastl, C. Arnoldi, R. D. Bardgett, F. Poly, T. Pommier, M. Schloter, U. Tappeiner, M. Bahn, and J. -C. Clément. 2013. Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *J Ecol* **101**:47-57. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12014>.
- Gross, N., L. Börger, S. I. Soriano-Morales, Y. Le Bagousse-Pinguet, J. L. Quero, M. García-Gómez, E. Valencia-Gómez, and F. T. Maestre. 2013. Uncovering multiscale effects of aridity and biotic interactions on the functional structure of Mediterranean shrublands. *J Ecol* **101**: 637-649. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12063>.
- Guida-Johnson, B., and G. A. Zuleta. 2013. Land-use land-cover change and ecosystem loss in the Espinal ecoregion, Argentina. *Agric Ecosys Environ* **181**:31-40. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.09.002>.
- Gurvich, D. E., S. R. Zeballos, and P. H. Demaio. 2014. Diversity and composition of cactus species along an altitudinal gradient in the Sierras del Norte Mountains (Córdoba, Argentina). *South African J Bot* **93**:142-147. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2014.03.018>.
- Hendry, G. A. F., and J. P. Grime. 1993. *Methods in comparative plant ecology. A laboratory manual.* (Chapman and Hall: London). <https://doi.org/10.1007/978-94-011-1494-3>.
- Hoyos, L. E., A. M. Cingolani, M. R. Zak, M. V. Vaieretti, D. E. Gorla, and M. R. Cabido. 2013. Deforestation and precipitation patterns in the arid Chaco forests of central Argentina. *Appl Veg Sci* **16**:260-271. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2012.01218.x>.
- Hoyos, L. E., M. R. Cabido, and A. M. Cingolani. 2018. A Multivariate approach to study drivers of land-cover changes through remote sensing in the Dry Chaco of Argentina. *ISPRS Int J Geo-Inf* **7**:170. <https://doi.org/10.3390/ijgi7050170>.
- Kattge, J., G. Bönisch, S. Díaz, S. Lavorel, et al. 2020. TRY plant trait database - enhanced coverage and open access. *Glob Change Biol* **26**:119-188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>.

- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J Veg Sci* **3**:157-164. <https://doi.org/10.2307/3235676>.
- Kent, M., and P. Coker. 1992. *Vegetation description and analysis: A practical approach*. New York: John Wiley and Sons.
- Laughlin, D. C. 2014. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *J Ecol* **102**: 186-193. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12187>.
- Lavorel, S., and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct Ecol* **16**:545e556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>.
- Ledesma, R., C. Kunst, S. Bravo, M. E. Leiva, L. Lorea, J. Godoy, and V. Navarrete. 2018. Developing a prescription for brush control in the Chaco region, effects of combined treatments on the canopy of three native shrub species. *Arid Land Res Manag* **32**:351-366. <https://doi.org/10.1080/15324982.2018.1430072>.
- Lohbeck, M., L. Winowiecki, E. Aynekulu, C. Okia, and T-G. Vågen. 2017. Trait-based approaches for guiding the restoration of degraded agricultural landscapes in East Africa. *J Appl Ecol* **55**:59-68. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13017>.
- Moles, A. T., S. E. Perkins, S. W. Laffan, H. Loeres-Moreno, M. Awasthy, et al. 2014. Which is a better predictor of plant traits: Temperature or precipitation? *J. Veg. Sci* **25**:1167-1180. <https://doi.org/10.1111/jvs.12190>.
- Mooney, H., A. Larigauderie, M. Cesario, T. Elmquist, O. Hoegh Guldberg, S. Lavorel, G. Mace, M. Palmer, R. Scholes, and T. Yahara. 2009. Biodiversity, climate change, and ecosystem services. *Curr Op Env Sust* **1**: 46-54. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2009.07.006>.
- Murphy, K. L., J. M. Klopatek, and C. C. Klopatek. 1998. The effects of litter quality and climate on decomposition along an elevational gradient. *Ecol Appl* **8**:1061-1071. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1998\)008\[1061:TEOLQA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1998)008[1061:TEOLQA]2.0.CO;2).
- Murphy, K. L., I. C. Burke, M. A. Vinton, W. K. Lauenroth, M. R. Aguiar, D. A. Wedin, R. A. Virginia, and P. N. Lowe. 2002. Regional analysis of litter quality in the central grassland region of North America. *J Veg Sci* **13**:395-402. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02063.x>.
- Navas, M. -L., and C. Violle. 2009. Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? *Comm Ecol* **10**:131-137. <https://doi.org/10.1556/ComEc.10.2009.1.15>.
- Olson, J. S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* **44**: 322-331. <https://doi.org/10.2307/1932179>.
- Onoda, Y., M. Westoby, P. B. Adler, A. M. F. Choong, F. J. Clissold, J. H. C. Cornelissen, S. Díaz, N. J. Dominy, A. Elgart, L. Enrico, P. V. A. Fine, J. J. Howard, A. Jalili, K. Kitajima, H. Kurokawa, C. McArthur, P. W. Lucas, L. Markesteijn, N. Pérez-Harguindeguy, L. Poorter, L. Richards, L. S. Santiago, E. E. Sosinski Jr., S. A. Van Bael, D. I. Warton, I. J. Wright, S. J. Wright, and N. Yamashita. 2011. Global patterns of leaf mechanical properties. *Ecol Lett* **14**:301-312. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01582.x>.
- Ovaskainen, O., G. Tikhonov, A. Norberg, F. Guillaume Blanchet, L. Duan, D. Dunson, T. Roslin, and N. Abrego. 2017. How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software. *Ecol Lett* **20**: 561-576. <https://doi.org/10.1111/ele.12757>.
- Pérez Harguindeguy, N., S. Díaz, J. H. C. Cornelissen, and M. Cabido. 1997. Comparación experimental de la tasa de descomposición foliar de especies vegetales del centro-oeste de Argentina. *Ecología Austral* **7**:87-94.
- Pérez Harguindeguy, N., S. Díaz, J. H. C. Cornelissen, F. Vendramini, M. Cabido, and A. Castellanos. 2000. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant Soil* **218**: 21-30. <https://doi.org/10.1023/A:1014981715532>.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, F. Vendramini, J. H. C. Cornelissen, D. E. Gurvich, and M. Cabido. 2003. Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. *Austral Ecol* **28**:642-650. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2003.01321.x>.
- Pérez Harguindeguy, N., S. Díaz, F. Vendramini, D. E. Gurvich, A. M. Cingolani, M. A. Giorgis, and M. Cabido. 2007. Direct and indirect effects of climate on decomposition in native ecosystems from central Argentina. *Austral Ecol* **32**: 749-757. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01759.x>.
- Pérez Harguindeguy, N., s. M. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, B. Harte, M. Syndonia, D. E. Gurvich, R. C. Úrcelay, G. Funes, F. Quétier, M. V. Vaieretti, G. Conti, L. Poorter, I. J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J. G. Pausas, A. F. de Vos, N. Buchmann, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. D. Morgan, H. ter Steege, M. G. A. Van Der Heijden, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. C. Staver, S. Aquino, and J. H. C. Cornelissen. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* **61**:167e234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>.
- Poca, M., N. Pérez Harguindeguy, M. V. Vaieretti, and A. M. Cingolani. 2014. Descomposición y calidad físico-química foliar de 24 especies dominantes de los pastizales de altura de las sierras de Córdoba, Argentina. *Ecología Austral* **24(2)**:249-257. <https://doi.org/10.25260/EA.14.24.2.0.28>.
- Schlesinger, W. H., and E. Bernhardt. 2013. *Biogeochemistry: Analysis of global change*. Elsevier. Oxford, UK.
- Šimová, I., C. Violle, J. -C. Svenning, J. Kattge, K. Engemann, B. Sandel, R. K. Peet, S. K. Wisser, B. Blonder, B. J. McGill, B. Boyle, N. Morueta-Holme, N. J. B. Kraft, P. M. van Bodegom, A. G. Gutiérrez, M. Bahn, W. A. Ozinga, A. Tószögová, and B. J. Enquist. 2018. Spatial patterns and climate relationships of major plant traits in the New World differ between woody and herbaceous species. *J Biogeogr.* **45**:895-916. <https://doi.org/10.1111/jbi.13171>.
- Reich, P. B. 2014. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *J Ecol* **102**:275-301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>.
- Táلامo, A., and S. M. Caziani. 2003. Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in

- the Argentine Chaco. *Forest Ecol Manag* **184**:79-92. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00150-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00150-6).
- Trabucco, A., and R. J. Zomer. 2009. Global Aridity Index (Global-Aridity) and Global Potential Evapo-Transpiration (Global-PET) Geospatial Database. CGIAR Consortium for Spatial Information. URL: csi.cgiar.org.
- Vaieretti, M. V., N. Pérez Harguindeguy, D. Gurvich, A. M. Cingolani, and M. Cabido. 2005. Decomposition dynamics and physico-chemical leaf quality of abundant species in a montane woodland in central Argentina. *Plant Soil* **278**: 223-234. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-8432-1>.
- Vendramini, F., S. Díaz, N. Pérez Harguindeguy, M. Cabido, J. M. Llano-Sotelo, and A. Castellanos. 2000. Composición química y caracteres foliares en plantas de distintos tipos funcionales del centro-oeste de Argentina. *Kurtziana* **28**: 181-193.
- Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional. *Oikos* **116**:882-892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>.
- Warton, D. I., F. G. Blanchet, R. B. O'Hara, O. Ovaskainen, S. Taskinen, S. C. Walker, and F. K. C. Hui. 2015. So many variables: Joint modeling in community ecology. *Trends in Ecol Evol* **30**:766-779. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.09.007>.
- Wedin, D. A. 1995. Species, nitrogen, and grassland dynamics: the constraints of stuff. Pp. 253-62 in C. G. Jones and J. H. Lawton (eds.). *Linking Species and Ecosystems*. Chapman and Hall, New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1773-3_24.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* **199**:213-227. <https://doi.org/10.1023/A:1004327224729>.
- Wigley, B. J., J. A. Slingsby, S. Díaz, W. J. Bond, H. Fritz, and C. Coetsee. 2016. Leaf traits of African woody savanna species across climate and soil fertility gradients: evidence for conservative versus acquisitive resource-use strategies. *J Ecol* **104**:1357-1369. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12598>.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M. -L. Navas, U. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas, and R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**:821-827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>.
- Wright, I. J., N. Dong, V. Maire, I. C. Prentice, M. Westoby, S. Díaz, R. V. Gallagher, B. F. Jacobs, R. Kooyman, E. A. Law, M. R. Leishman, Ü. Niinemets, P. B. Reich, L. Sack, R. Villar, H. Wang, and P. Wilf. 2017. Global climatic drivers of leaf size. *Science* **357**:917-921. <https://doi.org/10.1126/science.aal4760>.
- Yang, Y., Q. Zhu, C. Peng, H. Wang, W. Xue, G. Lin, Z. Wen, J. Chang, M. Wang, G. Liu, and S. Li. 2016. A novel approach for modelling vegetation distributions and analysing vegetation sensitivity through trait-climate relationships in China. *Sci Rep* **6**:24110. <https://doi.org/10.1038/srep24110>.
- Zak, M. R., M. R. Cabido, D. Cáceres, and S. Díaz. 2008. What drives accelerated land cover change in central Argentina? Synergistic consequences of climatic, socioeconomic, and technological factors. *Envir Manag* **42**:181-189. <https://doi.org/10.1007/s00267-008-9101-y>.
- Zeballos, S. R., M. A. Giorgis, M. R. Cabido, A. T. R. Acosta, M. del R. Iglesias, and J. J. Cantero. 2020. The lowland seasonally dry subtropical forests in central Argentina: vegetation types and a call for conservation. *Vegetation Classification and Survey* **1**:87-102. <https://doi.org/10.3897/VCS/2020/38013>.