



*Universidad Nacional de Córdoba
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Escuela para Graduados*



**MECANISMOS DE REGENERACIÓN Y SUPERVIVENCIA
DE ESPECIES ARBÓREAS NATIVAS Y EL PAPEL
ECOLÓGICO DE LAS LEÑOSAS EN UN GRADIENTE DE
DÉFICIT HÍDRICO EN LA ZONA SEMIÁRIDA - ÁRIDA
ARGENTINA.**

Marta N. Boetto

Tesis
Para optar al Grado Académico de
Doctora en Ciencias Agropecuarias

Córdoba, 2011

**MECANISMOS DE REGENERACIÓN Y SUPERVIVENCIA DE ESPECIES
ARBÓREAS NATIVAS Y EL PAPEL ECOLÓGICO DE LAS LEÑOSAS EN UN
GRADIENTE DE DÉFICIT HÍDRICO EN LA ZONA SEMIÁRIDA - ÁRIDA
ARGENTINA**

Ing. Agr. Marta N. Boetto

Comisión Asesora de Tesis

Directora: Dra. Alicia H. Barchuk

Asesores: Dra. María del Pilar Díaz

Dr. Pablo Villagra

Tribunal examinador:

Dr. Ricardo Grau.....

Dr. Anibal Verga.....

Dr. Pablo E. Villagra.....

Presentación formal académica

Mayo de 2011

Facultad de Ciencias Agropecuarias

Universidad Nacional de Córdoba

AGRADECIMIENTOS

A mi directora y amiga, la Dra. Alicia H. Barchuk, por su guía, ayuda y acompañamiento en estos años de trabajo. Le agradezco profundamente, todo lo enseñado.

A mi marido Gabriel y mis hijos, Rodrigo, Tomás y Agustina, que sacrificaron su tiempo y brindaron su colaboración de la más diversa manera.

A mis amigos Carina y Marcelo, porque acompañaron este proceso compartiendo la vida diaria y el crecer de nuestros hijos.

A Yanina, porque hizo posible que Agus no se diera cuenta que su mamá no estaba.

A mis hermanos de la vida Esteban, José Luis y Sebastián, por su ayuda.

A Belén Matheu por su acompañamiento en los viajes de campo.

A los nuevos amigos de la “transecta”: Nacho, Juan Carlos y Celia Leiva de Colonia Alpina (Santiago del Estero), José y Mercedes González de Chancaní (Córdoba) y, José y Florencia Calderón de Quebracho de la Legua (San Luis), que nos abrieron las puertas de su casa y brindaron hospitalidad en el camino recorrido.

Declaro mi reconocimiento a mi Institución, la Facultad de Ciencias Agropecuarias de la Universidad Nacional de Córdoba que brindó sus instalaciones e infraestructura para el desarrollo del trabajo y a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Técnica y a la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional de Córdoba, por su financiamiento.

DEDICATORIAS

A Gabriel, porque me banca a muerte.

A Rodrigo, Tomás y Agustina, los amores de mi vida.

RESUMEN

Aspidosperma quebracho-blanco y *Prosopis flexuosa*, árboles de estrategias foliares contrastantes, se distribuyen en un amplio gradiente de disponibilidad hídrica, en la zona central de Argentina, más allá del límite establecido por las lluvias. Su establecimiento inicial es facilitado por plantas nodrizas en el noroeste de la provincia de Córdoba, pero se desconoce si la intensidad de esa interacción y el mecanismo implicado, cambia conforme lo hace el déficit hídrico. Se estudió el papel de especies leñosas como facilitadoras de la regeneración natural y el mecanismo involucrado en la supervivencia de bancos de juveniles de ambas especies. Los sitios de trabajo se ubicaron en una transecta regional que corresponde a un gradiente de déficit hídrico (desde 100 a 800 mm/año). Al caracterizar las comunidades leñosas en base a tipos funcionales de plantas (TFP) potenciales nodrizas, se encontraron 11 grupos diferentes, diferenciados por rasgos que definen su oferta de sombra y la formación de islas de fertilidad. En el gradiente, los TFP variaron por presencia/ausencia o cambios de abundancia relativa de alguna especie componente. A pesar de la heterogeneidad del ambiente, se demostró la facilitación a una escala que equivale a la cobertura del individuo arbustivo, por ausencia de asociación espacial entre los vacíos ecológicos y los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* y confirmación de asociación espacial positiva entre los mismos juveniles y arbustos microfilos caducifolios leguminosos y perennifolios no leguminosos. La intensidad media de las asociaciones de *A. quebracho-blanco* incrementó en función del déficit, mientras que la de *P. flexuosa* se mostró más laxa en ambos extremos de su distribución. Los experimentos de nodricismo demostraron que el mecanismo más importante para la regeneración natural de *A. quebracho-blanco* es la sombra, mientras que para *P. flexuosa* cambia en el extremo más árido de la transecta. Se registró menor acumulación de biomasa en los juveniles bajo sombra, como evidencia de interferencia sobre el crecimiento. En síntesis, la importancia de la facilitación incrementa junto con el estrés ambiental originado en el déficit hídrico. La interferencia domina en el extremo de mayor disponibilidad de agua.

Palabras clave: facilitación-interferencia; mecanismos; estrategia foliar; tipos funcionales de plantas nodrizas; gradiente de déficit hídrico.

ABSTRACT

Tree species of leaf contrasting strategies, such as *Aspidosperma quebracho-blanco* and *Prosopis flexuosa*, are distributed over a wide gradient of water availability in the central region of Argentina. Both penetrate into arid regions. Initial establishment is facilitated by nurse plants in the northwest of Cordoba, but it is not known whether the interaction intensity and the involved mechanism change as the water deficit increases. Both the role of woody species as facilitators of natural regeneration and the involved mechanism in the survival of juvenile banks of both species were studied. The workstations were located in a regional transect in central Argentina, which corresponds to an annual water deficit gradient (from 100 to 800 mm/year). Woody communities were characterized on the basis of functional types as potential nurse-plants (TFP). Eleven groups were differentiated by traits that define their shade and the formation of fertility islands. In the gradient, the TFP varied according to presence/absence or changes in the relative abundance of component species. In spite of the environmental heterogeneity the existence of facilitation was demonstrated at a scale corresponding to the coverage of individual shrubs based on the absence of spatial association between open sky microsites and the *A. quebracho-blanco* and *P. flexuosa* juveniles and the confirmation of positive spatial association between the juveniles and the microphyll shrubs, both deciduos-Fabaceae and non Fabaceae evergreens. The medium intensities of the *A. quebracho-blanco* associations were intensified in keeping with the water deficit. Spatial associations of juveniles of *P. flexuosa* with other woody plants were less intense in the gradient ends. Nodricism experiments showed that the most important mechanism of *A. quebracho-blanco* for natural regeneration was shade. Mechanism of natural regeneration of *P. flexuosa* changes in the most arid distribution borders in the gradient. Smaller biomass accumulation in the shaded juveniles was recorded as evidence of interference in growth. Summing up, the importance of facilitation increases with environmental stress caused by water deficit. Interference predominates with greater water availability.

Key words: facilitation-interference; mechanisms; foliar strategies; functional types of nurse plants; deficit water gradient.

TABLA DE CONTENIDOS

| | |
|--|-----|
| Capítulo 1: INTRODUCCIÓN GENERAL..... | 1 |
| Bibliografía citada..... | 9 |
| Capítulo 2: CAMBIOS DE LA ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES LEÑOSAS COMO FACILITADORAS DE LA REGENERACIÓN, A LO LARGO DEL GRADIENTE DE DÉFICIT HÍDRICO..... | 14 |
| INTRODUCCIÓN..... | 14 |
| MATERIALES Y MÉTODOS..... | 18 |
| Muestreo a campo y datos para definir tipos funcionales. Procesamiento..... | 21 |
| RESULTADOS..... | 31 |
| Organización biológica de la comunidad leñosa. Índices comunitarios..... | 31 |
| Tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas..... | 35 |
| DISCUSIÓN..... | 45 |
| CONCLUSIONES..... | 49 |
| BIBLIOGRAFÍA CITADA..... | 50 |
| Capítulo 3: VARIACIÓN DE LA ASOCIACIÓN ESPACIAL CON LAS LEÑOSAS NODRIZAS EN EL GRADIENTE..... | 58 |
| INTRODUCCIÓN | 58 |
| MATERIALES Y MÉTODOS..... | 64 |
| Sitios de trabajo a campo..... | 65 |
| Muestreo a campo y datos para definir patrones de distribución y asociación espacial. Procesamiento..... | 66 |
| RESULTADOS..... | 70 |
| Distribución espacial..... | 70 |
| Asociación espacial..... | 75 |
| Banco de plántulas y juveniles..... | 78 |
| DISCUSIÓN..... | 79 |
| CONCLUSIONES..... | 84 |
| BIBLIOGRAFÍA CITADA..... | 86 |
| Capítulo 4: MECANISMOS DE REGENERACIÓN NATURAL DE <i>ASPIDOSPERMA QUEBRACHO-BLANCO</i> SCHLET. Y <i>PROSOPIS</i> <i>FLEXUOSA</i> L. EN UN GRADIENTE DE ESTRÉS HÍDRICO..... | 94 |
| INTRODUCCIÓN..... | 94 |
| MATERIALES Y MÉTODOS..... | 99 |
| Métodos estadísticos..... | 105 |
| RESULTADOS..... | 107 |
| Efecto de los sitios sobre la emergencia de plántulas..... | 107 |
| Análisis del efecto de los micrositos sobre la emergencia de plántulas, por sitio..... | 108 |
| <u>Colonia Alpina</u> | 108 |
| <u>Chancaní</u> | 110 |

| | |
|---|-----|
| <u>Quebracho de la Legua</u> | 110 |
| <u>Telteca</u> | 111 |
| Supervivencia de plántulas y juveniles. Efecto de los micrositos por sitio..... | 111 |
| <u>Colonia Alpina</u> | 111 |
| <u>Chancaní</u> | 112 |
| <u>Quebracho de la Legua</u> | 115 |
| <u>Telteca</u> | 116 |
| Efectos de los sitios sobre el crecimiento de plántulas y juveniles | 118 |
| Análisis del efecto de los micrositos sobre el crecimiento de plántulas y juveniles, por sitio..... | 121 |
| DISCUSIÓN..... | 127 |
| CONCLUSIONES..... | 134 |
| BIBLIOGRAFÍA CITADA..... | 135 |
| Capítulo 5: CONCLUSIONES GENERALES..... | 142 |
| NUEVAS LÍNEAS DE ESTUDIO..... | 145 |
| ANEXO..... | 147 |

LISTA DE TABLAS

CAPITULO 1

| | |
|---|---|
| Tabla 1.1. Características ambientales de los cuatro sitios de trabajo seleccionados..... | 6 |
|---|---|

CAPITULO 2

| | |
|---|----|
| Tabla 2.1. Caracterización de las especies leñosas que componen las comunidades de los cuatro sitios ubicados a lo largo del gradiente de déficit hídrico..... | 25 |
| Tabla 2.2. Valor categórico o binario asignado a los atributos de las especies leñosas..... | 30 |
| Tabla 2.3. Índices de similitud de Sorensen entre las comunidades de los sitios ubicados a lo largo del gradiente de déficit hídrico. Entre paréntesis se informa el número de especies en común..... | 33 |
| Tabla 2.4. Descripción de los tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas diferenciados por TWINSPAN..... | 38 |

CAPITULO 3

| | |
|---|----|
| Tabla 3.1. Variación de los índices medios de agregación (Ia) y cluster (v) para las poblaciones de juveniles de <i>A. quebracho-blanco</i> y <i>P. flexuosa</i> ; de los tipos de plantas potenciales nodrizas y de los vacíos en los cuatro sitios de trabajo..... | 73 |
| Tabla 3.2. Índices de asociación espacial promedio (Xp) y su valor de probabilidad asociado (Pa), entre de juveniles de <i>A. quebracho-blanco</i> y sus adultos conespecíficos, los tipos de plantas nodrizas y los vacíos, para cada sitio ubicado en la transecta regional..... | 76 |
| Tabla 3.3. Índices de asociación espacial promedio (Xp) y su valor de probabilidad asociado (Pa), entre de juveniles de <i>P. flexuosa</i> y sus adultos conespecíficos, los tipos de plantas nodrizas y los vacíos, para cada sitio ubicado en la transecta regional..... | 78 |

CAPITULO 4

| | |
|--|-----|
| Tabla 4.1. Radiación solar fotosintéticamente activa, incidente a nivel del suelo bajo cada tratamiento (en proporción sobre la medida a cielo abierto)..... | 101 |
| Tabla 4.2. Caracterización textural, orgánica y de macronutrientes de los suelos de los cuatro sitios de trabajo..... | 103 |
| Tabla 4.3. Caracterización de los años hidrológicos 2006-2007..... | 104 |
| Tabla 4.4. Efecto de los micrositios sobre la emergencia de las plántulas de <i>A. quebracho-blanco</i> y de <i>P. flexuosa</i> , en el primer y segundo año de experimento..... | 109 |
| Tabla 4.5. Efecto de micrositios por sitio sobre el crecimiento de plántulas y juveniles de <i>A. quebracho-blanco</i> | 123 |
| Tabla 4.6. Efecto de micrositios por sitio sobre el crecimiento de plántulas y juveniles de <i>P. flexuosa</i> | 124 |

ANEXO

| | |
|---|-----|
| Tabla 3.1. Planilla de <i>counts</i> para el tipo funcional árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos. Sitio Telteca. Cuadrado de censo 1..... | 148 |
| Tabla 3.2. Índices de distribución especial de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas. Colonia Alpina. Cuadrado de censo 1..... | 151 |
| Tabla 3.3. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los juveniles de <i>A. quebracho-blanco</i> . Colonia Alpina. Cuadrado de censo 1..... | 152 |
| Tabla 3.4. Índices de distribución espacial de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas. Colonia Alpina. Cuadrado de censo 2..... | 153 |
| Tabla 3.5. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los juveniles de <i>A. quebracho-blanco</i> . Colonia Alpina. Cuadrado de censo 2..... | 154 |
| Tabla 3.6. Índices de distribución espacial de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas. Reserva Chancaní. Cuadrado de censo 1..... | 155 |
| Tabla 3.7. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los juveniles de <i>A. quebracho-blanco</i> y <i>P. flexuosa</i> . Reserva Chancaní. Cuadrado de censo 1..... | 156 |
| Tabla 3.8. Índices de distribución espacial de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas. Reserva Chancaní. Cuadrado de censo 2..... | 158 |
| Tabla 3.9. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los juveniles de <i>A. quebracho-blanco</i> y <i>P. flexuosa</i> . Reserva Chancaní. Cuadrado de censo 3..... | 159 |
| Tabla 3.10. Índices de distribución espacial de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas. Reserva Chancaní. Cuadrado de censo 3..... | 161 |
| Tabla 3.11. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los juveniles de <i>A. quebracho-blanco</i> y <i>P. flexuosa</i> . Reserva Chancaní. Cuadrado de censo 3..... | 162 |
| Tabla 3.12. Índices de distribución espacial de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas. Reserva Quebracho de la Legua. Cuadrado de censo 1 | 164 |
| Tabla 3.13. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los juveniles de <i>A. quebracho-blanco</i> y <i>P. flexuosa</i> . Reserva Quebracho de la Legua. Cuadrado de censo 1..... | 165 |
| Tabla 3.14. Índices de distribución espacial de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas. Reserva Quebracho de la Legua. Cuadrado de censo 2 | 167 |
| Tabla 3.15. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los juveniles de <i>A. quebracho-blanco</i> y <i>P. flexuos</i> . Reserva Quebracho de la Legua. Cuadrado de censo 2..... | 168 |

| | |
|--|-----|
| Tabla 3.16. Índices de distribución espacial de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas. Reserva Quebracho de la Legua. Cuadrado de censo 3 | 170 |
| Tabla 3.17. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los juveniles de <i>A. quebracho-blanco</i> y <i>P. flexuosa</i> . Reserva Quebracho de la Legua. Cuadrado de censo 3..... | 171 |
| Tabla 3.18. Índices de distribución espacial de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas. Reserva Bosques de Telteca. Cuadrado de censo 1.... | 173 |
| Tabla 3.19. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los juveniles de <i>A. quebracho-blanco</i> y <i>P. flexuosa</i> . Reserva Bosques de Telteca. Cuadrado de censo 1..... | 174 |
| Tabla 3.20. Índices de distribución espacial de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas en la reserva Bosques de Telteca. Cuadrado de censo 2..... | 175 |
| Tabla 3.21. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los juveniles de <i>A. quebracho-blanco</i> y <i>P. flexuosa</i> en la reserva Bosques de Telteca. Cuadrado de censo 2..... | 176 |
| Tabla 3.22. Tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas en la reserva Bosques de Telteca. Cuadrado de censo 3. | 177 |
| Tabla 3.23. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los juveniles de <i>A. quebracho-blanco</i> y <i>P. flexuosa</i> . Reserva Bosques de Telteca. Cuadrado de censo 3..... | 178 |
| Tabla 4.1. Efecto de los micrositios y sitios sobre el potencial hídrico pre-alba de los juveniles de <i>A. quebracho-blanco</i> y <i>P. flexuosa</i> . Se informa valor medio, desvío estándar, máximo y mínimo..... | 181 |

LISTA DE FIGURAS

CAPITULO 1

| | |
|--|---|
| Fig. 1.1. Ubicación de los sitios de trabajo, en un gradiente de déficit hídrico semiárido-árido de Argentina..... | 4 |
|--|---|

CAPITULO 2

| | |
|---|----|
| Fig. 2.1. Variación de la abundancia de leñosas y de la riqueza específica de las comunidades leñosas en los cuatro sitios ubicados a lo largo del gradiente de déficit hídrico..... | 31 |
| Fig. 2.2. Variación de los índices de diversidad y equitatividad para las comunidades leñosas, en los cuatro sitios ubicados a lo largo del gradiente de déficit hídrico..... | 32 |
| Fig. 2.3. Curvas de rango abundancia de especies para los cuatro sitios ubicados a lo largo del gradiente de déficit hídrico..... | 34 |
| Fig. 2.4. Ordenamiento de las especies leñosas presentes en los cuatro sitios de trabajo (DCA) en función de la matriz atributos x especies..... | 36 |
| Fig. 2.5. Tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas definidos por TWINSPLAN..... | 37 |
| Fig. 2.6. Variación de la abundancia relativa de tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas en el gradiente de déficit hídrico..... | 40 |
| Fig. 2.7. Cambios en la abundancia relativa de las distintas (A) formas de crecimiento y bioformas de las especies leñosas, incluidas en las comunidades de los cuatro sitios ubicados en el gradiente de déficit hídrico estudiado..... | 41 |
| Fig. 2.8. Variación de la abundancia relativa de los grupos de especies con hojas de diferentes (A) longitudes de vida, (B) tamaño de lámina y (C) consistencia, incluidas en las comunidades de los cuatro sitios ubicados en un gradiente de déficit hídrico..... | 42 |
| Fig. 2.9. Perfil multivariado de la matriz atributos x sitio..... | 43 |
| Fig. 2.10. Ordenamiento de las comunidades de los cuatro sitios de trabajo, en función de la matriz atributos x sitio..... | 44 |
| Fig. 2.11. Análisis de componentes principales de la matriz atributos x sitios transpuesta..... | 45 |

CAPITULO 3

| | |
|--|----|
| Fig. 3.1. Mapas de distribución espacial de los individuos juveniles de <i>A. quebracho-blanco</i> en los diferentes sitios de muestreo localizados a lo largo de un gradiente de déficit hídrico..... | 71 |
| Fig. 3.2. Mapas de distribución espacial de los individuos juveniles de <i>P. flexuosa</i> en los diferentes sitios de muestreo localizados a lo largo de un gradiente de déficit hídrico..... | 72 |

| | |
|--|----|
| Fig. 3.3. Variación de los índices de asociación espacial promedio de los juveniles de <i>A. quebracho-blanco</i> y <i>P. flexuosa</i> con las plantas leñosas en comparación con los vacíos o micrositos a cielo abierto..... | 75 |
| Fig. 3.4. Variación de la abundancia (A) y altura media (B) del banco de individuos que constituyen juveniles de <i>A. quebracho-blanco</i> y <i>P. flexuosa</i> a lo largo de un gradiente de déficit hídrico..... | 80 |

CAPITULO 4

| | |
|---|-----|
| Fig. 4.1. Emergencia relativa media (y desvío estándar) de las plántulas de <i>A. quebracho-blanco</i> y de <i>P. flexuosa</i> , en el primer y segundo año de experimento (2006 y 2007, respectivamente), según el gradiente de precipitaciones acumuladas registradas en ambos años de trabajo..... | 107 |
| Fig. 4.2. Variación en el tiempo del número de plántulas supervivientes de <i>A. quebracho-blanco</i> en los micrositos experimentales de Colonia Alpina..... | 112 |
| Fig. 4.3. Variación en el tiempo del número de plántulas supervivientes de <i>A. quebracho-blanco</i> en los micrositos experimentales de Chancaní..... | 113 |
| Fig. 4.4. Variación en el tiempo del número de plántulas supervivientes de <i>P. flexuosa</i> en los micrositos experimentales de Chancaní, año (A) 2006 y (B) 2007..... | 114 |
| Fig. 4.5. Supervivencia relativa de plántulas y juveniles de <i>A. quebracho-blanco</i> en los micrositos experimentales de Quebracho de la Legua..... | 115 |
| Fig. 4.6. Variación de la abundancia relativa de juveniles supervivientes de <i>P. flexuosa</i> en los micrositos experimentales de Quebracho de la Legua, año (A) 2006 y (B) 2007..... | 117 |
| Fig. 4.7. Supervivencia relativa de juveniles de <i>P. flexuosa</i> en los micrositos experimentales de Telteca, año 2007..... | 118 |
| Fig. 4.8. Variación de la biomasa aérea media de las plántulas y juveniles (media y desvío estándar) de <i>A. quebracho-blanco</i> y <i>P. flexuosa</i> en el gradiente de precipitaciones..... | 119 |
| Fig. 4.9. Variación de la altura de la parte aérea de las plántulas y juveniles (media y desvío estándar) de <i>A. quebracho-blanco</i> y <i>P. flexuosa</i> en el gradiente de precipitaciones..... | 120 |
| Fig. 4.10. Variación del peso específico de la parte aérea de las plántulas y juveniles (media y desvío estándar) de <i>A. quebracho-blanco</i> y <i>P. flexuosa</i> en el gradiente de precipitaciones..... | 120 |
| Fig. 4.11. Variación del peso específico de la raíz principal de plántulas y juveniles (media y desvío estándar) de <i>A. quebracho-blanco</i> y <i>P. flexuosa</i> en el gradiente de precipitaciones..... | 121 |

ANEXO

| | |
|--|-----|
| Fig. 4.1. Lluvias diarias ocurridas en el sitio Colonia Alpina durante el año de control del experimento de nodricismo de <i>A. quebracho-blanco</i> | 179 |
| Fig. 4.2. Lluvias diarias ocurridas en el sitio Chancaní, durante el año 2006..... | 179 |
| Fig. 4.3. Lluvias diarias ocurridas en el sitio Chancaní, durante el año 2007..... | 180 |
| Fig. 4.4. Lluvias diarias ocurridas en el sitio Telteca, durante el año 2007..... | 180 |

INTRODUCCIÓN GENERAL

En las zonas áridas y semiáridas, el estrés hídrico, entre otros factores, compromete en gran medida la regeneración natural de la vegetación (Callaway, 1995; Squeo *et al.*, 1999; Kitzberger *et al.*, 2000; Yates y Broadhurst, 2002). Las altas temperaturas y especialmente, la heterogeneidad espacial y temporal en la ocurrencia de lluvias (Noy-Meir, 1973; Holmgren y Scheffer, 2001; Holmgren *et al.*, 2006), obstaculizan el éxito de algunas de las etapas de los procesos demográficos (Walker, 1993; Watson *et al.*, 1996). Para el reclutamiento de nuevos individuos, se citan a las fases de germinación y establecimiento de plántulas como las más vulnerables y dependientes de condiciones ambientales específicas, especialmente de la oferta de microhábitats con disponibilidad de humedad (Watson *et al.*, 1997; Marañón *et al.*, 2004; Daniels y Veblen, 2004). En el caso de las especies leñosas, otro hecho que dificulta la regeneración natural, es la pobre persistencia de semillas sobre el suelo, que no llegan a formar un banco de semillas, debido a la intensa herbivoría asociada a la dispersión secundaria de las mismas (Campos y Ojeda, 1997; Villagra *et al.*, 2002; Gianonni *et al.*, 2005). A esto se le suma una restringida oferta de sitios seguros (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet *et al.* 1991; Wiegand *et al.*, 2005). Existen evidencias de que en ambientes de alto estrés físico, el establecimiento y supervivencia de nuevas plantas estaría asegurado por la cobertura protectora de otras plantas adultas, fenómeno conocido como facilitación.

La facilitación se genera cuando las plantas adultas mejoran la posibilidad de otras para establecerse, sobrevivir y crecer bajo su canopeo o cobertura. Cuando esta relación se establece entre el adulto de una especie y el juvenil de otra se denomina “nodricismo” (Niering *et al.*; 1963; Turner *et al.*; 1966; Turner *et al.*, 1969), papel que cumplen árboles y arbustos, principalmente (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). Existe abundante evidencia de esta relación positiva entre las plantas nodrizas y las plántulas y juveniles que logran establecerse (Marañón *et al.*, 2004; Arrieta y Suárez, 2005; Acuña Rodríguez *et al.*, 2006;

Drezner, 2006) y permanecer largo tiempo asociados a estas, formando bancos de nuevas plantas bajo su cobertura (Barchuk y Díaz, 1999; Barchuk y Carranza, 2000; Barchuk *et al.* 2005).

Como factor que estructura las comunidades vegetales, se reporta una importancia creciente de la facilitación con el aumento del estrés ambiental y de la competencia hacia ambientes con mayor oferta de recursos (Bertness y Callaway, 1994; Callaway y Walker, 1997), por lo que sería esperable que la regeneración sea más importante bajo la cobertura de las plantas nodrizas en regiones de alto déficit hídrico. Esto plantea una postura controversial frente a la evidencia que señala que aún en ambientes ricos en recursos, la regeneración se presenta dependiente del comensalismo con la planta beneficiadora (Pugnaire y Lázaro, 2000; Perroni Ventura, 2007) y que, en ambientes de alta restricción en recursos, la regeneración se ve limitada, aún en asociación con plantas nodrizas (Kitzberger *et al.*, 2000).

Existen evidencias de que las fluctuaciones temporales de las condiciones ambientales en las regiones semiáridas y áridas, en particular la disponibilidad de agua libre para el crecimiento, haría variar el balance entre facilitación y competencia (Fowler, 1986; Callaway, 1995; Callaway, 1997; Holmgren *et al.*, 1997; Marone *et al.*, 2000; Flores y Jurado, 2003; Barchuk *et al.*, 2005; Jones y Callaway, 2007), por lo que en años secos, la presencia de nodrizas podría no ser suficiente para asegurar la regeneración; mas bien, interferiría con el establecimiento de nuevas plantas. Así, evidencia más reciente señala que en ambientes de alto estrés hídrico, el efecto de las plantas nodrizas no alcanzaría para asegurar la regeneración natural si no está acompañada de lluvias biológicamente significativas (Kitzberger *et al.*, 2000; Barchuk *et al.*, 2005). Esta aparente oposición en la generación de conocimientos podría deberse a varios factores. El primero, la escala de trabajo o dimensión del gradiente estudiado. Muchos experimentos que ponen a prueba la hipótesis del gradiente de estrés han sido realizados: en transectas locales (Franco y Nobel, 1989; Greenlee y Callaway, 1996; Pugnaire y Lázaro, 2000; Aguiar *et al.*, 1996; Dormann y Broker, 2002) o sobre gradientes que consideran la variación de un simple factor ambiental entre pares de especies (McAuliffe, 1986; Drezner, 2006), que no siempre

incluyen la variación de la intensidad de la interacción a lo largo del gradiente o la pertenencia de los pares o grupos de especies, a estrategias adaptativas que les permite sobrevivir y crecer en estas regiones, de manera diferencial. Así, Maestre *et al.* (2009) aseguran que el resultado de la interacción de facilitación y competencia varia si una de las especies del par considerado es tolerante al estrés, lo que la pone en ventaja comparativa frente a una especie competitiva en estos ambientes. Por otra parte, es necesario testear el efecto de la facilitación sobre distintos procesos biológicos de las plantas beneficiadas (supervivencia y crecimiento, por ejemplo) para tener clara idea de su importancia sobre el éxito de establecimiento (Haswell y Facelli, 2003; Holmgren *et al.* 1997).

Contar con una transecta regional de adecuada extensión en el espacio; trabajar sobre un gradiente complejo, como lo representa la variación del déficit hídrico a nivel regional y; valorar la interacción entre tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas y plantas beneficiadas, pertenecientes a diferentes estrategias de supervivencia, posibilitará poner a prueba estas ideas y encontrar evidencias que permitan ampliar el marco general conceptual sobre la hipótesis del gradiente de estrés y, el balance entre facilitación y competencia. Estas ideas contribuirían a prever las consecuencias del cambio climático sobre la regeneración natural de la vegetación de las zonas áridas.

En la región central del país, existe un marcado gradiente de deficiencia hídrica, desde un clima semiárido al Sudoeste de la provincia de Santiago del Estero a uno árido en el Noreste de Mendoza (Fig. 1.1). Tal transición climática se establece entre las provincias biogeográficas Chaqueña y Monte (Cabrera, 1976) y es evidenciada por una reducción en la complejidad estructural de la vegetación (Cabido *et al.*, 1993). En correspondencia a otros gradientes climáticos similares, se observa una fuerte reducción de la abundancia de árboles e incremento de arbustos o estructura multitallares (Money y Dunn, 1970), ó reemplazo de mesofanerófitas por micro y nanofanerófitas (Cabido *et al.* 1993) y, cambio de estrategia foliar desde perennifolias a caducifolias y desde caducifolias mesófilas a perennifolias micrófilas, como respuesta al aumento del déficit hídrico (Money y Kummerow, 1971; Cabido *et al.* 1993; Cabrera, 2002).



Fig. 1.1. Ubicación de los sitios de trabajo, donde se realizaron las observaciones y experimentos de esta tesis, en un gradiente de déficit hídrico semiárido-árido de Argentina (Tomado de: Google Earth)

La dominante fisonómica de la porción menos árida del gradiente considerado es *Aspidosperma quebracho-blanco*, una especie arbórea, perennifolia, esclerófila, mesófila, que habita en una región que presenta un amplio rango de precipitaciones (Región Chaqueña subhúmeda, semiárida y árida, 200 - 1200 mm al año) (Morello *et al.*, 1977; Cabrera, 1971; Barchuk y Valiente-Banuet, 2006). *Prosopis flexuosa*, caducifolia, forma bosques mono o bi-específicos en la provincia fitogeográfica del Monte en un amplio gradiente latitudinal desde los 25 a 30 ° L.S. (Morello, 1958, Cony, 1993) o en bosques tipo edáfico azonales (Villagra *et al.*, 2004). Estos y otros autores sitúan esta especie, además en galerías de ríos permanentes y temporarios; en las llanuras de San Juan y Mendoza, de hasta 1200 m.s.n.m., donde disponga de agua freática y; en los bosques pampeanos acompañando a *P. caldenia* (Cony, 1993; Roig, 1993).

Existen evidencias de que la plasticidad en ángulos foliares y la esclerofilia en los adultos de *A. quebracho blanco* (Barchuk y Valiente-Banuet, 2006) y las asociaciones espaciales y las relaciones de facilitación que plántulas y juveniles establezcan con los adultos conespecíficos y los de otras leñosas permiten a esta especie habitar hacia extremos más áridos de su distribución geográfica (Barchuk *et al.*, 2005). Al respecto, se señala que la facilitación permite el establecimiento de las nuevas plantas y la formación de bancos de

plántulas y juveniles de larga persistencia, bajo la cobertura de árboles y arbustos (Barchuk & Díaz 1999; Barchuk & Carranza 2000) y que el principal mecanismo de nodricismo asociado a su supervivencia es la sombra provista por las plantas nodrizas (Barchuk *et al.*, 2005), agrupadas en distintos tipos funcionales según la estructura de canopeo y la estrategia foliar de las mismas (Barchuk *et al.*, 2008).

Tanto *A. quebracho-blanco* como *P. flexuosa* tienen una distribución amplia en regiones que tienen como factor limitante el déficit hídrico. Se postula que la importancia de la relación de facilitación aumenta en importancia a medida que se incrementa el estrés del ambiente físico, en un gradiente ambiental considerado, según predice la teoría de Bertness y Callaway (1994), en este caso, hacia el extremo más árido. Si bien existen antecedentes que señalan que el nodricismo asegura la regeneración natural en la región del Chaco Árido (Barchuk y Díaz, 2000; Barchuk *et al.*, 2005; 2008), se desconoce si esta relación se mantiene en un amplio gradiente regional de precipitaciones y de déficit hídrico. Se sabe que la disponibilidad del recurso hídrico cambia a lo largo de un gradiente espacial representado por una transecta regional que abarca el Chaco semiárido, el Chaco árido y el Monte.

En esta tesis se ponen a prueba tres grupos de hipótesis, en tres capítulos diferentes. Para ello, fue fundamental seleccionar un gradiente ambiental, a lo largo de una transecta regional. El gradiente cubre una disminución longitudinal de sus precipitaciones medias históricas, desde los 920 a los 100 mm/año y un creciente déficit hídrico entre sus extremos. Presente en la región central del país, permitió localizar cuatro lugares de trabajo, donde se encuentran bosques primarios o secundarios en buen estado, que no presentan el efecto de disturbios severos, uso reciente, ni particularidades geomorfológicas ni edáficas. Resultaron así seleccionadas tres reservas naturales en las provincias de Córdoba, San Luis y Mendoza y, un área protegida dentro de un establecimiento privado en Santiago del Estero que mostraron diferencias evidentes en la estructura física de su vegetación (Tabla 1.1).

Tabla 1.1. Características ambientales de los cuatro sitios de trabajo seleccionados sobre una transecta regional que representa un gradiente de precipitaciones y déficit hídrico

| Sitio | Zona rural de Colonia Alpina (provincia de Santiago del Estero) | Reserva Forestal Chancaní (provincia de Córdoba) | Reserva Quebracho de la Legua (provincia de San Luis) | Reserva Florística y Faunística Bosques de Telteca (provincia de Mendoza) |
|---|---|--|---|---|
| Ubicación geográfica | 29°57'07,56" L.S.; 62°10'23,3" L.O. | 31°23'42,93 L.S.; 65°28'14,63 L.O | 32°22'01,64" L.S.; 66°55'13,09" L.O. | 32°23'03,33" L.S. 68°03'12,33" L.O. |
| Tipo de vegetación | Bosque secundario de <i>A. quebracho-blanco</i> | Bosque de <i>A. quebracho-blanco</i> | Bosque de <i>A. quebracho-blanco</i> | Bosques de <i>P. flexuosa</i> |
| Clima | Sub-húmedo | Semidesértico | Árido estepario | Árido estepario o desértico |
| Precipitaciones medias (mm/año) | 920 (1) | 500 (5) | 200 a 300 (8) | 150 (10) |
| Temperatura media anual (°C) | 20°C | 18,2°C (6) | 18°C | 18°C |
| Tipo de suelos | Molisoles, francos a franco-limosos (2) | Entisoles, franco arenosos a franco-arcillosos (7) | Aridisoles calciortides típicos (9) | Aridisoles de textura arenosa (11) |
| Déficit hídrico (mm/año) | 100 (3) | Entre 400 y 500 (3) | 550 (3) | 800 (3) |
| Longitud estación seca (meses/año) | 3 a 5 (4) | 7 a 8 (4) | 9 a 10 (4) | 9 a 12 (4) |

Referencias bibliográficas de los datos suministrados: 1) datos registrados en el establecimiento, no publicados; 2) Vargas Gil, 1990; 3) Burgos y Vidal, 1951; 4) Torres Guevara, 2008; 5) Capitanelli, 1979; (6) Cabido *et al.*, 1993; 7) Jarsun *et al.* (1989); 8) Del Vitto *et al.*, 1994; 9) Universidad de La Punta, 2001; 10) Estrella *et al.*, 1979; 11) Abraham, 2000.

En el Capítulo 2, “Cambios de la estructura de las comunidades leñosas como facilitadoras de la regeneración, a lo largo del gradiente de déficit hídrico”, se estudian comparativamente las estructuras de las comunidades leñosas de los cuatro sitios de trabajo a lo largo del gradiente de déficit hídrico definido. Las preguntas a responder son: ¿en qué medida cambian las comunidades vegetales y en especial los tipos funcionales de plantas conforme incrementa el estrés hídrico a escala regional? Y especialmente, ¿existe variabilidad en los tipos funcionales de plantas en cuanto a su papel como potenciales nodrizas en zonas semiáridas-áridas?

Se plantea como hipótesis que:

- 1- A medida que aumenta el déficit hídrico varían los tipos funcionales de las especies que brindan sombra protectora, caracterizadas como potencialmente nodrizas, bajo la cual se regenerarían *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*. Se espera que en los cuatro sitios ubicados en un amplio gradiente regional de déficit hídrico, en el semiárido-árido, existan diferentes tipos funcionales de plantas caracterizados como candidatas a nodrizas asociados al sitio.

Se describen las estructuras de las comunidades vegetales de los cuatro sitios de trabajo, ubicadas a lo largo del gradiente de déficit hídrico establecido. En primer lugar, se comparan las organizaciones de las comunidades a través de atributos florísticos y luego, se generan grupos de especies en base a caracteres morfo-fisiológicos blandos, para constituir tipos funcionales de plantas. Los principales caracteres utilizados son las estrategias foliares, formas de crecimiento y bioformas.

En el Capítulo 3: “Variación de la asociación espacial con las leñosas nodrizas en el gradiente”, se estudian la ocurrencia de bancos de juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* y las posibles asociaciones espaciales entre estos y los adultos conespecíficos y con los de los tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas, definidos en el capítulo 1, en los cuatro sitios de trabajo a lo largo del gradiente de déficit hídrico.

Los interrogantes a responder son: ¿los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* se establecen en asociación con sus adultos o con leñosas conglomeradas en tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas, en todo el gradiente semiárido-árido bajo estudio? ¿Cambia la intensidad de asociación a lo largo del gradiente planteado? ¿Difieren la densidad poblacional y el tamaño medio individual, de los bancos de juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*?

Las hipótesis planteadas son:

- 1- Los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* se asocian a todos los tipos funcionales de plantas leñosas candidatas a nodrizas, a una escala que se corresponde con el tamaño medio de la canopia de estas plantas, en todo el gradiente de déficit hídrico semiárido-árido. Se espera que la asociación espacial de los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* se evidencie en todo el gradiente de déficit hídrico considerado.
- 2- La intensidad y la identidad funcional de la asociación espacial entre especie arbórea y nodrizas, cambia en el gradiente de déficit hídrico. En el caso de *A. quebracho-blanco* se espera que la asociación espacial con plantas nodrizas sea más intensa en la porción más árida de la transecta. Para *P. flexuosa*, se espera que la asociación sea más laxa que la que se da entre *A. quebracho-blanco* y sus nodrizas.
- 3- La regeneración natural de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*, se encuentra más limitada hacia el extremo más árido del gradiente de déficit hídrico. La densidad y el tamaño medio individual en los bancos de plántulas y juveniles de ambas especies, será menor en la zona más árida.

En el Capítulo 4, “Mecanismos de regeneración natural de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* en un gradiente de estrés hídrico”, se analizan experimentalmente, en cada sitio del gradiente semiárido-árido, los efectos de las leñosas (especialmente los arbustos) sobre la supervivencia y crecimiento de plántulas y juveniles de ambas especies arbóreas

estudiadas. Las preguntas a responder son: ¿se mantiene la relación de facilitación en todo el gradiente? Si existe facilitación ¿cambia la intensidad de la facilitación en el gradiente considerado? ¿La sombra es siempre el principal mecanismo a través del cual, las plantas nodrizas mejoran las condiciones de supervivencia y crecimiento de plántulas y juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*? Se postula que:

- 1- Tanto *A. quebracho-blanco* como *P. flexuosa* requieren de la facilitación para el establecimiento inicial. La facilitación se mantiene en todo el gradiente de déficit hídrico y aumenta en intensidad a medida que crece el estrés hídrico.
- 2- La supervivencia y crecimiento de plántulas y juveniles de *A. quebracho-blanco* y de *P. flexuosa* son mayores bajo la sombra de plantas nodrizas en todo el gradiente de déficit hídrico en estudio.

Los conocimientos anteriores generados a partir del estudio en una transecta fitogeográfica de deficiencia hídrica, permitirán construir un modelo conceptual general acerca de la importancia de la facilitación en la regeneración natural de las arbóreas de distinta estrategia foliar. Estos podrán ser utilizados para proponer normas de manejo sustentable en sistemas semiáridos y áridos, que permitan la conservación y la recuperación ecológica de la estructura de los bosques. También aportarán conocimientos para la formulación de modelos predictivos de los efectos de las perturbaciones y del cambio climático en dichos ecosistemas.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Abraham E. M. 2000 Geomorfología de la provincia de Mendoza. En: Abraham, E. M. y Martinez F. M. (ed.). Argentina. Recursos y problemas ambientales de las zonas áridas. Primera parte: provincias de Mendoza, San Juan y La Rioja. Tomo I: Caracterización Ambiental. GTZ, IDR (Univ. Granada), IADIZA, SDSYPA. Argentina 29 (48): 144pp.
- Acuña-Rodríguez I. S., Cavieres L. A. and Gianoli E. 2006. Nurse effect in seedling establishment: facilitation and tolerance to damage in the Andes of central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 329-336.
- Aguiar M. R.; Paruelo J. M., Sala O. E. and Lauenroth W. 1996. Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: An example from the Patagonian steppe. *Journal of Vegetation Science* 7: 381-390.

- Arrieta S. and Suarez F. 2005. Spatial patterns of seedling emergence and survival as a critical phase in holly (*Ilex aquifolium* L.) woodland recruitment in Central Spain. *Forest Ecology and Management* 205: 267–282
- Barchuk A. H. and Díaz M. P. 1999. Regeneration and structure of *Aspidosperma quebracho-blanco* Schl. in the Arid Chaco (Córdoba, Argentina). *Forest Ecology and Management*, 118: 31-36.
- Barchuk A. y Carranza C. 2000. Plantas nodrizas en el establecimiento de *Prosopis flexuosa* en el Chaco árido. Reunión Nacional del Algarrobo. III Reunión Nacional de la Asociación Argentina de *Prosopis*. Mendoza: 54.
- Barchuk A. H.; Valiente-Banuet A. and M. P. Díaz. 2005. Effects of shrubs and seasonal variability of rainfall on the establishment of *Aspidosperma quebracho-blanco* in two edaphically contrasting environments. *Austral Ecology* 30: 695- 705.
- Barchuk A. H. and Valiente-Banuet A. 2006. Comparative analysis of leaf angles and sclerophylly of *Aspidosperma quebracho-blanco* in a geographical gradient of water deficit. *Austral Ecology* 31: 882-891.
- Barchuk A. H., Iglesias M .R. & Boetto M. N. 2008. Spatial association of *Aspidosperma quebracho-blanco* with shrubs and conspecific adults in the Arid Chaco, Argentina. *Austral Ecology* 33: 775–783.
- Bertness M. D. y Callaway R. M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193
- Burgos J. J. y A. Vidal. 1951. Los climas de la República Argentina según la nueva clasificación de Thornthwite. *Meteoros* 1(1): 3- 32.
- Cabido M., González C., Acosta A. and Díaz S. 1993. Vegetation changes along a precipitation gradient in Central Argentina. *Vegetatio* 109: 5-14.
- Cabrera A. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica XIV* (1- 2): 1- 43.
- Cabrera A. 1976. regiones fitogeográficas argentinas. En: *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería. Tomo II. Fascículo 1. ACME. Buenos Aires. Pp 1- 85.*
- Cabrera H. M. 2002. Respuestas ecofisiológicas de plantas en ecosistemas de zonas con clima mediterráneo y ambientes de altamontaña. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 625- 637.
- Callaway R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306 – 349.
- Callaway R. M. 1997. Positive interactions in plant communities and the individualistic – continuum concept. *Oecologia* 112: 143- 149.
- Callaway R. M. and Walker L. R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78 (7): 1958- 1967.
- Campos C. M. and Ojeda R. 1997. Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina. *Journal of Arid Enviroments* 35: 707- 714.
- Capitanelli R. 1979. Clima. En: *Geografía Física de la Provincia de Córdoba* (eds. Vázquez J., Miatello R. y Roque M.), *Boldt, Buenos Aires, pp 45- 138.*
- Cony M. 1993. Programa de conservación y mejoramiento de especies del género *Prosopis* en la Provincia fitogeográfica del Monte, Argentina, Argentina. *Convenio CIID-IADIZA. En: Contribuciones mendocinas a la Quinta Reunión Regional para América Latina y El Caribe de la Red de Forestación del CIID. Conservación y mejoramiento de*

- especies del género *Prosopis*. Editores: IADIZA (Unidades de Botánica y Fisiología Vegetal), Mendoza, República Argentina. 38- 72.
- Daniels L. D. and Veblen T. bT. 2004. Spatiotemporal influences of climate on altitudinal treeline in Northern Patagonia. *Ecology* 85 (5): 1284– 1296.
- Del Vitto L. A., Petenatti E. M., Nellar M. M. y Petenatti M. E. 1994. Las áreas naturales protegidas de San Luis, Argentina. *Multequina* 3: 141- 156.
- Drezner T. D. 2006. Plant facilitation in extreme environments: The non-random distribution of saguaro cacto (*Carnegiea gigantean*) under their nurse associates and the relationship to nurse architecture. *Journal of Arid Envrinments* 65: 46- 61.
- Dormann C. F. and Brooker, R. W. 2002. Facilitation and competition in the high Arctic: the importance of the experimental approach. *Acta Oecologica* 23: 297–301.
- Estrella H. A., Heras V. A. y Guzzeta V. A. 1979. Registro de elementos climáticos en areas críticas de la provincia de Mendoza. Instituto Argentino de Investigaciones en Zonas Áridas (Argentina). Cuaderno Técnico 1-79: 49-71.
- Fowler N. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 89–110.
- Flores J. and Jurado E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14 (6): 911- 916.
- Franco A. C. and Nobel P. S. 1989. Effect of nurse plants om the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870- 886.
- Franco-Pizaña J., Fulbright T. E. and Gardiner D. T. 1995. Spatial relations between shrubs and *Prosopis glandulosa* canopies. *Journal of Vegetation Science* 6: 73- 78.
- Gianonni S. M.; Borghi C. E.; Dacar M. and Campos C. M. 2005. Main food categories in diets of sigmodontine rodents in the Monte (Argentina). *Mastozoología Neotropical* 12 (2): 181- 187.
- Greenlee J. and Callaway R. M. 1996. Effects of abiotic stress on the relative importance of interference and facilitation. *American Naturalist* 148, 386–96.
- Haswell G. T. and Facelli J. M. 2003. Differing effects of shade-induced facilitation on growth and survival during the establishment of a Chenopod shrub. *Journal of Ecology* 91: 941–950.
- Holmgren M., Scheffer M. and Huston M. A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78:1966-1975.
- Holmgren M. and Scheffer M. 2001. El Niño as a window of opportunity for the restoration of degraded arid ecosystems. *Ecosystems* 4: 151– 159.
- Holmgren M., Stapp P., Dickman C. R., Gracia C., Graham S., Gutierrez J. R., Hice C., Jaksic F., Kelt D. A., Letnic M., Lima M., López B. C., Meserve P. L., Milstead W. B., Polis G. A., Previtali M. A., Richter M., Sabaté S. and Squeo F. A. 2006. A synthesis of ENSO effects on drylands in Australia, North America and South America. *Advances in Geosciences* 6: 69– 72.
- Jarsun B.; Gorgas J., Zamora E. y Lovera E. 1989. Atlas de suelos de la República Argentina. Sector Provincia de Córdoba. Convenio INTA-PNUD. Córdoba, Argentina. 750 pp.
- Jones C. G. and Callaway R. M. 2007. The third party. *Journal of Vegetation Science* 18: 771- 776.
- Kitzberger T., Steinaker D. and Verlen T. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81: 1914 - 1924.
- Maestre F. T.; Callaway R. M.; Valladares F. and Lortie C. J. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of*

- Ecology 97: 199–205. Publicado en Internet, disponible en: doi: 10.1111/j.1365-2745.20-08.01476.x Activo: marzo 2010.
- Marañón T.; Camarero J. J.; Castro J.; Díaz M.; Espelta J. M.; Hampe A.; Jornado P.; Valladares F.; Verdú M. y Zamora R. 2004. Heterogenidad ambiental y nicho de regeneración. En: Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Valladares F. (ed.). Ministerio de Ambiente EGRAF, Madrid: 69- 99.
- Marone L.; Horno M. E. and González del Solar R. 2000. Post-dispersal fate of seeds in the Monte desert of Argentina: patterns of germination in successive wet and dry years. *Journal of Ecology* 88: 940- 949.
- McAuliffe J.R. 1986. Herbivore-limited establishment of a Sonoran desert tree, *Cercidium microphyllum*. *Ecology* 67 (1): 276- 280.
- Mooney H. A. and Dunn E. L. 1970. Photosynthetic systems of mediterranean-climate shrubs and trees of California and Chile. *American Naturalist* 104: 447- 453.
- Mooney HA and Kummerow J. 1971. The comparative water economy of representative evergreen sclerophyll and drought deciduous shrubs of Chile. *Bot Gaz* 132: 245- 252.
- Morello J. 1958. La provincia fitogeográfica del Monte. *Opera lilloana* 2: 5- 115.
- Morello J., Sancholuz L. y Blanco C. 1977. Estudio macroecológico de los Llanos de La Rioja. *Idia* 34: 242– 248.
- Niering W. A., Whittaker R. H. and Lowe C. H. 1963. The Saguaro: A population in relation to environment. *Science* 142: 15-23.
- Noy-Meir I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual review of Ecology and Systematics* 4: 25- 51.
- Perroni Ventura Y. 2007. Islas de fertilidad en un ecosistema semiárido: nutrientes en el suelo y su relación con la diversidad vegetal. Tesis doctoral. Publicado en Internet, disponible en: <http://148.226.9.79:8080/dspace/bitstream/123456789/3989/3/24-845.pdf>. Activo: marzo 2010.
- Pugnaire F.I. and Lázaro R. 2000. Seed bank and understory species composition in a semiarid environment: the effect of shrub age and rainfall. *Annals of Botany* 86: 807- 813.
- Roig F. A. 1993. Informe nacional para la selección de germoplasma de especies de *Prosopis* de la República Argentina. Contribuciones mendocinas a la Quinta Reunión Regional para América Latina y El Caribe de la Red de Forestación del CIID. Conservación y mejoramiento de especies del género *Prosopis*. Editores: IADIZA (Unidades de Botánica y Fisiología Vegetal), Mendoza, República Argentina: 1- 37.
- Squeo F. A.; Olivares N.; Olivares S.; Pollastri A.; Aguirre E.; Aravena R.; Jorquera C. y Ehleringer J. R. 1999. Grupos funcionales en arbustos desérticos del Norte de Chile, definidos sobre la base de las fuentes de agua utilizadas. *Gayana Bot.* 56 (1): 1- 15.
- Torres Guevara J. 2008. Ecosistemas áridos, semiáridos y subhúmedos secos de América Latina: conceptos y recursos naturales. CIZA- UNALM. Publicado en Internet. Disponible en: http://www.accionporlatierra.cl/accionporlatierra/publico/ftp/archivo-/zonas_aridas_al_jtorres_mmendoza.pdf. Activo: agosto 2009.
- Turner R. M.; Alcorn S. M. and Booth J. A. 1966. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Bot. Gaz.* 127: 95- 102.
- Turner R. M.; Alcorn S. M. and Olin G. 1969. Mortality of transplanted saguaro seedling. *Ecology* 50: 835- 844.

- Universidad de La Punta. 2001. Atlas geográfico digital de San Luis. Mapas interactivos. Publicado en internet, disponible en: <http://www.atlasdesanluis.edu.ar/ASLasp/paginas/MapasImp.asp> . Suelos. Activo: julio 2009.
- Valiente-Banuet A.; Bolongaro-Crevenna A.; Briones O.; Ezcurra E.; Rosas M.; Nuñez H.; Barnard G. and Vazquez E. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2: 15 – 20.
- Valiente-Banuet A. and Ezcurra E. 1991. Shade as cause of association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961 - 971.
- Vargas Gil J. R. 1990. Provincia de Santiago del Estero. En: S.A.G. y P. PNUD ARG 85/019, INTA CIRN, Atlas de Suelos de la República Argentina. Tomo II. Buenos Aires: 99- 558.
- Villagra P. E.; Marone L. and Cony M. A. 2002. Mechanisms affecting the fate of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae, Mimosoideae) seeds during early secondary dispersal in the Monte Desert, Argentina. *Austral-Ecology* 27 (4): 416-421.
- Villagra P. E.; Cony M. A.; Mantován N. G. Rossi B. E.; González Loyarte M. M.; Villalba R. y Marone L. 2004. Ecología y manejo de los algarrobales de la Provincia Fitogeográfica del Monte. En: Arturi M. F., Frangi J. L. y Goya J. F (eds.). *Ecología y manejo de bosques nativos de Argentina*. Universidad Nacional de La Plata, La Plata: 1-32.
- Walker B. H. 1993. Rangeland ecology: understanding and managing change. *Ambio* 22: 80–87.
- Watson I. W., Burnside D. G. and Holm A. Mc R. 1996. Event-drive or continuous; wich is the better model for managers? *Rangel. J.* 18 (2): 351- 369.
- Watson I. W., M. Westoby and Holm A. Mc R. 1997. Demography of two shrub species from an arid grazed ecosystem in Western Australia 1983-93. *Journal of Ecology* 85: 815- 832.
- Wiegand K.; Ward D. and Saltz D. 2005. Multi-scale patterns and bush encroachment in an arid savanna with a shallow soil layer. *Journal of Vegetation Science* 16: 311- 320.
- Yates C. and Broadhurst L. M. 2002. Assessing limitations on population growth in two critically endangered *Acacia* taxa. *Biological Conservation* 108: 13–26.

CAMBIOS DE LA ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES LEÑOSAS COMO FACILITADORAS DE LA REGENERACIÓN, A LO LARGO DEL GRADIENTE DE DÉFICIT HÍDRICO.

INTRODUCCIÓN

Las especies leñosas que componen las comunidades de las regiones semiáridas y áridas, contribuyen a la construcción del nicho regenerativo de otras plantas (Grubb, 1977), ya que facilitan el establecimiento de la vegetación circundante (Franco Pizaña *et al.*, 1995; Pugnaire y Lázaro, 2000; Kefi *et al.*, 2007), modificando las condiciones ambientales bajo su cobertura. Así, pueden mejorar la oportunidad de supervivencia y crecimiento de plántulas y juveniles (Franco y Nobel, 1989; Del Pozo *et al.*, 1989; Bruno *et al.*, 2003), en lo que Niering *et al.* (1963) llamaron efecto planta nodriza.

Las leñosas se caracterizan por tener atributos morfo-fisiológicos que les confieren tolerancia a las altas temperaturas, a la radiación solar directa y al estrés hídrico (Turner, 1994; Schenk, 1999; Martínez-Vilalta y Piñol, 2003; Gutiérrez y Squeo, 2004). Pueden contribuir a la estructuración permanente del ecosistema gracias a su longevidad y capacidad de rebrote, lo que permite su persistencia después de perturbaciones (Bond y Midgley, 2001). Este aporte a la estabilidad ha llevado a algunos autores a señalar a los procesos generados por las leñosas como “ingeniería de ecosistemas” (Kefi *et al.* 2007; 2008).

Entre los caracteres más relevantes de la vegetación arbustiva y arbórea de las zonas semiáridas y áridas, en respuesta a las condiciones pobres en agua y nutrientes, se destacan los cambios en las estrategias foliares como la longevidad, la esclerofilia, los ángulos de inserción, la absorbancia diferencial por cambios de color y pubescencia y, el tamaño de la lámina (Slatyer, 1961; Ezcurra *et al.*, 1991; Medina y Francisco, 1994, Gibson, 1998; Abril

y Hanano, 1998, Withford *et al.*, 1997; Reynolds *et al.*, 1999, Kloeppel *et al.*, 2000; Cabrera *et al.*, 2004; Navas y Garnier, 2002; Wright y Westoby, 2002, Barchuk y Valiente-Banuet, 2006). Todos estos rasgos determinan distinta calidad y cantidad de sombra a lo largo del año, generando distintas coberturas protectoras y micrositios favorables para la regeneración (Barchuk *et al.*, 2008). Es evidente que las mejores sombras serán provistas por hojas con alta longevidad, asociadas muchas veces en estos ambientes a un mayor peso específico, mayor conservación de nutrientes y tolerancia al estrés hídrico (Turner, 1994, Westoby *et al.*, 2002; Wright y Westoby, 2002; Wright *et al.*, 2002, Inurrigarro, 2003).

La densidad del follaje y la altura a la que se estructura la canopia de las leñosas también inciden en la cantidad y calidad de la sombra proyectada. La mayor densidad de hojas amortigua las temperaturas extremas y mejora las condiciones hídricas bajo su cobertura (Arrieta y Suárez, 2005), mientras que la altura de la canopia genera varianza de la luz, especialmente bajo árboles en ecosistemas de baja cobertura (Martens *et al.*, 2000). Al respecto, se conoce que a medida que aumenta la aridez, se reducen el tamaño medio de las láminas foliares (uno de los componentes de la densidad) y la altura a la que se estructuran las canopias de las plantas, expresada como una mayor abundancia relativa de nanofanerófitas sobre otras bioformas presentes (Cabido *et al.*, 1993). Esto genera heterogeneidad en la luz recibida y en la temperatura a nivel de suelo y subsuelo y, por lo tanto, en la disponibilidad de humedad para el crecimiento (Breshears *et al.*, 1997; Breshears *et al.*, 1998; Breshears y Barnes 1999).

Otro atributo importante de la vegetación de las regiones semiáridas y áridas es la forma de crecimiento. Numerosos trabajos señalan que a medida que aumenta el déficit hídrico crece la importancia relativa de los arbustos sobre otras formas de crecimiento (Noy-Meir, 1973; Mares *et al.*, 1985; Cabido *et al.*, 1993). Esta estructura multitallar de las plantas dominantes, es la que les confiere una mayor probabilidad de supervivencia y permanencia en el sistema, ya que se asocia a la capacidad de rebrote de los individuos y a las estrategias especiales para conducir el agua xilemática y tolerar el estrés hídrico (Turner, 1994; Schenk, 1999; Tyree *et al.*, 1999; Martínez-Villalta y Pinol, 2003; Moglia y López, 2001; Castro *et al.*, 2007).

La cobertura de las leñosas y la acumulación de mantillo bajo ella, inciden sobre el funcionamiento del sistema, ya que permiten que la precipitación sea absorbida por las capas superiores del suelo y quede disponible para las plantas (Gutiérrez y Squeo, 2004). Además, el mantillo caído de la misma planta crea “islas de fertilidad” promoviendo la formación de parches de vegetación (Reynolds *et al.*, 1999; Schade y Hobbie, 2005). Estos procesos están relacionados con los rasgos foliares y otros caracteres estructurales de las leñosas. Se sabe que árboles y arbustos con sistemas radicales duales o pivotantes profundos pueden, además, capturar el agua a través del “levantamiento hidráulico” (Gutiérrez y Squeo, 2004; Bonvisutto y Busso, 2006). Esto, posibilita el mantenimiento de la actividad fotosintética de las plantas (Muñoz *et al.*, 2008) perennifolias durante todo el año (Canadell y Zedler, 1995; Cabrera *et al.*, 2004), adelantar el reinicio de la actividad o rebrote de las caducifolias, independientemente de la ocurrencia de las primeras lluvias (Ehleringer *et al.*, 1991; Cadwell *et al.*, 1998; Villagra *et al.*, 2002; León y Squeo, 2004) y el rehidratamiento de las capas de suelo más superficiales, como una fuente de agua adicional para aumentar la supervivencia y establecimiento de nuevas plantas (Caldwell y Richards, 1989; Caldwell *et al.*, 1998; Horton y Hart, 1998; Reynolds *et al.*, 1999; Gutiérrez, 2001; Torres *et al.*, 2002).

La bibliografía especializada le atribuye un papel especial a las leguminosas como plantas nodrizas, ya que en general contribuyen a una porción extra de nitrógeno para establecimiento de vegetación bajo su sombra, comparado con las áreas circundantes con menor cobertura o desnudas (Franco y Nobel, 1989; Carrillo-García *et al.*, 2000; Marañón *et al.*, 2004), ya sea por asociación simbiótica o por actividad microbiana, no simbiótica, en la filosfera de la superficie de las hojas, en el mantillo (Abril *et al.*, 2007). Además se reporta que la relación simbiótica permite ampliar la presencia de las hojas en la estación, anticipándose a la brotación/floración de las otras especies caducifolias no leguminosas. Estas plantas compensan así, los efectos negativos de la sequía, enalteciendo su actividad fisiológica en la siguiente estación de crecimiento (Reynolds *et al.*, 1999). Al prolongar la oferta de sombra en el tiempo, como potenciales nodrizas, permiten la ampliación de los nichos efectivos de las especies protegidas, hacia zonas de mayor déficit hídrico (Bruno *et al.*, 2003; Schade *et al.*, 2003).

Las estrategias foliares, las formas de crecimiento, las bioformas, la capacidad para permitir acumular agua y nutrientes bajo su cobertura, hacen posible pensar en agrupar a las especies leñosas de estas regiones bajo tipos funcionales de plantas (TFPs) (Gitay y Noble 1997, Díaz y Cabido, 2001; Valladares *et al.*, 2004) que se desempeñen como facilitadoras del establecimiento y supervivencia de juveniles. Si bien estos atributos son caracteres blandos, están asociados a rasgos duros que son los indicadores más eficientes de los cambios ambientales responsables de las respuestas de la vegetación observables a escala ecosistémica o bioma pero que no han podido ser medidos en un gran número de especies, en grandes regiones del mundo (Díaz *et al.*, 2002; Cornelissen *et al.*, 2003).

Existen evidencias experimentales y trabajos teóricos que señalan que la reducción de la diversidad de las comunidades casi siempre está acompañados por la pérdida de grupos de especies con ciertos rasgos morfo-funcionales (Jauffret y Visser, 2003). Si estos grupos de leñosas son esenciales para el reclutamiento de nuevos individuos de las mismas u otras especies de plantas, bajo su sombra, su ausencia indicaría pérdida de la posibilidad de regeneración natural de las poblaciones.

Es conocido que ante el aumento del déficit hídrico, existe variación en la estructura fisonómica de las comunidades vegetales. En el caso de la zona central de Argentina, con un gradiente de precipitaciones de este a oeste, cambian correlativamente las formaciones vegetales presentes (Daly y Mitchell 2000), la complejidad estructural y tipos funcionales de plantas (Cabido *et al.*, 1993). Al igual que en otros gradientes climáticos similares, como el del centro de Chile, se observa una fuerte reducción de la diversidad, de la abundancia de árboles a favor de los arbustos o estructura multitallares y de la longevidad de las hojas (Money y Dunn, 1970; Reyes-Olivas *et al.*, 2008). Como fue descrito en el Capítulo 1 de esta tesis, tal gradiente de deficiencia hídrica se establece desde un clima semiárido al Sudeste de la provincia de Santiago del Estero a uno árido en el Noreste de Mendoza, entre las provincias fitogeográficas Chaqueña y Monte (Cabrera, 1976, Cabido *et al.*, 1993). Esto nos ofrece la oportunidad de estudiar como varía la estructura de las comunidades vegetales conforme incrementa el estrés hídrico con especial referencia a los tipos funcionales de plantas que juegan un papel como facilitadoras de la regeneración y

establecimiento inicial de otras especies vegetales, es decir el papel como candidatas a plantas nodrizas en zonas áridas-semiáridas. Al respecto, Barchuk *et al.*, (2008) señalan que, en Chancaní (N.O. de Córdoba), tipos funcionales de plantas que se expresan a través de estrategias foliares contrastantes, muestran distintos grados de asociación con los plántulas y juveniles de *Aspidosperma quebracho-blanco*.

Se plantea como hipótesis que a medida que aumenta el déficit hídrico, cambian los tipos funcionales de las especies que brindan sombra protectora, acompañando el ajuste de la vegetación a las crecientes condiciones de estrés hídrico.

El objetivo particular de este capítulo es:

- 1- Describir los cambios en la estructura de la vegetación, en la diversidad florística y de los tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas, de comunidades leñosas de cuatro sitios ubicados a lo largo un gradiente de déficit hídrico que abarca desde los 100 a los 800 mm/año.

La clasificación de la vegetación en estos tipos de funcionales de plantas permitirá, en la próxima etapa de esta tesis, estudiar la asociación espacial de estos grupos con los juveniles independientemente de su posición taxonómica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Por tratarse de un estudio realizado a escala regional donde se comparan 4 sitios en un gradiente de precipitaciones y de déficit hídrico, no se dispusieron de réplicas verdaderas en el diseño de trabajo. No obstante esta limitación, se describen los cambios en la vegetación a través de la variación de atributos comunitarios y de la diversidad de grupos de estas especies que surgen de la aglomeración en tipos funcionales de plantas que reúnen atributos asociados a la oferta de sombra protectora y a la formación de islas de fertilidad.

Como se explicó en el capítulo 1, se determinó una transecta regional de 650 km de longitud siguiendo el gradiente de lluvias y de déficit hídrico que ocurre desde el sudeste

de la provincia de Santiago del Estero al noreste de Mendoza (Fig. 1.1). En dicha transecta se ubicaron 4 sitios que se eligieron por la presencia de bosques en buen estado de conservación y que no presentaran el efecto de disturbios, uso reciente, ni particularidades geomorfológicas ni edáficas azonales. Así, resultaron seleccionados:

- a) un bosque secundario en Colonia Alpina: ubicado en una propiedad privada en la zona rural de dicha localidad, en la provincia de Santiago del Estero, (29°57'07,56" L.S.; 62°10'23,3" L.O. Dpto. Rivadavia). Se trata de un bosque que fitogeográficamente corresponde al Bosque Chaqueño distrito Occidental, subhúmedo (Cabrera, 1971). La comunidad clímax de la región es el bosque de quebracho colorado chaqueño (*Schinopsis balansae*) y quebracho blanco (*A. quebracho-blanco*), a los que acompañan el guayacán (*Caesalpinia paraguariensis*), la espina corona (*Gleditsia amorphoides*) y el urunday (*Astronium balansae*) y arbustos, como el garabato negro (*Acacia praecox*), el granadillo (*Castela coccinea*) y el cedrón del monte (*Aloysia gratissima var gratissima*), entre otros.
- b) un bosque prístino en la Reserva Forestal Chancaní, en el N.O. de la provincia de Córdoba (Dpto. Pocho; 31°23'42,93 L.S.; 65°28'14,63 L.O.). La vegetación es un bosque xerofítico de *A. quebracho-blanco* (Carranza *et al.*, 1992), donde es factible encontrar tala (*Celtis ehrenbergiana*), algunos algarrobos (*Prosopis alba*, *P. nigra* y *P. flexuosa*, entre otros) y brea (*Cercidum praecox*), además de tusca (*A. aroma*), jarilla (*Larrea divaricata*, *L. nitida* y *L. cuneifolia*), chañar (*G. decorticans*) y atamisqui (*Atamisquea emarginata*; Cabido *et al.*, 1992).
- c) Bosques en buen estado de la Reserva Quebracho de la Legua en el N.O. de la provincia de San Luis (32°22'01,64" L.S.; 66°55'13,09" L.O. en el límite entre los Dptos. Ayacucho y Belgrano). Estas formaciones se corresponden con el extremo occidental de la provincia fitogeográfica Chaqueña, en los que dominan quebrachos blancos (*A. quebracho-blanco*) en asociación con algarrobos, especialmente *P. flexuosa*. Los acompañan el tintitaco (*Prosopis torquata*), lata (*Mimozyanthus carinatus*), chañar (*G. decorticans*), retamo (*B. retamo*), atamisqui (*A. emarginata*);

jarilla (*L. divaricata*) y piquillín (*Condalia microphylla*) entre otros (Del Vitto *et al.*, 1994).

- d) Bosques abiertos de la Reserva Florística y Faunística Telteca en el N.E. de la provincia de Mendoza (32°23'03,33" L.S. y 68°03'12,33" L.O., en el Dpto Lavalle). Este área natural presenta un mosaico de situaciones representativas de la provincia fitogeográfica del Monte: la estepa arbustiva dominada por zygoofiláceas, las estepas edáficas de arbustos halófitos como *Suaeda divaricata*, *Atriplex spp.* y *Allorhiza vaginata* y, el bosque azonal de Prosopis (*P. flexuosa*, *P. chilensis*, *P. alpataco*) y *G. decorticans* (Villagra *et al.*, 2004). Los arbustos más comunes, al decir de Fernandez y Busso (1997) son: micrófilos xerófitos como *L. cuneifolia*, *L. divaricata*, *C. praecox*, *Acacia spp.*, *Senna spp.* y *A. emarginata*.

Muestreo a campo y datos para definir tipos funcionales. Procesamiento

En cada sitio de trabajo, se realizaron censos florísticos en tres cuadrados de censo (unidades muestrales) de 50 x 50 m²; exceptuando Colonia Alpina. Se relevó la abundancia de las plantas leñosas adultas y, la posición topográfica de cada una de ellas y de las plántulas y juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*, determinando las coordenadas en un sistema X (dirección Norte- Sur) e Y (oeste-este), que posteriormente fueron utilizadas en el análisis de distribución y asociación espacial (Capítulo 3 de esta tesis).

Con los datos de abundancia obtenidos, primero se caracterizó y comparó la organización florística de las comunidades, considerando como unidad muestral la unidad de censo, es decir la parcela de 50 x 50 m². Se calcularon los valores promedios, por sitio, de los siguientes índices:

*Riqueza específica o número de especies presentes en cada comunidad.

*Similitud cualitativa entre comunidades, evaluada a través del Índice de Sorensen (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

$$IS_S = 2a / (2a + b + c)$$

Donde:

a: número de especies en común entre las dos comunidades consideradas,

b: número de especies de la comunidad n

c: número de especies de la comunidad n + 1

*Diversidad y equitatividad según Simpson (Müeller-Dombois y Ellenberg, 1974), siendo:

$$\text{Div. Simpson} = 1 / \sum P_i^2;$$

$$\text{Equitatividad Simpson} = \text{Div. Simpson} / \text{Riqueza};$$

Donde:

Pi: abundancia relativa de cada especie.

*Diversidad y equitatividad según Shannon y Wiener, siendo:

$$\text{Div. Shannon-Wiener} = - \sum P_i * \ln P_i;$$

$$\text{Equitatividad Shannon-Wiener} = \text{Div. Shannon-Wiener} / \ln \text{Riqueza};$$

Donde:

Pi: abundancia relativa de cada especie.

Se construyeron *curvas de rango abundancia* para la comunidad promedio de cada sitio.

Posteriormente, se estudió la estructura funcional de las comunidades, es decir, se exploró si las especies que componen las comunidades leñosas se agregan en tipos funcionales de plantas definidos por atributos morfo-fisiológicos que les permiten proteger plántulas y juveniles de la misma u otra especie bajo su sombra o en la isla de fertilidad que forman (planta nodriza). Para ello, se caracterizaron las distintas especies leñosas en función de una serie de caracteres “blandos” que son fáciles y rápidos de evaluar y están fuertemente correlacionados con los rasgos duros, indicadores más precisos, de los efectos o respuestas de la vegetación a los cambios ambientales (Díaz y Cabido, 1997; Díaz *et al.*, 2002; Cornelissen *et al.*, 2003). Se consideraron las siguientes variables, utilizando datos bibliográficos y observaciones de campo (Tabla 2.1):

- Forma de crecimiento. Hace alusión a la morfología o arquitectura del sistema hidráulico a nivel de tallo, la resistencia de la planta como individuo, a la ocurrencia de embolia y cavitación de los sistemas de conducción de agua xilemática (Schenk, 1999)

y su probabilidad de supervivencia (Gutiérrez y Squeo, 2004), en las condiciones crecientes de déficit. Además, es una medida de la capacidad de persistencia de las leñosas, a través del rebrote (nicho de persistencia) luego de la destrucción parcial o total de la biomasa aérea (Bond y Midgley, 2001) y por lo tanto, de la permanencia de la sombra protectora. Se consideran dos categorías: monotallar (árboles) y multitallar (arbustos).

- Forma de vida. La altura del canopeo de las plantas influye sobre la calidad de la sombra generada y, por lo tanto, en la temperatura y la disponibilidad de humedad en el suelo bajo su cobertura (Breshears *et al.*, 1997; 1998; Martens *et al.*, 2000). Se consideran tres categorías, de acuerdo a la clasificación de Raunkier (1934): nanofanerófitas (cuyas yemas de renuevo están entre los 0,5 a los 2 m. de altura); microfanerófitas (especies que forman su canopeo a partir de yemas que se ubican entre los 2 y 8 m. de altura) y las mesofanerófitas (árboles que ubican yemas de renuevo entre los 8 y los 30 m de altura).
- Estrategia foliar. Se consideran los siguientes atributos:
 - Longitud de vida de la hoja. Indica la estrategia de las plantas, para enfrentar la época de máximo estrés por déficit de agua en el ambiente (Olivares y Squeo, 1999; Wright y Westoby, 2002). Si se considera a la planta potencial nodriza, la longitud de vida de las hojas se relaciona con la permanencia y calidad de la sombra brindada a plántulas y juveniles de la misma u otra especie (Barchuk *et al.*, 2008), aunque esto signifique una tasa de fotosíntesis baja. Se consideran tres categorías: ausencia de hojas (plantas áfilas). hojas caedizas, que permanecen en la planta mientras la misma acceda a una fuente de agua adecuada al sostenimiento de ese tejido fotosintéticamente activo (Gibson, 1998) y hojas perennes, que brindan sombra durante todo el año.
 - Consistencia de la hoja. En general, el aumento del peso específico por unidad de superficie en las hojas está asociada a una mayor longitud de vida de las mismas (Wright y Westoby, 2002) y es respuesta a condiciones de mayor estrés hídrico

(Barchuk y Valiente-Banuet, 2006). Se contemplan cuatro categorías: ausencia de hojas o áfilas; hojas blandas, sin modificaciones especiales en su morfología o anatomía; hojas suculentas y hojas esclerófilas o de consistencia dura (presencia de tejido mecánico; Vaieretti *et al.*, 2007).

- Tamaño de lámina foliar. Se relaciona con mecanismos de reducción de la pérdida de agua por transpiración, mejoramiento de las condiciones de refrigeración de la lámina y eficiencia fotosintética (Gibson, 1998). Se observaron cuatro categorías: a) ausencia de hojas; b) hojas micrófilas (de longitud de lámina menor a 10 mm); c) hojas mesófilas (de longitud de lámina comprendida entre los 30 y 10 mm) y d). hojas megáfilas (de longitud de lámina superior a los 35 mm).
- Posibilidad potencial de relaciones con organismos que permiten la fijación biológica del nitrógeno atmosférico. Asegura la formación de islas de fertilidad bajo su cobertura con buena disponibilidad de nitrógeno, elemento esencial que promueve el crecimiento de plantas bajo la sombra de las potenciales nodrizas. La bibliografía especializada considera dos categorías: a) leguminosas y b) las leñosas no leguminosas (Reynolds *et al.*, 1999; Rossi y Villagra, 2003; Schade y Hobbie, 2005).

Luego, se definieron diferentes tipos funcionales de plantas candidatas a nodrizas, en base a un análisis de correspondencia sin tendencias (utilizando el programa CANOCO 4.5, Braak y Šmilauer, 2002) y una clasificación a dos vías (programa TWINSPAN, Hill and Šmilauer, 2005). Para ello, se construyó una matriz que reunió los 6 atributos (filas) por 42 especies (columnas) presentes en todos los sitios de trabajo. *Aspidosperma quebracho-blanco* se incluyó como dos poblaciones, ya que se diferenció entre sitios por la mayor altura de los ejemplares adultos en Colonia Alpina (mesofanerófito) comparada con Chancaní y Quebracho de la Legua (microfanerófito; Barchuk *et al.*, 2006). Como las variables consideradas para la definición de los tipos funcionales de plantas resultaron de diferente naturaleza (cuantitativa, categórica, binaria), fueron transformadas en categóricas o binarias (Tabla 2.2) para la construcción de la matriz (Díaz y Cabido, 1997).

Para estudiar como varían las comunidades caracterizadas por sus tipos funcionales de plantas se construyeron otras dos matrices. La primera, de abundancia relativa de las especies (filas) por muestra (columnas). La segunda, la matriz producto de las anteriores, de los atributos de las especies ponderados por sus abundancias relativas, por muestra.

En base a la matriz abundancia relativa de las especies (filas) por muestra (columnas), se exploró como varían los atributos de las leñosas que permitieron la definición de los tipos funcionales, entre sitios de trabajo. Para ello, se consideró la abundancia de especies que presentan cada carácter, en forma univariada. Los resultados hacen referencia a las tendencias observadas y se presentan en gráficos cuyo eje X se diseñó en concordancia con la disposición geográfica de los valores de déficit hídrico.

Luego, se aplicaron técnicas multivariadas, a fin de saber como varían las comunidades en función de los atributos de las especies que permitieron su agrupamiento, entre muestras. Se realizó un perfil multivariado de la matriz producto, a la que previamente se le estandarizaron los datos por fila. Posteriormente, para valorar si las comunidades se diferenciaban por la distinta abundancia de los tipos funcionales se realizó un análisis por correspondencia sin tendencias (DCA) con el programa CANOCO 4.5 sobre la matriz producto y a posteriori un análisis de componentes principales (ACP) sobre la matriz producto transpuesta que permitiera interpretar mejor el ordenamiento (programa InfoStat, versión 2010).

Tabla 2.1. Caracterización de las especies leñosas que componen las comunidades de los cuatro sitios ubicados a lo largo del gradiente de déficit hídrico, en base a atributos que les confieren: resistencia creciente al estrés hídrico y características de potenciales nodrizas. *Referencias.* Forma de crecimiento: mono = monotallar; mul = multitallar. Bioforma: nano = nanofanerófitas; mi = microfanerófitas; mes = mesofanerófitas. Longitud de vida de la hoja: afi = áfila; cad = caducifolia; per = perennifolia. Tamaño lámina: afi: áfila; mi = micrófila; me = mesófila; ma = macrófila. Consistencia de la hoja: afi = áfila; blan = blanda; suc = suculenta; esc = esclerófila. Fijación simbiótica de nitrógeno: si: leguminosa; no: no leguminosa.

| Especie | Forma de crecimiento | Bioforma | Estrategias foliares | | | Fijación simbiótica nitrógeno | Bibliografía disponible |
|--|----------------------|----------|----------------------|---------------|-------------------|-------------------------------|---|
| | | | Longitud vida hoja | Tamaño lámina | Consistencia Hoja | | |
| <i>Acacia aroma</i> Gill. ex Hook et Arn. | Mono | Mi | Cad | Mi | Blan | si | Cialdella, 1984;1996; Vaieretti <i>et al.</i> , 2007 |
| <i>Acacia caven</i> (Mol.) Mol. | Mono | Mi | Cad | Mi | Blan | si | Cialdella, 1984; 1996; Vaieretti <i>et al.</i> , 2007 |
| <i>Acacia furcatispina</i> Burkart | Mul | Na | Cad | Mi | Blan | si | Cialdella, 1984 1996; Vaieretti <i>et al.</i> , 2007 |
| <i>Acacia praecox</i> Griseb. | Mono | Mi | Cad | Mi | Blan | si | Cialdella, 1984; 1996; Vaieretti <i>et al.</i> , 2007 |
| <i>Athorcarpus praecox</i> Griseb. | Mul | Na | Cad | Me | Blan | no | Marino y Pensiero, 2003 |
| <i>Allenrolfea vaginata</i> (Griseb.) Kuntze | Mul | Na | Cad | Me | Suc | no | Giménez <i>et al.</i> , 2008; Femenia, 2009a |
| <i>Aloysia gratissima</i> (Gill. et Hook) Tronc. | Mul | Na | Cad | Me | Blan | no | Piaggio, 2003 |

Tabla 2.1. Continuación. Caracterización de las especies leñosas que componen las comunidades de los cuatro sitios ubicados a lo largo del gradiente de déficit hídrico, en base a atributos que les confieren: resistencia creciente al estrés hídrico y características de potenciales nodrizas. *Referencias.* Forma de crecimiento: mono = monotallar; mul = multitallar. Bioforma: nano = nanofanerófitas; mi = microfanerófitas; mes = mesofanerófitas. Longitud de vida de la hoja: afi = áfila; cad = caducifolia; per = perennifolia. Tamaño lámina: afi: áfila; mi = micrófila; me = mesófila; ma = macrófila. Consistencia de la hoja: afi = áfila; blan = blanda; suc = suculenta; esc = esclerófila. Fijación simbiótica de nitrógeno: si: leguminosa; no: no leguminosa

| Especie | Forma de crecimiento | Bioforma | Estrategias foliares | | | Fijación simbiótica nitrógeno | Bibliografía disponible |
|---|----------------------|----------|---------------------------|---------------|-------------------|-------------------------------|--|
| | | | Longitud vida hoja | Tamaño lámina | Consistencia Hoja | | |
| <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schlecht | Mono | Mes- mi | Per | Me | Esc | no | Cabrera, 1983; Vaieretti <i>et al.</i> , 2007 |
| <i>Capparis atamisquea</i> Kuntze | Mul | Na | Per | Me | Esc | no | Femenia, 2009b; Vaieretti <i>et al.</i> , 2007 |
| <i>Atriplex lampa</i> (Moquin) Dietrich | Mul | Na | Cad | Me | Blan | no | Mulgara de Romero, 1981 Cabrera, 1971; |
| <i>Baccharis salicifolia</i> (Ruiz y Pavon) Pers. | Mul | Na | Cad | Ma | Blan | no | Ladyot-IADIZA, 2009; Vaieretti <i>et al.</i> , 2007 |
| <i>Bulnesia bonaeriensis</i> Grises. | Mul | Na | Cad | Mi | Blan | no | Barboza <i>et al.</i> , 2006 |
| <i>Bulnesia retamo</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Griseb. | Mul | Na | Prontament e cad o áfi | Mi | Esc | no | Femenia, 2009c; Vaieretti <i>et al.</i> , 2007 |
| <i>Caesalpinia gillessi</i> (Wallich ex Hook.) Wallich ex D. Dietr. | Mul | Na | Cad | Mi | Blan | si | Barboza <i>et al.</i> , 2006 |
| <i>Anisocapparis speciosa</i> (Griseb.) X. Cornejo and H.H.Iltis rev. L. Martins 2008 | Mono | Mi | Per | Ma | Esc | no | USDA, ARS 2009 |

Tabla 2.1. Continuación. Caracterización de las especies leñosas que componen las comunidades de los cuatro sitios ubicados a lo largo del gradiente de déficit hídrico, en base a atributos que les confieren: resistencia creciente al estrés hídrico y características de potenciales nodrizas. *Referencias.* Forma de crecimiento: mono = monotallar; mul = multitallar. Bioforma: nano = nanofanerófitas; mi = microfanerófitas; mes = mesofanerófitas. Longitud de vida de la hoja: afi = áfila; cad = caducifolia; per = perennifolia. Tamaño lámina: afi: áfila; mi = micrófila; me = mesófila; ma = macrófila. Consistencia de la hoja: afi = áfila; blan = blanda; suc = suculenta; esc = esclerófila. Fijación simbiótica de nitrógeno: si: leguminosa; no: no leguminosa

| Especie | Forma de crecimiento | Bioforma | Estrategias foliares | | | Fijación simbiótica nitrógeno | Bibliografía disponible |
|--|----------------------|----------|----------------------|---------------|-------------------|-------------------------------|---|
| | | | Longitud vida hoja | Tamaño lámina | Consistencia Hoja | | |
| <i>Senna aphylla</i> (Cav.) Irwin & Barneby | Mul | Na | Afi | No | No | si | Barboza <i>et al.</i> , 2006 |
| <i>Castela coccinea</i> Grises. | Mul | Na | Per | Me | Esc | no | Barboza <i>et al.</i> , 2006 |
| <i>Celtis pallida</i> Torr. | Mul | Na | Cad | Me | Blan | no | Nee, 1984 |
| <i>Celtis ehrenbergiana</i> (Gillies ex Planchon) | Mono | Mi | Cad | Me | Blan | no | Femenia, 2009d |
| <i>Cercidium praecox</i> subesp. <i>glaucum</i> (Ruiz & Pav.) Burkart & Carter | Mono | Mi | Cad | Mi | Blan | si | Burkart, 1943; Cricyt, 2009 |
| <i>Condalia microphylla</i> Cavanilles | Mul | Na | Cad | Mi | Esc | no | Cabrera, 1965 |
| <i>Geoffroea decorticans</i> (Hook. Et Arn.) Bukart. | Mono | Mi | Cad | Mi | Blan | si | Burkart, 1987; Vaieretti <i>et al.</i> , 2007 |
| <i>Gleditsia triacanthos</i> L. | Mono | Mi | Cad | Me | Blan | si | Dimitri, 2004; Barboza <i>et al.</i> , 2006 |
| <i>Jodinia rombipholia</i> Hook. Et Arn. | Mono | Mes | Per | Me | Esc | no | Dimitri, 2004; Barboza <i>et al.</i> , 2006 |

Tabla 2.1. Continuación. Caracterización de las especies leñosas que componen las comunidades de los cuatro sitios ubicados a lo largo del gradiente de déficit hídrico, en base a atributos que les confieren: resistencia creciente al estrés hídrico y características de potenciales nodrizas. *Referencias.* Forma de crecimiento: mono = monotallar; mul = multitallar. Bioforma: nano = nanofanerófitas; mi = microfanerófitas; mes = mesofanerófitas. Longitud de vida de la hoja: afi = áfila; cad = caducifolia; per = perennifolia. Tamaño lámina: afi: áfila; mi = micrófila; me = mesófila; ma = macrófila. Consistencia de la hoja: afi = áfila; blan = blanda; suc = suculenta; esc = esclerófila. Fijación simbiótica de nitrógeno: si: leguminosa; no: no leguminosa

| Especie | Forma de crecimiento | Bioforma | Estrategias foliares | | | Fijación simbiótica nitrógeno | Bibliografía disponible |
|--|----------------------|----------|----------------------|---------------|-------------------|-------------------------------|--|
| | | | Longitud vida hoja | Tamaño lámina | Consistencia Hoja | | |
| <i>Larrea divaricata</i> Cav. | Mul | Na | Per | Mi | Esc | no | Morello, 1955; Vaieretti <i>et al.</i> , 2007 |
| <i>Lycium tenuispinosum</i> Miers | Mul | Na | Cad | Mi | Blan | no | Miller, 2009 |
| <i>Maytenus spinosa</i> (Griseb.) Lourteig & O'Donnel. | Mul | Na | Per | Mi | Esc | no | Dimitri, 2004; Barboza <i>et al.</i> , 2006 |
| <i>Mimozyanthus carinatus</i> (Griseb.) Burkart | Mul | Na | Cad | Mi | Blan | si | Burkart, 1943 |
| <i>Porlieria mycrophilla</i> (Baill.) Descolle | Mul | Na | Cad | Mi | Blan | no | Dimitri, 2004; Barboza <i>et al.</i> , 2006 |
| <i>Prosopis alpataco</i> Philippi. | Mono | Mi | Cad | Mi | Blan | si | Galera, 2000 |
| <i>Prosopis flexuosa</i> D.C. | Mono | Mi | Cad | Mi | Blan | si | Vaieretti <i>et al.</i> , 2007; Alvarez y Villagra, 2009 |
| <i>Prosopis kuntzei</i> Harms Kuntze | Mono | Mi | Cad | Mi | Blan | si | Burkart, 1943 |

Tabla 2.1. Continuación. Caracterización de las especies leñosas que componen las comunidades de los cuatro sitios ubicados a lo largo del gradiente de déficit hídrico, en base a atributos que les confieren: resistencia creciente al estrés hídrico y características de potenciales nodrizas. *Referencias.* Forma de crecimiento: mono = monotallar; mul = multitallar. Bioforma: nano = nanofanerófitas; mi = microfanerófitas; mes = mesofanerófitas. Longitud de vida de la hoja: afi = áfila; cad = caducifolia; per = perennifolia. Tamaño lámina: afi: áfila; mi = micrófila; me = mesófila; ma = macrófila. Consistencia de la hoja: afi = áfila; blan = blanda; suc = suculenta; esc = esclerófila. Fijación simbiótica de nitrógeno: si: leguminosa; no: no leguminosa

| Especie | Forma de crecimiento | Bioforma | Estrategias foliares | | | Fijación simbiótica nitrógeno | Bibliografía disponible |
|---|----------------------|----------|----------------------|---------------|-------------------|-------------------------------|--|
| | | | Longitud vida hoja | Tamaño lámina | Consistencia Hoja | | |
| <i>Prosopis torquata</i> (Cavan. Ex Lagasca y Segura) DC. | Mul | Na | Cad | Mi | Blan | si | Galera, 2000; Vaieretti <i>et al.</i> , 2007 |
| <i>Schinus longifolia</i> (Lind.) Speg. | Mul | Na | Per | Me | Cor | no | Perrotta y Arambarri, 2004; Femenia, 2009e |
| <i>Schinus fasciculata</i> var. <i>arenicola</i> (Hauman) Barkley | Mul | Na | Per | Me | Cor | no | Burkart y Bacigalupo 2005; Femenia, 2009e |
| <i>Schinus spp.</i> | Mul | Na | Per | Me | Cor | no | Burkart y Bacigalupo, 2005; Femenia, 2009e |
| <i>Suaeda divaricata</i> Moq. | Mul | Na | Cad | Me | Suc | no | Barboza <i>et al.</i> , 2006; Vaieretti <i>et al.</i> , 2007 |
| <i>Tipuana tipu</i> (Benth.) Kuntze | Mono | Mi | Cad | Me | Blan | si | Burkart y Bacigalupo, 2005 |
| <i>Tricomaria usillo</i> Hook. et Arn. | Mul | Na | Cad | Me | Blan | no | Vaieretti <i>et al.</i> , 2007 |

Tabla 2.1. Continuación. Caracterización de las especies leñosas que componen las comunidades de los cuatro sitios ubicados a lo largo del gradiente de déficit hídrico, en base a atributos que les confieren: resistencia creciente al estrés hídrico y características de potenciales nodrizas. *Referencias.* Forma de crecimiento: mono = monotallar; mul = multitallar. Bioforma: nano = nanofanerófitas; mi = microfanerófitas; mes = mesofanerófitas. Longitud de vida de la hoja: afi = áfila; cad = caducifolia; per = perennifolia. Tamaño lámina: afi: áfila; mi = micrófila; me = mesófila; ma = macrófila. Consistencia de la hoja: afi = áfila; blan = blanda; suc = suculenta; esc = esclerófila. Fijación simbiótica de nitrógeno: si: leguminosa; no: no leguminosa

| Especie | Forma de crecimiento | Bioforma | Estrategias foliares | | | Fijación simbiótica nitrógeno | Bibliografía disponible |
|--------------------------------|----------------------|----------|----------------------|---------------|-------------------|-------------------------------|---|
| | | | Longitud vida hoja | Tamaño lámina | Consistencia Hoja | | |
| <i>Ximenia americana</i> L. | Mono | Mi | Cad | Ma | Blan | no | Femenia, 2009f; Barboza <i>et al.</i> , 2006 |
| <i>Ziziphus mistol</i> Grises. | Mono | Mi | Cad | Me | Blan | no | Vaieretti <i>et al.</i> , 2007; Colares y Arambarri, 2008 |

Tabla 2.2. Valor categórico o binario asignado a los atributos de las especies leñosas

| Rasgo | Descripción de clases en la matriz |
|----------------------------------|---|
| Forma de crecimiento | Multitallar (arbusto) = 1; monotallar (árbol) = 0 |
| Bioforma | Nanofanerófitas = 1; microfanerófitas = 2; mesofanerófitas = 3 |
| Longitud de vida de la hoja | Áfila = 0; caducifolia = 1; perennifolia = 2 |
| Tamaño lámina | Áfila = 0; micrófila = 1; mesófila = 2; macrófila = 3 |
| Consistencia de la hoja | Áfila = 0; suculenta = 1; blanda = 2; esclerófila = 3; coriácea = 3 |
| Fijación simbiótica de nitrógeno | No leguminosa = 0; leguminosa = 1 |

RESULTADOS

Organización biológica de la comunidad leñosa. Índices comunitarios

La abundancia de leñosas adultas así como la riqueza específica se redujeron conforme aumenta el déficit hídrico, aunque tales cambios no fueron notorios entre los dos sitios intermedios (Fig. 2.1).

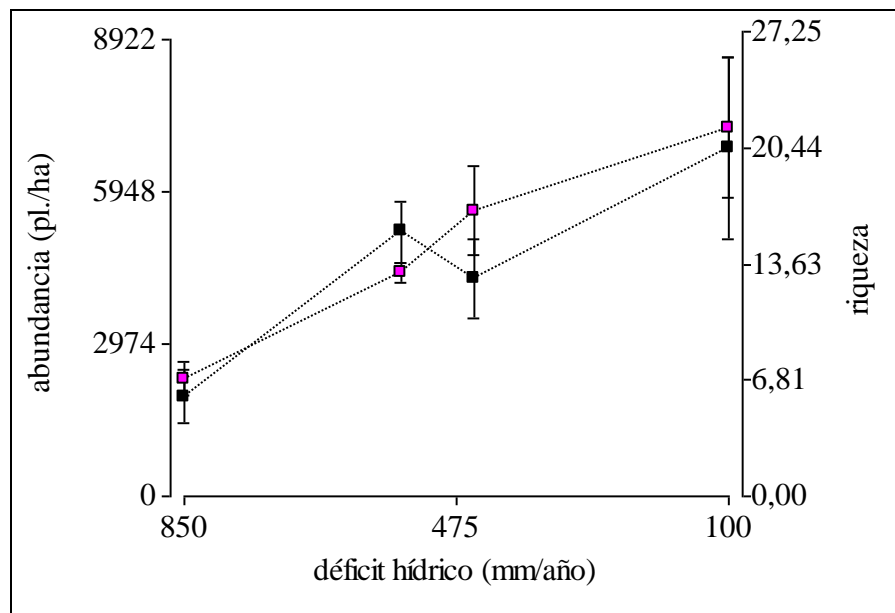


Fig. 2.1. Variación de la abundancia de leñosas y de la riqueza específica de las comunidades leñosas en los cuatro sitios ubicados a lo largo del gradiente de déficit hídrico.

En cuanto a la diversidad de las comunidades, evaluadas a través de los índices de Simpson y de Shannon-Wiener, mostraron una reducción general hacia el extremo más árido de la transecta bajo estudio, así como una alta variación. La equitatividad de las comunidades en cambio, mostró una tendencia creciente hacia el extremo más seco (Telteca) y una alta variación en los valores de las repeticiones para cada sitio (Fig. 2.3).

El índice de Sorensen reveló muy poca similitud entre las comunidades bajo estudio, con un máximo entre los dos sitios intermedios (Tabla 2.2). Los bajos valores registrados sugerirían que la vegetación de los distintos lugares, estaría florísticamente bien

diferenciada. Tres especies arbóreas y cuatro arbustivas se presentan en tres de los cuatro sitios. *Prosopis flexuosa*, *G. decorticans* y *L. divaricata* se encontraron en las tres reservas más áridas, mientras que *A. quebracho-blanco*, *C. microphylla* y *A. grátisima* se presentan desde Quebracho de la Legua a Colonia Alpina. Sólo *L. tenuispinosum* se encontró en toda la transecta.

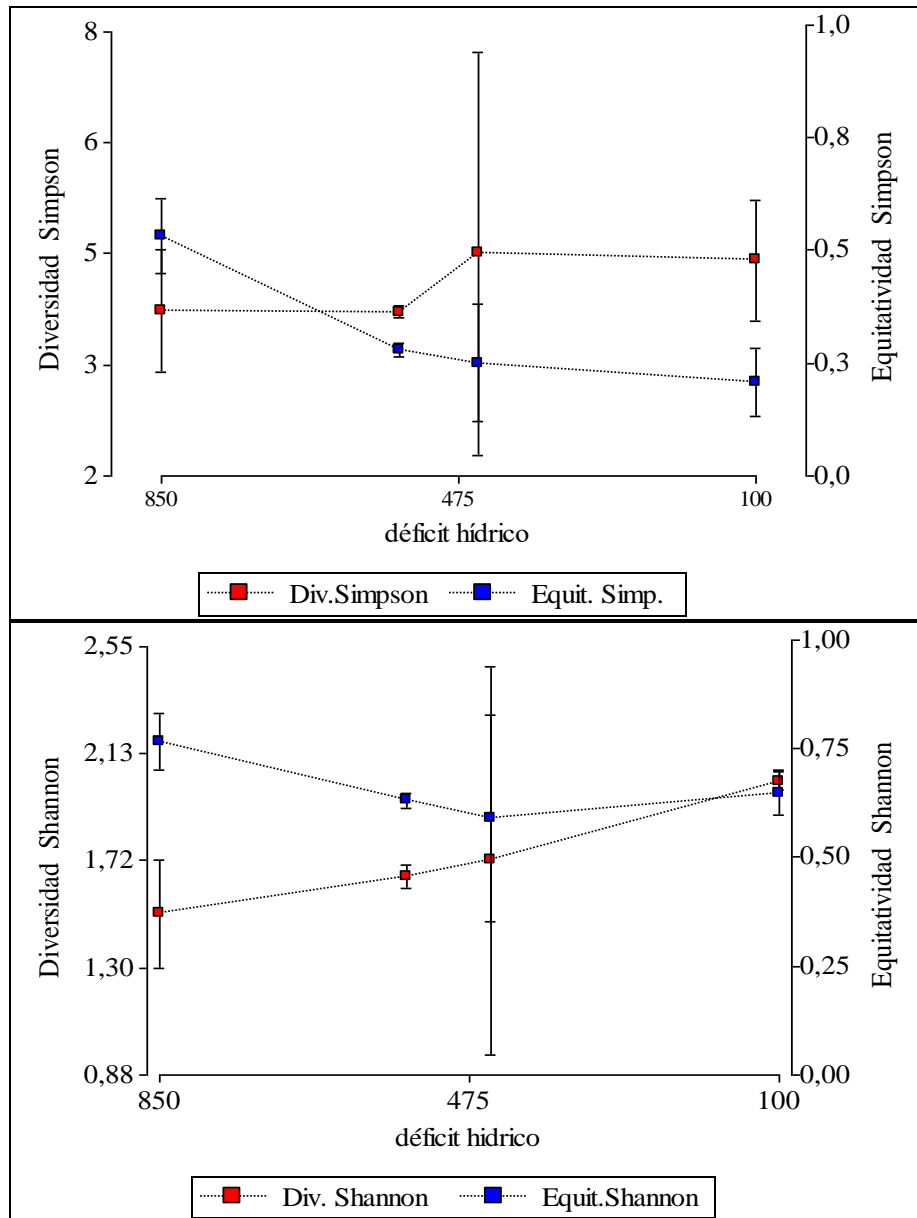


Fig. 2.2. Variación de los índices de diversidad y equitatividad según (A) Simpson y (B) Shannon-Weaver para las comunidades leñosas, en los cuatro sitios ubicados a lo largo del gradiente de déficit hídrico.

Tabla 2.3. Índices de similitud de Sorensen entre las comunidades de los sitios ubicados a lo largo del gradiente de déficit hídrico. Entre paréntesis se informa el número de especies en común.

| | Número de especies | Telteca | Quebracho de la Legua | Chancaní | Colonia Alpina |
|-----------------------|--------------------|--------------|-----------------------|---------------|----------------|
| Colonia Alpina | 24 | 0,029 (1) | 0,131 (5) | 0,222 (10) | --- |
| Chancaní | 21 | 0,129 (4) | 0,257 (9) | --- | |
| Quebracho de la Legua | 14 | 0,208 (5) | --- | | |
| Telteca | 10 | --- | | | |

En las curvas de rango abundancia de especies, se observa un dominio creciente, de las arbustivas hacia el extremo más árido del gradiente (Fig. 2.3). En el extremo de mayor disponibilidad hídrica (Colonia Alpina, con 100 mm de déficit hídrico), domina *A. praecox*, la cual forma un denso dosel debajo de la cobertura de las arbóreas presentes, acompañada de una arbustiva de pequeño tamaño: *P. microphylla*. El resto de las especies, aparece en dos grupos de abundancia media y baja. En el primero, se presentan *A. quebracho-blanco* y *C. ehrenbergiana* como las arbóreas de mayor importancia. En Chancaní, como uno de los sitios intermedios del gradiente de déficit hídrico considerado (con 450 mm al año), prevalece *L. divaricata*, que alcanza el 49% de la abundancia total de leñosas adultas de la comunidad. En un segundo grupo en importancia aparecen *M. carinatus*; *A. gratissima*; *C. microphylla* y *C. pallida*; seguidas de *A. quebracho-blanco*, como árbol más importante, secundando por *P. flexuosa*.

En el otro sitio intermedio, la reserva Quebracho de la Legua (con 550 mm al año de déficit hídrico), codominan *M. carinatus* y *L. divaricata*, las cuales a pesar de sus estrategias de conducción de agua y foliar contrastantes, contribuyen casi por igual, a la abundancia total de leñosas (casi un 69%, entre ambas). En el segundo grupo, de abundancia intermedia, aparecen arbustos como *T. usillo* y *S. aphylla*, y árboles como *A. quebracho-blanco*, que todavía aquí, se presenta como más abundante que *P. flexuosa*. En cambio, en el extremo árido de la transecta (Telteca, con 850 mm de déficit hídrico) dominan especies típicas de las comunidades edáficas, como *A. vaginata* y *A. lampa*,

acompañadas de *A. emarginata*, un arbusto esciófilo que crece bajo la cobertura de leñosas de mayor envergadura y *P. flexuosa*.

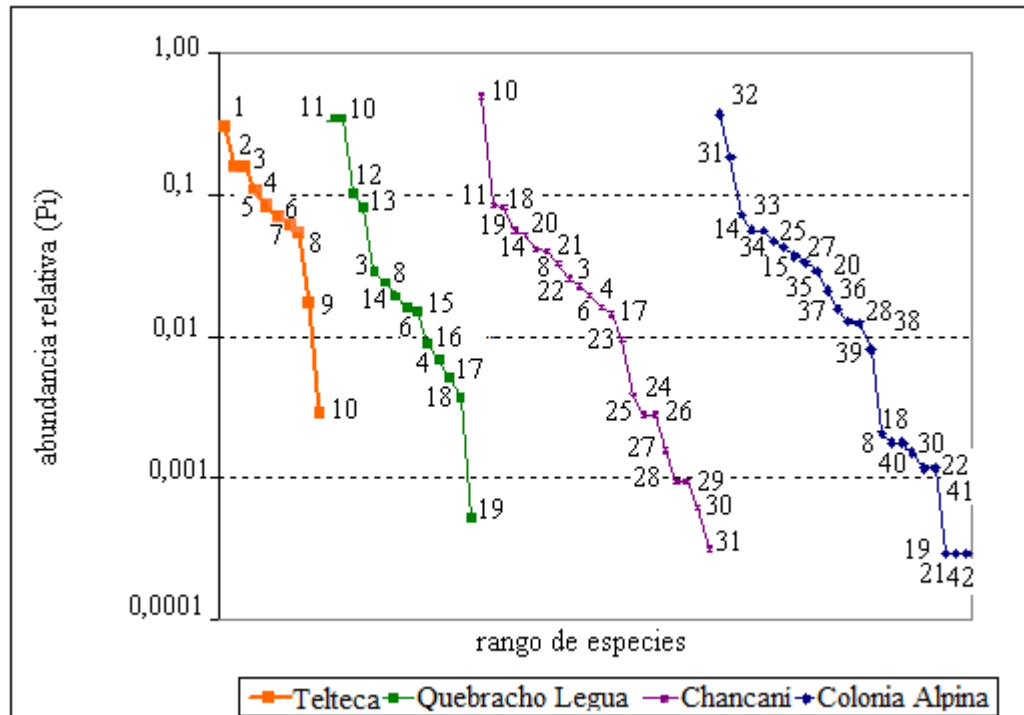


Fig. 2.3. Curvas de rango abundancia de especies para los cuatro sitios ubicados a lo largo del gradiente de déficit hídrico. **Referencias:** Reserva Bosques de Telteca: 1- *A. vaginata* ; 2- *A. lampa*; 3- *A. emarginata*; 4- *P. flexuosa*; 5- *S. divaricata*; 6- *G. decorticans*; 7- *B. retamo*; 8- *L. tenuispinosum*; 9- *T. usillo*; 10- *L. divaricata*; Reserva Quebracho de la Legua: 11- *M. carinatus*; 10- *L. divaricata*; 12- *T. usillo*; 13- *S. aphylla*; 3- *A. emarginata*; 8- *L. tenuispinosum*; 14- *A. quebracho-blanco*; 15- *X. americana*; 6- *G. decorticans*; 16- *P. kuntzei*; 4- *P. flexuosa*; 17- *P. torquata*; 18- *A. gratissima*; 19- *C. microphylla*. Reserva Chancaní: 10- *L. divaricata*; 11- *M. carinatus*; 18- *A. gratissima*; 19- *C. microphylla*; 20- *C. pallida*; 14- *A. quebracho-blanco*; 21- *A. furcatispina*; 8- *L. tenuispinosum*; 22- *M. spinosa*; 4- *P. flexuosa*; 6- *G. decorticans*; 17- *P. torquata*; 23- *C. praecox subsp. glaucum*; 24- *P. alpataco*; 25- *A. aroma*; 26- *C. ehrenbergiana*; 27- *Schinus spp.*; 28- *Z. mistol*; 29- *C. coccinea*; 30- *A. caven*; 31- *P. mycrophilla*. Colonia Alpina: 32- *A. praecox*; 31- *P. mycrophilla* ; 32- *B. salicifolia*; 14- *A. quebracho-blanco*; 25- *C. ehrenbergiana*; 33- *B. bonariensis*; 27- *Schinus spp.*; 15- *X. americana*; 20- *C. pallida*; 35- *S. longifolia*; 36- *A. praecox*; 37- *J. rombipholia*; 28- *Z. mistol*; 38- *S. fasciculata var. arenicola*; 39- *A. speciosa*; 18- *A. gratissima*; 8- *L. tenuispinosum*; 30- *A. caven*; 40- *C. gillessi*; 41- *T. tipu*; 42- *M. spinosa*; 19- *C. microphylla*; 21- *A. furcatispina*; 43- *G. triacanthos*.

Tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas

Las especies leñosas presentes en la transecta se agruparon en once tipos funcionales de plantas candidatas a nodrizas (Fig. 2.4 y 2.5). La principal tendencia de variación de la vegetación reflejada por el DCA mostró que las especies se ordenan principalmente en los dos primeros ejes que acumulan 68,7% de la variabilidad total de los datos. En el DCA I, se diferenciaron las especies debido al carácter asociado a la potencial fijación de nitrógeno atmosférico, y con menor tendencia, por los caracteres asociados a la estructura y duración de la canopia en el año. Así se separan grupos de especies áfilas, caducifolias de perennifolias. En el DCA II, que aporta un 20,4% de la variabilidad de los datos sobre el eje anterior, se separan grupos caracterizados por sus formas de crecimiento (árboles de arbustos).

Dado que los atributos de cada especie no registraron cambios en la transecta (excepto a bioforma de *A. quebracho-blanco*), los tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas variaron por la presencia/ausencia de alguna unidad taxonómica o por el cambio de su abundancia relativa entre sitios (Tabla 2.4 y Fig. 2.6).

Fue factible observar que hacia las zonas más áridas del gradiente de déficit hídrico, se redujo la abundancia de los tipos funcionales de árboles siendo sustituidos por los compuestos por estructuras multitallares (Fig. 2.7), que además reflejaron cambios en la estrategia foliar (Fig. 2.8). Desaparecieron paulatinamente los árboles microfanerófitos perennifolios, sólo representados por *A. quebracho-blanco*, que parece tener su límite de distribución geográfica alrededor de los 550 mm de déficit hídrico. También se redujo la presencia de arbustos nanofanerófitos caducifolios, reemplazado parcialmente por nanofanerófitas áfilas o de follaje prontamente caedizo, presente en los dos sitios más áridos.

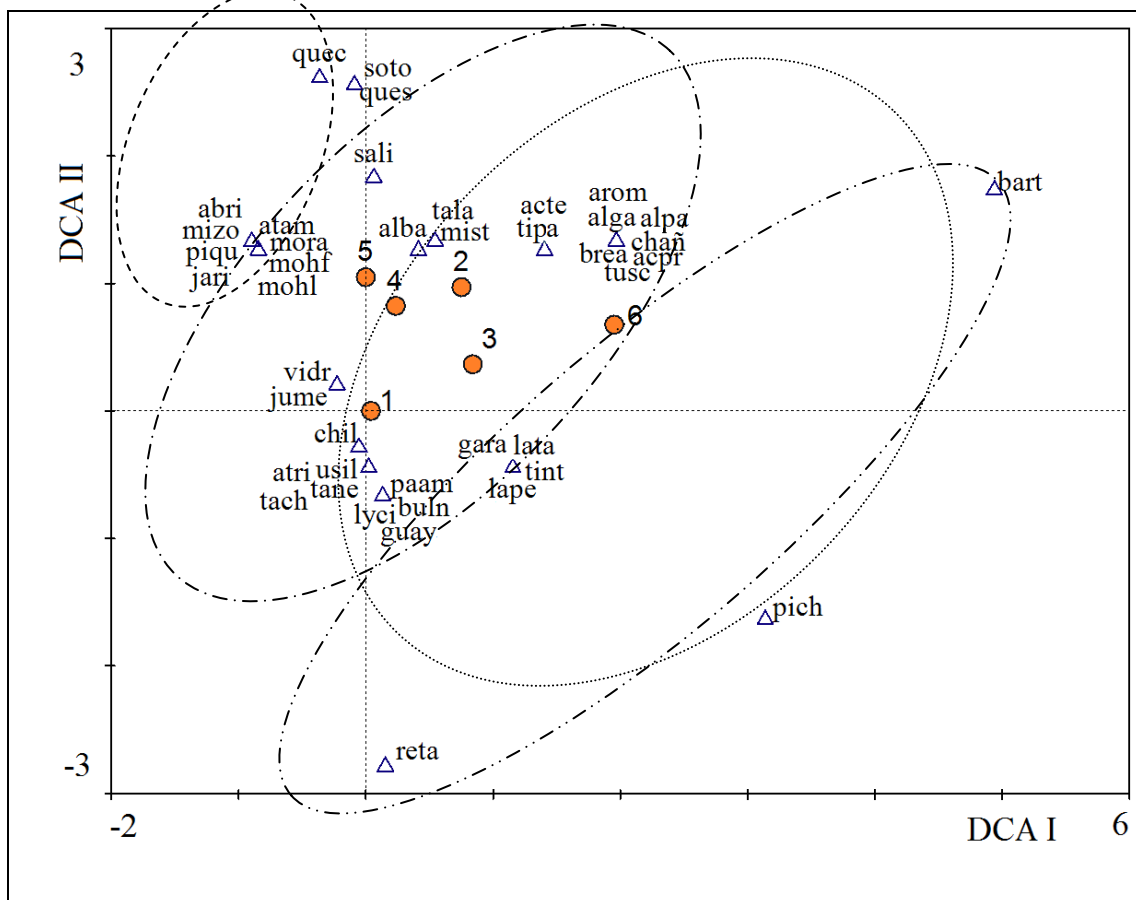


Fig. 2.4. DCA de la matriz atributos por especies. Referencias: 1- forma de crecimiento; 2- bioforma; 3- longitud de vida de las hojas; 4- tamaño de la lámina foliar; 5- consistencia de la hoja; 6- fijación de nitrógeno en forma simbiótica; tusc: *A. aroma*; arom: *A. caven*; gara: *A. furcatispina*; acpr: *A. praecox*; tane: *A. praecox*; jume: *A. vaginata*; paam: *A. gratissima*; atam: *A. atamisquea*; ques: *A. quebracho-blanco mesofanerófito*; quec: *A. quebracho-blanco microfanerófito*; atri: *A. lampa*; chil: *B. salicifolia*; buln: *B. bonaeriensis*; reta: *B. retamo*; lape: *C. gillessi*; sali: *A. speciosa*; mizo: *C. coccinea*; tach: *C. pallida*; tala: *C. ehrenbergiana*; brea: *C. praecox subesp. glaucum*; piqu: *C. microphylla*; chañ: *G. decorticans*; acne: *G. triacanthos*; soto: *J. rombipholia*; jari: *L. divaricata*; lyci: *L. tenuispinosum*; abri: *M. spinosa*; lata: *M. carinatus*; guay: *P. mycrophilla*; alpa: *P. alpataco*; alga: *P. flexuosa*; bart: *P. kuntzei*; tint: *P. torquata*; mohf: *S. longifolia*; mohf: *S. poligamus*; mora: *Schinus spp.*; pich: *S. aphylla*; vidr: *S. divaricata*; tipa: *T. tipu*; usil: *T. usillo*; alba: *X. americana*; mist: *Z. mistol*;: grupo de especies leguminosas; ---- especies áfilas; --- especies caducifolias; --- especies perennifolias.

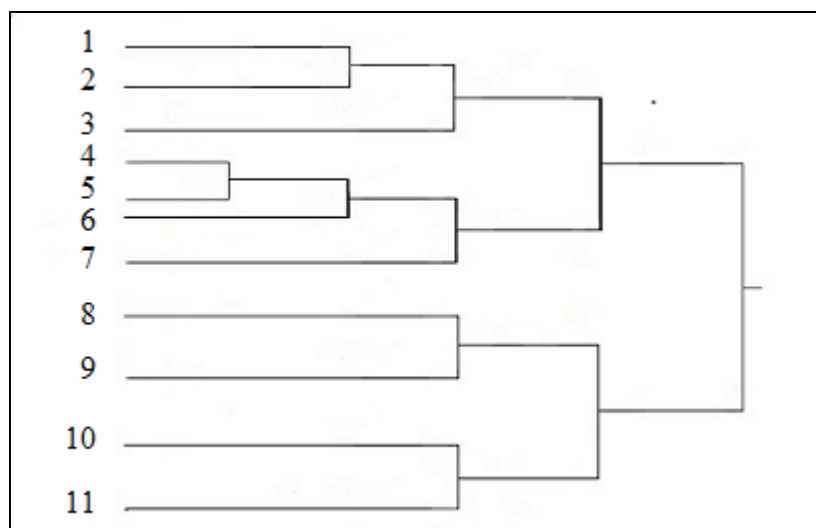


Fig. 2.5. Tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas definidos por TWINSpan y cuya composición, se enuncia en la tabla 2.3. Referencias: 1- arbustos nanofanerófitos perennifolios mesófilos esclerófilos no leguminosos; 2- árboles mesofanerófitos perennifolios mesófilos esclerófilos no leguminosos; 3- arbustos nanofanerófitos perennifolios micrófilos esclerófilos no leguminosos; 4- arbustos nanofanerófitos caducifolios mesófilos de consistencia de hoja blanda no leguminosos; 5- árboles microfanerófitos caducifolios mesófilos o macrófilos de consistencia de hoja blanda no leguminosos; 6- arbustos nanofanerófitos caducifolios micrófilos de consistencia de hoja blanda no leguminosos; 7- arbustos nanofanerófitos prontamente caducifolios o áfilos no leguminosos; 8- árboles microfanerófitos caducifolios mesófilos de hojas blandas, leguminosos; 9- árboles microfanerófitos caducifolios micrófilos de hojas mesófitas, leguminosos; 10- arbustos nanofanerófitos caducifolios micrófilos de lámina foliar blanda, leguminosos; 11- árboles o arbustos nanofanerófitos áfilos, leguminosos.

Tabla 2.4. Descripción de los tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas diferenciados por el TWINSpan (Fig. 2.6). Se presenta la composición por sitio.

| Tipos | Telteca | Quebracho de la Legua | Chancaní | Colonia Alpina |
|---|--|--|--|--|
| 1- arbustos nanofanerófitos perennifolios mesófilos esclerófilos no leguminosos | <i>A. atamisquea</i> | <i>A. atamisquea</i> | <i>A. atamisquea</i> ; <i>C. coccinea</i> ; <i>Schinus spp.</i> | <i>Schinus spp.</i> ; <i>S. longifolia</i> ; <i>S. fasciculata</i> var. <i>Arenicola</i> |
| 2- árboles meso y microfanerófitos perennifolios mesófilos esclerófilos no leguminosos | | <i>A. quebracho-blanco</i> | <i>A. quebracho-blanco</i> | <i>A. quebracho-blanco</i> ; <i>J. rombipholia</i> ; <i>A. speciosa</i> |
| 3- arbustos nanofanerófitos perennifolios micrófilos esclerófilos no leguminosos | <i>L. divaricata</i> | <i>C. microphylla</i> ; <i>L. divaricata</i> | <i>C. microphylla</i> ; <i>L. divaricata</i> ; <i>M. spinosa</i> | <i>C. microphylla</i> ; <i>M. spinosa</i> |
| 4- arbustos nanofanerófitos caducifolios mesófilos de consistencia de hoja blanda no leguminosos | <i>A. lampa</i> ; <i>A. vaginata</i> ; <i>T. usillo</i> ; <i>S. divaricata</i> | <i>A. gratissima</i> ; <i>T. usillo</i> | <i>A. gratissima</i> ; <i>C. pallida</i> | <i>A. praecox</i> ; <i>A. gratissima</i> ; <i>B. salicifolia</i> ; <i>C. pallida</i> |
| 5- árboles microfanerófitos caducifolios mesófilos o macrófilos de consistencia de hoja blanda no leguminosos | | <i>X. americana</i> | <i>C. ehrenbergiana</i> ; <i>Z. mistol</i> | <i>C. ehrenbergiana</i> ; <i>X. americana</i> ; <i>Z. mistol</i> |
| 6- arbustos nanofanerófitos caducifolios micrófilos de consistencia de hoja blanda no leguminosos | <i>L. tenuispinosum</i> | <i>L. tenuispinosum</i> | <i>L. tenuispinosum</i> ; <i>P. microphylla</i> | <i>B. bonariensis</i> ; <i>L. tenuispinosum</i> ; <i>P. microphylla</i> |

Tabla 2.4. Continuación. Descripción de los tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas diferenciados por el TWINSPAN (Fig. 2.6). Se presenta la composición por sitio

| Tipos | Telteca | Quebracho de la Legua | Chancaní | Colonia Alpina |
|---|------------------------------------|------------------------------------|---|--------------------------------------|
| 7- arbustos nanofanerófitos prontamente caducifolios o áfilos no leguminosos | <i>B. retamo</i> | | | |
| 8- árboles microfanerófitos caducifolios mesófilos de hojas blandas, leguminosos | | | | <i>G. triacanthos; T. tipu</i> |
| 9- árboles microfanerófitos caducifolios micrófilos de hojas blandas, leguminosos | <i>G. decorticans; P. flexuosa</i> | <i>G. decorticans; P. flexuosa</i> | <i>A. caven; A. aroma; C. praecox subesp. glaucum; G. decorticans; P. alpataco; P. flexuosa</i> | <i>A. caven; A. praecox</i> |
| 10- arbustos nanofanerófitos caducifolios micrófilos de lámina foliar blanda, leguminosos | | <i>M. carinatus; P. torquata</i> | <i>A. furcatispina; M. carinatus; P. torquata</i> | <i>A. furcatispina; C. gilliessi</i> |
| 11- árboles o arbustos nanofanerófitos áfilos, leguminosos | | <i>P. kuntzei; S. aphylla</i> | | |

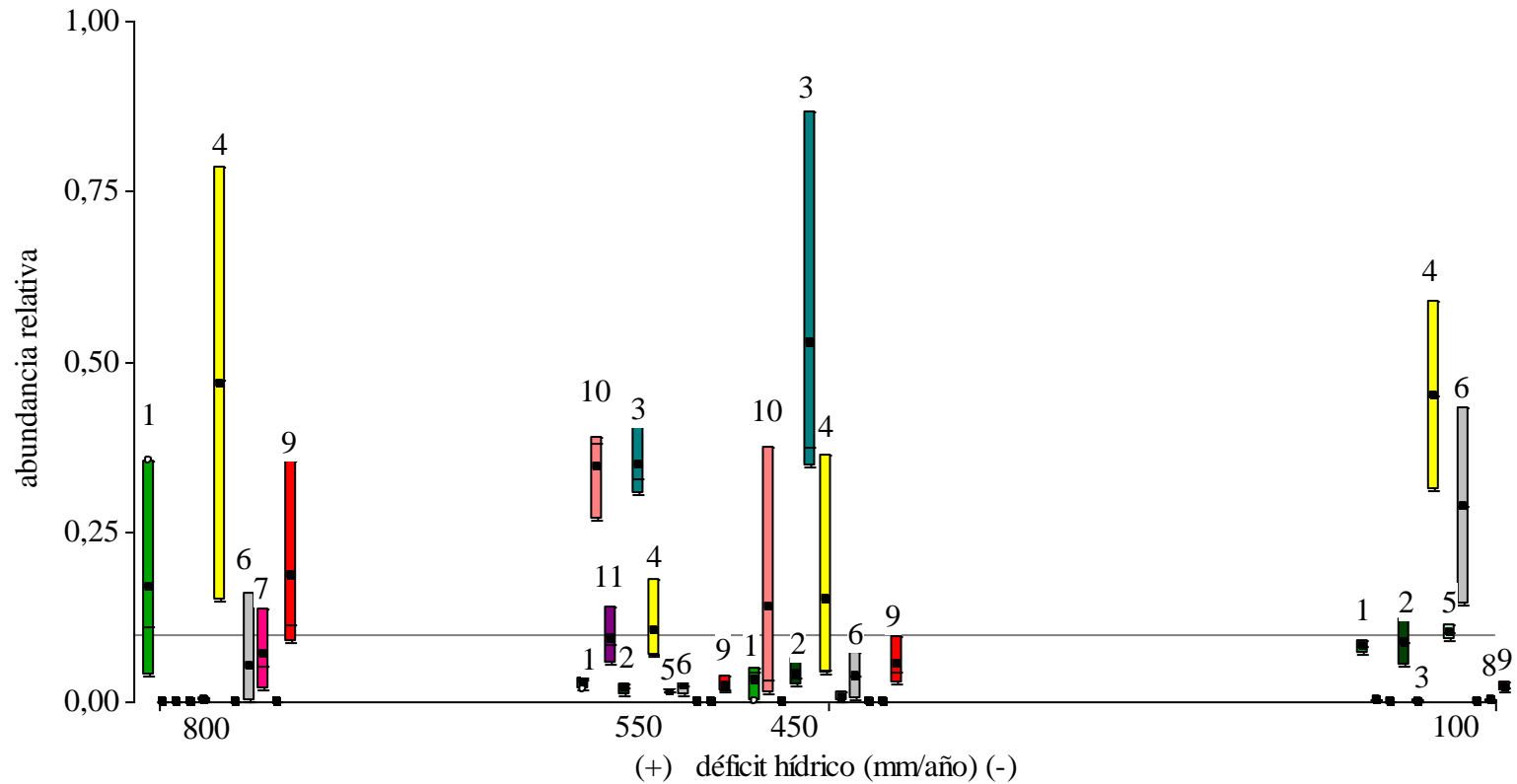


Fig. 2.6. Variación de la abundancia relativa de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas en el gradiente de déficit hídrico. Referencias: 1- arbustos nanofanerófitos perennifolios mesófilos esclerófilos no leguminosos; 2- árboles meso y microfanerófitos perennifolios mesófilos esclerófilos no leguminosos; 3- arbustos nanofanerófitos perennifolios micrófilos esclerófilos no leguminosos; 4- arbustos nanofanerófitos caducifolios mesófilos de consistencia de hoja blanda no leguminosos; 5- árboles microfanerófitos caducifolios mesófilos o macrófilos de consistencia de hoja blanda no leguminosos; 6- arbustos nanofanerófitos caducifolios micrófilos de consistencia de hoja blanda no leguminosos; 7- arbustos nanofanerófitos áfilos no leguminosos; 8- árboles microfanerófitos caducifolios mesófilos de hojas blandas, leguminosos; 9- árboles microfanerófitos caducifolios micrófilos de hojas blandas, leguminosos; 10- arbustos nanofanerófitos caducifolios micrófilos de lámina foliar blanda, leguminosos; 11- árboles o arbustos nanofanerófitos áfilos, leguminosos.

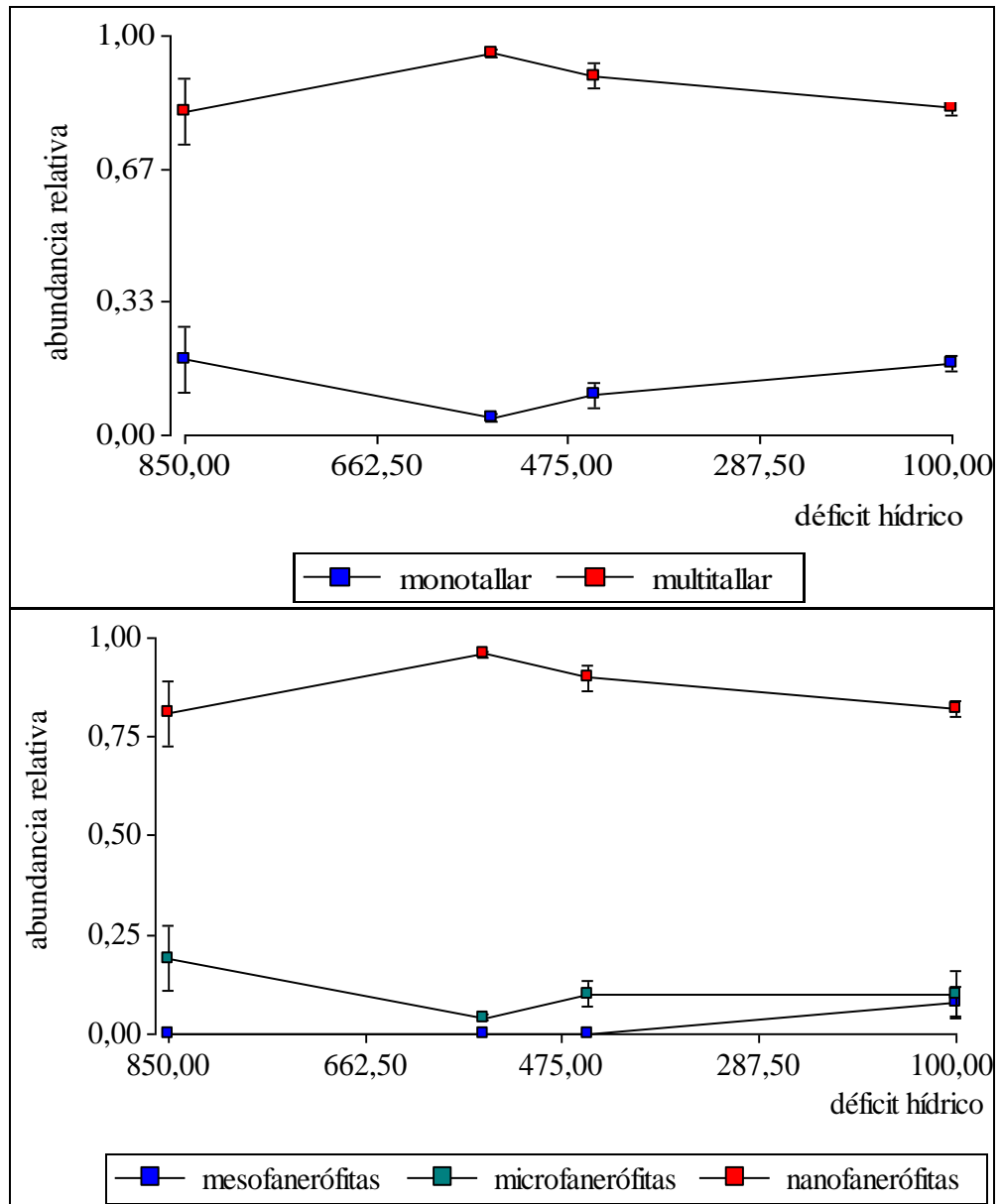


Fig. 2.7. Cambios en la abundancia relativa de las distintas (A) formas de crecimiento y (B) bioformas de las especies leñosas, incluidas en las comunidades de los cuatro sitios ubicados en un gradiente de déficit hídrico

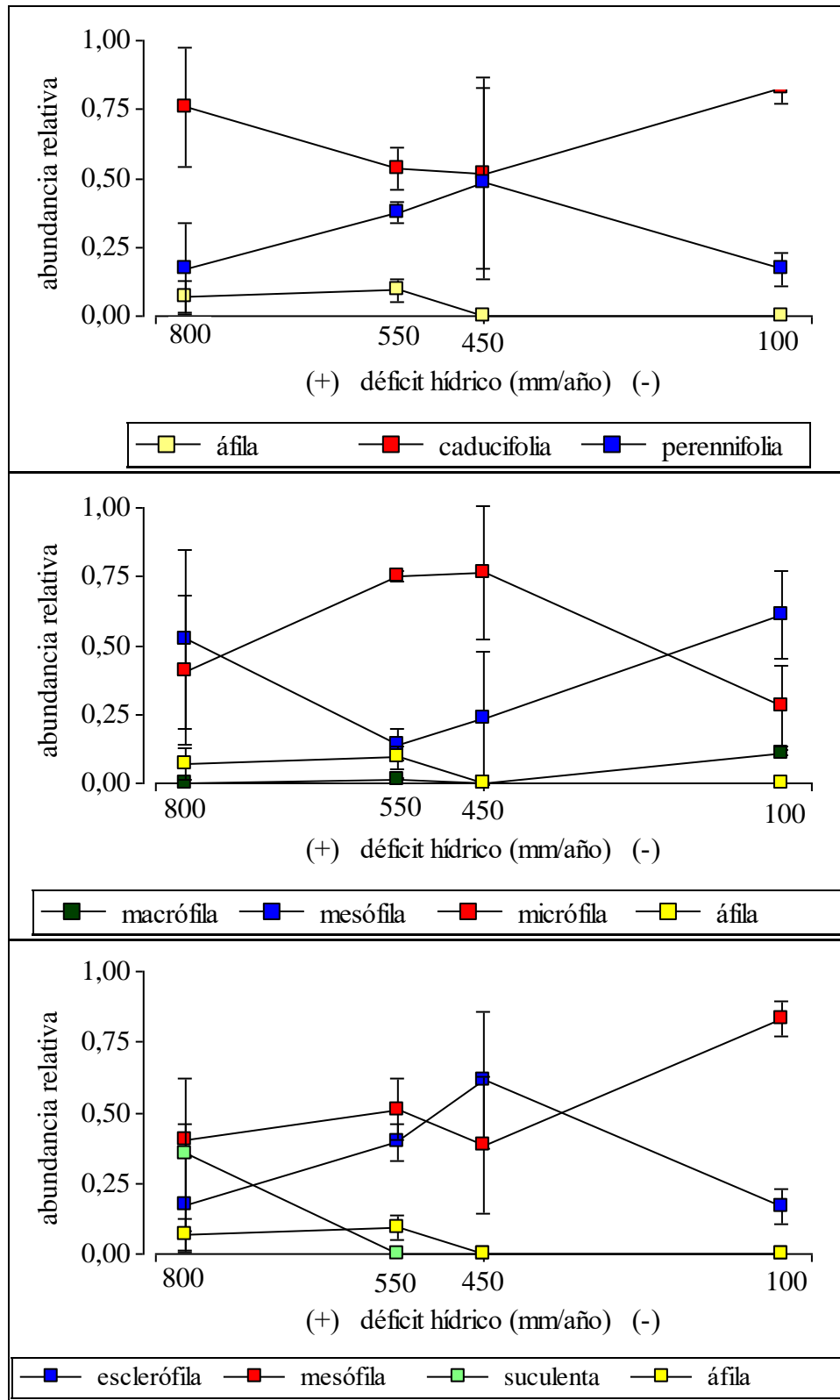


Fig. 2.8. Variación de la abundancia relativa de los grupos de especies con hojas de diferentes (A) longitudes de vida; (B) tamaño de lámina y (C) consistencia, incluidas en las comunidades de los cuatro sitios ubicados en un gradiente de déficit hídrico.

El perfil multivariado, construido en base a la matriz producto, permitió detectar que algunas comunidades de los sitios bajo estudio se diferenciaron entre sí por la importancia relativa de los atributos que definen su estructura (Fig. 2.9). Tal es el caso de Telteca, donde se refleja la heterogeneidad del ambiente. Allí, se destaca en el cuadrado de censo 1 el tamaño de lámina foliar como rasgo sobresaliente, seguido por los otros caracteres que hacen a la estrategia de las hojas. En el cuadrado 2, el rasgo sobresaliente es el atributo asociado a la fijación de nitrógeno, dada la mayor abundancia relativa de *P. flexuosa* y *G. decorticans*. En el gráfico citado, además se observa que Colonia Alpina también revela heterogeneidad entre situaciones, mientras que Quebracho de la Legua se muestra homogéneo.

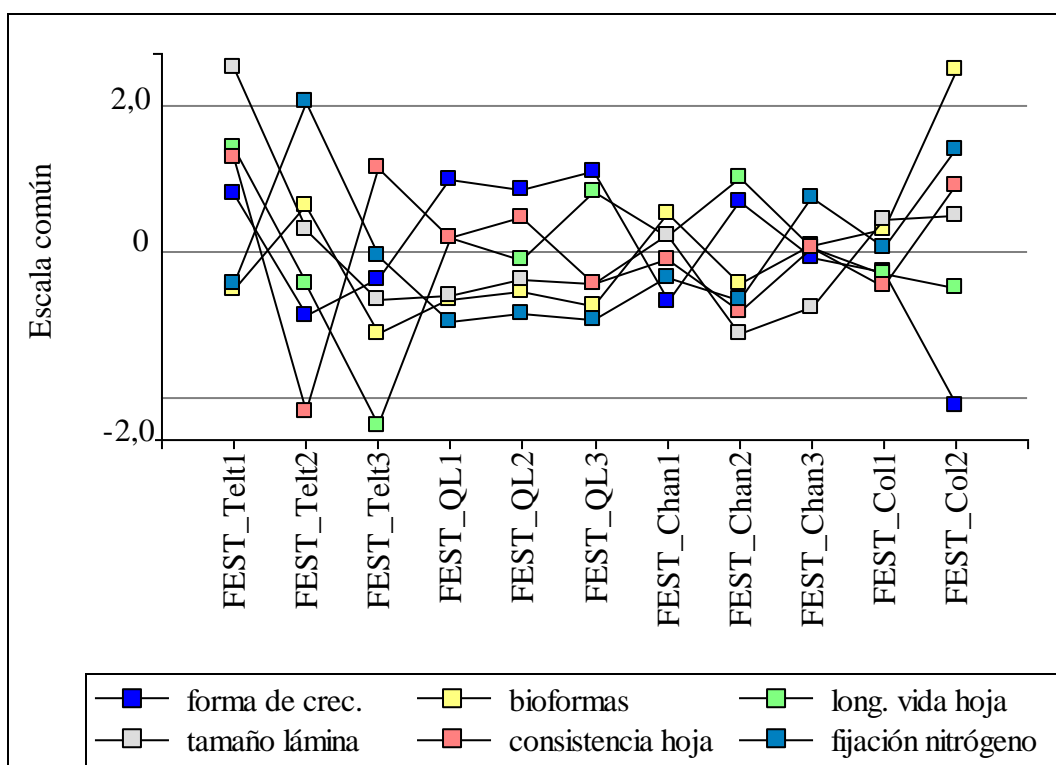


Fig. 2.9. Perfil multivariado de la matriz atributos x sitio. Referencias: FEST_*: corresponde a datos estandarizados por fila; Telt*: sitio Telteca; QL*: sitio Quebracho de la Legua; Chan*: sitio Chancaní; Col*: sitio Colonia Alpina. Los números hacen referencia a la repetición del cuadrado de censo.

En el DCA realizado sobre la misma matriz, se evidenció la heterogeneidad descrita anteriormente (Fig. 2.11). El primer eje que acumuló el 67,9% de la variabilidad de los datos, ordena las comunidades definidas por la longitud de vida de las hojas y demás

caracteres relacionados a las estrategias foliares. Así, sitúa a las comunidades de Quebracho de la Legua en el extremo izquierdo del eje, debido a su predominio de perennifolias y relativamente alta abundancia de áfilas. El DCA II de menor tendencia (acumula un 77,3% de la variabilidad), parece ordenar las comunidades en función las formas de crecimiento. Este análisis muestra a las comunidades de Telteca como heterogéneas.

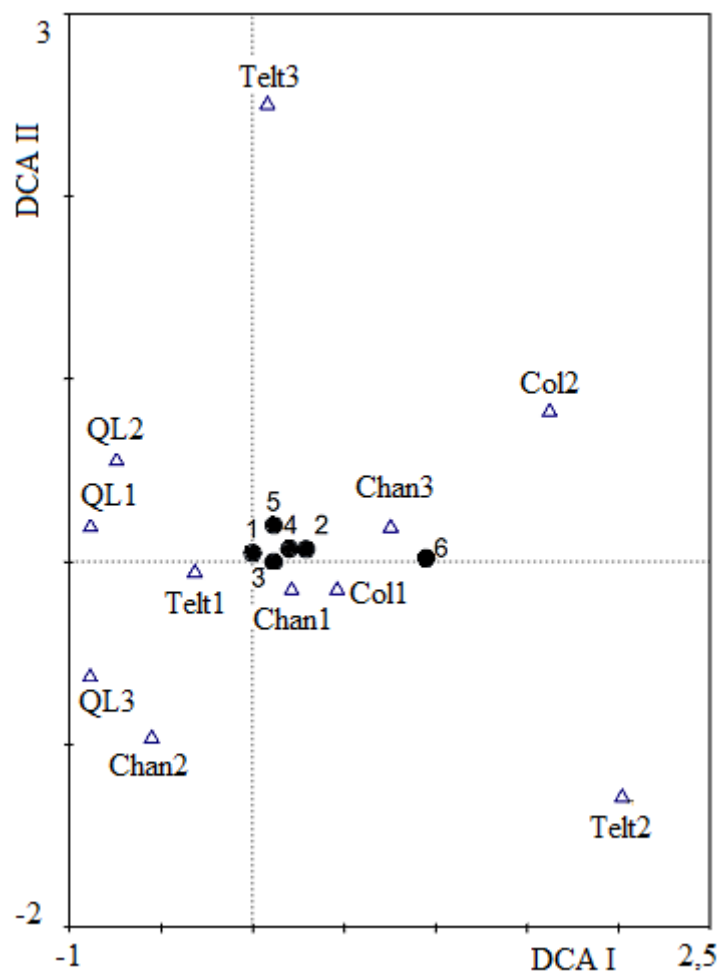


Fig. 2.10. Ordenamiento de las comunidades de los cuatro sitios de trabajo, en función de la matriz atributos x sitio. Referencias: Telt*: sitio Telteca; QL*: sitio Quebracho de la Legua; Chan*: sitio Chancaní; Col*: sitio Colonia Alpina. Los números hacen referencia a la repetición del cuadrado de censo.

La variabilidad del ambiente se vió reflejado en el ACP de la matriz producto transpuesta que permitió separar las comunidades en función de los atributos sobresalientes que determinan su estructura (Correlación cofenética = 0,899). El eje 1 separa

comunidades determinadas por sus formas de crecimiento (Fig. 2.11) y en segundo lugar por la longitud de vida de las hojas (autovector = 0,58 y 0,27, respectivamente), agrupando a los sitios donde dominan arbustivas (multitallares) perennifolias hacia el extremo izquierdo. Por el otro lado, separa comunidades por la abundancia de especies con potencial fijación de nitrógeno (Telteca 2, donde abundan leguminosas) y en segundo lugar, por bioformas (Colonia Alpina 2, rica en meso y microfanerófitas). En el segundo eje, se muestran correlacionados los atributos correspondientes a las estrategias foliares, separando a Telteca 1, como comunidades determinada por esos caracteres.

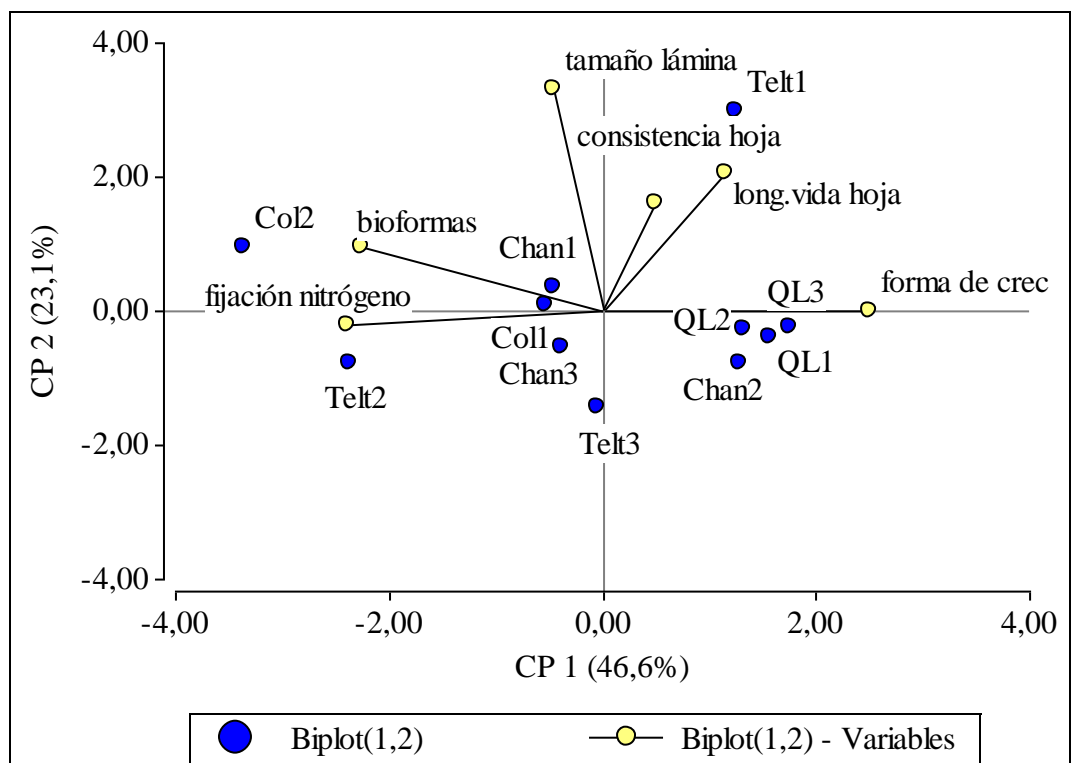


Fig. 2.11. Análisis de componentes principales de la matriz atributos x sitios transpuesta. Referencias: Telt*: sitio Telteca; QL*: sitio Quebracho de la Legua; Chan*: sitio Chancaní; Col*: sitio Colonia Alpina. Los números hacen referencia a la repetición del cuadrado de censo.

DISCUSIÓN

A pesar de la heterogeneidad del ambiente, fue posible detectar la reducción de la complejidad de las comunidades. Esta simplificación fue reflejada por diversos atributos y

acompaña al aumento del déficit hídrico en el gradiente bajo estudio, en forma similar a lo encontrado por Cabido *et al.* (1993) y por Monney y Dunn (1970).

Debido a que el papel que cumple una especie en la comunidad depende de su tamaño y densidad (Chapin, 1993), se analizó la vegetación en los diferentes sitios ubicados a lo largo del gradiente climático, a través de la variación de los rasgos exhibidos por las plantas (Díaz y Cabido, 1997). Así, se pudo agrupar a las leñosas en 11 tipos funcionales de especies candidatas a nodrizas y caracterizar a las comunidades en función de su presencia y abundancia.

Las especies leñosas se agruparon en primer lugar por su carácter asociado a la potencial fijación de nitrógeno, lo cual permitiría generar islas de fertilidad bajo su cobertura con una dotación superior en ese elemento. Así lo consideran diversos autores en sus estudios acerca del papel de leguminosas como plantas nodrizas (Franco y Nobel, 1989; Carrillo-García *et al.*, 2000; Marañón *et al.*, 2004). Si bien esta clasificación en tipos funcionales de plantas no fue independiente de la afiliación taxonómica, por que algunos grupos fueron dominados por una familia botánica, debe tenerse en cuenta que este resultado no es ajeno a los logrados por otros autores al construir tipos funcionales de plantas en base a rasgos de tipo vegetativos. Ejemplo de ello son los trabajos de Díaz y Cabido (1997) y Leishman y Westoby (1992).

En segundo lugar, las leñosas se agruparon por atributos que definen su estrategia foliar. Aún en el sitio más diverso y de estructura vertical más compleja (Colonia Alpina), las especies leñosas se aglomeraron en tipos funcionales de potenciales nodrizas ligados a la oferta de sombra bajo su cobertura. Según Barchuk *et al.* (2005; 2008) este carácter es esencial en estos ambientes, ya que está asociado a la facilitación de la regeneración natural de leñosas. Al respecto, estos autores encontraron evidencias, para el N.O. de Córdoba, del efecto nodriza de los tipos funcionales de especies arbustivas, determinados por la arquitectura de la canopia y tipo de follaje, sobre los bancos de juveniles de *A. quebracho-blanco* (Barchuk *et al.*, 2008). Demostraron que el mayor grado de asociación se expresó con las arbustivas perennifolias, probablemente porque estas crean mejores condiciones

para la germinación y primer establecimiento de los nuevos individuos al amortiguar la alta radiación directa, las altas temperaturas imperantes y mejorar las condiciones hídricas bajo su sombra (Franco y Nobel 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Bertness y Callaway 1994; Callaway 1995).

En el extremo más húmedo del gradiente se encontraron tipos funcionales dominados por árboles más diversos que en los otros lugares de trabajo, con niveles crecientes de déficit hídrico (Fig. 2.7). Esta mayor abundancia de árboles es coincidente con lo que ocurre en otras transectas regionales de disponibilidad de humedad, lo cual coincide con lo señalado por Cabido *et al.* (1993) y Prieto *et al.* (2003). Esto podría deberse a que la estructura monotallar de los árboles significa un riesgo para la supervivencia de las plantas leñosas a medida que aumenta el déficit hídrico. Al respecto, Schenk (1999) señala que la estructura de tallo único es susceptible a la cavitación en el sistema de conducción xilemática del agua. Para otros autores, también está referida a la posibilidad de reconstruir la biomasa aérea de la planta ante disturbios, y por lo tanto, asegurar su persistencia (Bond y Midgley, 2001; Grub, 1977) y la generación de condiciones que favorezcan la regeneración de otras plantas (Breshears *et al.*, 1997; 1998).

El aumento observado en este trabajo de la proporción de tipos funcionales de menor altura, a medida que crece el déficit hídrico, se evidencia a través del cambio de grupos de meso y microfanerófitas a nanofanerófitas y coincide con lo expresado por otros autores (Cabido *et al.*, 1993). El aumento de la abundancia de los microfanerófitos en el extremo árido de la transecta se debe a la presencia de bosques de azonales de *Prosopis* en la reserva Telteca, que explican su persistencia por el uso combinado de agua proveniente de las lluvias y la provista por las napas freáticas que se retroalimentan remotamente, por el deshielo de los Andes (Jobbágy *et al.*, en prensa). Las formas de vida o bioformas, hacen referencia a la altura a la que se forma la canopia, en clara alusión a la calidad de la sombra brindada por las leñosas. Según Martens *et al.* (2000), la disponibilidad de luz bajo la vegetación depende primariamente de la cobertura y puede ser profundamente modificada por su altura, entre otros factores.

La homogeneidad en el tiempo o estacionalidad de la cobertura protectora, está dada por la longitud de vida de las láminas foliares (caducidad o perennidad del follaje) y por el tamaño relativo de las mismas. Según Barchuk *et al.* (2005; 2008), la permanencia de la sombra ofrecida por las plantas nodrizas se vincula con la supervivencia de plántulas y juveniles, en los ambientes áridos. La presencia de grupos de especies perennifolias se reduce a medida que aumenta el déficit hídrico, lo que haría referencia a una menor oferta de sombra sostenida durante todo el año (Wright y Westoby, 2002). Algunos autores señalan que las leñosas caducifolias, en particular los arbustos de las zonas áridas inician su actividad vegetativa o brotación, en forma casi sincrónica, luego de las primeras precipitaciones (Olivares y Squeo, 1999) por lo que su cobertura protectora, proporciona un ambiente adecuado para la supervivencia y crecimiento, durante la estación lluviosa. Sin embargo, otros afirman que en el caso de las leguminosas, la capacidad de fijar nitrógeno en forma simbiótica le permite anticipar su brotación con respecto a otras especies (Reynolds *et al.*, 1999), lo que prolongaría su oferta de sombra en el tiempo, sumado al enriquecimiento diferencial del mantillo depuesto bajo su cobertura (Bruno *et al.*, 2003; Schade *et al.*, 2003). En el caso de especies freatófitas, o de arquitectura radicular pivotante profunda o dual (Gutiérrez y Squeo, 2004), la progresión estacional del crecimiento está desacoplada de las influencias de la precipitación (Reynolds *et al.*, 1999), por lo que inician la brotación siempre y cuando hayan accedido a fuentes de agua profunda (Gibson, 1998). Tal es el caso de *P. flexuosa*, en el extremo más árido del gradiente considerado (Villagra *et al.*, 2002; 2005; Jónbágy *et al.*, en prensa).

La perennidad y la esclerofilia de las hojas, se presentan como caracteres altamente correlacionados en este trabajo. Estos resultados coinciden con lo informado por algunos autores, que señalan que estos atributos varían juntos con los cambios de precipitación (Wright y Westoby, 2002; Westoby *et al.*, 2002). Al igual que en la transecta estudiada por Cabido *et al.* (1993), en este gradiente se registra un incremento de la importancia de leñosas perennes esclerófilas a medida que aumenta el déficit hídrico desde el extremo más húmedo a los sitios intermedios. Según Turner (1994) el mayor peso específico en hojas, asociado a la presencia de tejidos protectores, aumenta con el déficit hídrico del ambiente, y es evidencia de la plasticidad de algunas especies perennifolias para adaptarse a las

condiciones de estrés (Rodríguez Márquez *et al.*, 1999; Barchuk y Valiente-Banuet, 2006). La reducción de este tipo funcional (perennifolias esclerófilas), en el extremo árido del gradiente, se produce por su reemplazo por leguminosas en los bosques azonales de Telteca (Villagra *et al.*, 2002) en asociación a especies áfilas y subáfilas como *S. aphylla*; *P. kuntzei* y *B. retamo*. El acceso a fuentes de agua profunda de las especies arbóreas (*P. flexuosa* y *G. decorticans*) y de otras arbustivas (Gutiérrez y Squeo, 2004) promueve la formación de islas de fertilidad (Rossi y Villagra, 2003; Schade *et al.*, 2003; Schade y Hobbie, 2005) y por lo tanto, contribuye con la heterogeneidad característica de estos ambientes.

CONCLUSIONES

A pesar de la heterogeneidad evidenciada en estos estudios, fue posible observar que a medida que aumenta el déficit hídrico entre los sitios ubicados en el gradiente regional, la estructura de las comunidades leñosas se simplifica. Se reduce la riqueza específica y la abundancia de árboles y arbustos, pero aumenta la equitatividad, por lo que la diversidad de las comunidades no se diferencia significativamente.

Fue posible agrupar las especies leñosas en once tipos funcionales, que se agregan en función a atributos blandos relacionados con la formación de islas de fertilidad y la estructuración de una sombra protectora anticipada a la época de mayor temperatura (brotación temprana) o de larga permanencia (follaje perennifolio) a lo largo del año. Estos caracteres las definirían como plantas potenciales nodrizas. Los cambios en la estructura de las comunidades se ven reflejados en la variación cuali-cuantitativa de los tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas presentes en cada sitio, así como de los atributos sobresalientes que definen las estructuras de la vegetación de cada sitio.

Hacia el extremo más árido del gradiente considerado, el número de tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas se reduce y cambia la altura y la estructura de la canopia de las leñosas, al reducirse la cantidad de árboles y cambiar la estrategia foliar, incorporando un nuevo tipo funcional: las plantas áfilas. En el extremo menos xérico, se

distinguió un mayor número de tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas que se corresponden con árboles micro y mesofanerófitos, de baja abundancia, que se reduce más aún en los sitios más áridos. El límite impuesto para la distribución de los árboles por los 300 mm de lluvia acumulada al año, sólo es transpuesto por un grupo de microfanerófitos, conformado por dos especies caducifolias, micrófilas y leguminosas (*P. flexuosa* y *G. decorticans*), presentes en los bosques azonales de Telteca. En este sitio, se evidenció la heterogeneidad del ambiente, que cada cuadrado de censo se mostró como perteneciente a tipos de vegetación definidos por rasgos diferentes.

En una próxima etapa de trabajo se estudiará la distribución espacial y luego, la asociación de estos tipos funcionales con juveniles arbóreos, para confirmar si funcionan como plantas nodrizas.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Abril A.; Noe L.; Casado-Murillo N. and Kopp S. 2007. Non-symbiotic fixation in soil, litter and phyllosphere in the arid-semiarid region of Central Argentina. En: Nitrogen Fixation Research Progress. Couto G. N. (ed.). Nova Science Publishing, Inc. 457-469
- Abril M. and Hanano R. 1998. Ecophysiological responses of three evergreen woody Mediterranean species to water stress. *Acta Oecologica* 19 (4): 377- 387.
- Alvarez J. A. and Villagra P. E. 2009. *Prosopis flexuosa* DC. (Fabaceae: Mimosoideae). *Kurtziana* (Núcleo Básico-CONICET)
- Arrieta S. and Suárez F. 2005. Spatial patterns of seedling emergence and survival as a critical phase in holly (*Ilex aquifolium* L.) woodland recruitment in Central Spain. *Forest Ecology and Management* 205: 267–282.
- Barboza G. E.; Cantero J. J.; Nuñez C. O. y Ariza Espinar, L. 2006. Flora medicinal de la provincia de Córdoba (Argentina). Pteridófitas y Antófitas silvestres o naturalizadas. Museo Botánico de Córdoba. 1252 pág.
- Barchuk A. H.; Valiente-Banuet A. and M. P. Díaz. 2005. Effect of shrubs and seasonal variability of rainfall on the establishment of *Aspidosperma quebracho-blanco* in two edaphically contrasting environments. *Austral Ecology* 30: 695–705.
- Barchuk A. H.; Boetto M. N.; Iglesias M. R. y Luque S. M. 2006. Biomasa aérea de *Aspidosperma quebracho-blanco* en tres localidades a lo largo de un gradiente de precipitaciones en la zona árida-semiárida argentina En: XXII Reunión Argentina de Ecología, Córdoba- Argentina. Libro de Resúmenes: 317.
- Barchuk A. H. and Valiente-Banuet A. 2006. Comparative analysis of leaf angles and sclerophylly of *Aspidosperma quebracho-blanco* in a geographical gradient of water deficit. *Austral Ecology* 31: 882-891.
- Barchuk A. H.; Iglesias M. R. and Boetto M. N. 2008. Spatial association of *Aspidosperma quebracho-blanco* juveniles with shrubs and conspecific adults in the Arid Chaco, Argentina. *Austral Ecology* 33: 775– 783.

- Bertness M. D. y Callaway, R. M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193
- Bond W. J. and Midgley J. J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution* Vol.16 (1): 45 – 51.
- Bonvissuto G. L. y Busso C. A. 2006. Ascenso hidráulico en y entre isletas de vegetación en la zona árida de Argentina. *Pithon* 75: 55-70.
- Braak C. J. F. and Šmilauer P. 2002. CANOCO for Windows Version 4.5. Biometrics Plant Research International- Wageningen, The Netherlands.
- Breshears D. D.; Rich P. M.; Barnes F. J. and Campbell K. 1997. Overstory-imposed heterogeneity in solar radiation and soil moisture in a semiarid woodland. *Ecological Applications* 7 (4): 1201- 1215.
- Breshears D. D., Nyhan J. W., Heil C. E. and Wilcox B. P. 1998. Effects of woody plants on microclimate in a semiarid woodland: soil temperature and evaporation in canopy and intercanopy patches. *J. Plant Sci.* 159 (6): 1010- 1017.
- Breshears D. D. and Barnes F. J. 1999. Interrelationships between plant functional types and soil moisture heterogeneity for semiarid landscapes within the grassland/forest continuum: a unified conceptual model *Landscape Ecology* 14: 465– 478.
- Bruno J. F., Stachowicz J. J. and Bertness M. D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18 (3): 119 – 125.
- Burgos J. J. y Vidal A. 1951. Los climas de la República Argentina según la nueva clasificación de Thornthwite. *Meteoros* 1(1): 3- 32.
- Burkart A. 1943. Las leguminosas argentinas silvestres y cultivadas. ACME Agency. Buenos Aires, Argentina. 590 pp.
- Burkart A. 1987. Flora Ilustrada de Entre Ríos, Argentina. Parte III. Ed. INTA. 763 págs.
- Burkart A. continuado por Bacigalupo N.M. 2005. Flora Ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Tomo VI Parte IV. Dicotiledóneas arquiclamídeas. B: Geraniales a Umbelliflorales. 627 pág.
- Cabido M., Acosta A., Carranza M. L. and Díaz S. 1992. La Vegetación del Chaco Árido en el W de la Provincia de Córdoba. Argentina. *Documents Phytosociologiques* 12: 47- 456.
- Cabido M.; González C.; Acosta A. and Díaz S. 1993. Vegetation changes along a precipitation gradient in Central Argentina. *Vegetatio* 109: 5-14.
- Cabrera A. 1965. Flora de la provincia de Buenos Aires. Tomo IV Parte 4°. Oxalidaceas a Umbelíferas. Ed. INTA. 418 págs.
- Cabrera A. 1971. Flora patagónica . Parte VII. Compositae. 451 pág.
- Cabrera, A. 1976. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* XIV (1- 2): 1- 43.
- Cabrera, A. (dir.). 1983. Flora de la provincia de Jujuy, República Argentina. Parte VIII. Clethraceas a Solanáceas. 508 pág.
- Cabrera H. M.; Rioseco T. and Kalin A. M. T. 2004. Ecofisiología y distribución de plantas frente a múltiples estrés en las especies de zonas con climas mediterráneos. En: *Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas.* Cabrera H. M. (ed.). EUV. Valparaíso, Chile: 267- 285.
- Caldwell M M. and Richards J. H. 1989 Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecologia* 79: 1- 5.
- Caldwell M. M.; Dawson T. P. and Richards J. H. 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia* 113: 151- 161.

- Callaway R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306 – 349.
- Canadell J. and Zedler P. H. 1995. Underground structures of woody plants in Mediterranean ecosystems of Australia, California and Chile. En: *Ecology and Biogeography of Mediaterranean ecosystems in Chile, California and Australia*. Arroyo M.T.K.; Zedler P.H. and Fox M.D. (eds.). *Ecological Studies* 108, Springer-Verlag, New York: 177- 210.
- Carranza M. L., Cabido M. R., Acosta A. y. Páez S. A. 1992. Las comunidades vegetales del Parque Natural Provincial y Reserva Forestal Natural Chancaní, Provincia de Córdoba. *Lilloa* 38: 75- 92.
- Carrillo-García A.; Bashan Y. and Bethlenfalvay G. J. 2000. Resource-island soils and the survival of the giant cactus, cardon, of Baja California Sur. *Plant and Soil* 218: 207- 214.
- Castro M.; Fassio C.; Darrouy N. y Reyes S. 2007. Caracterización histológica de vasos xilemáticos a nivel de tallo y vulnerabilidad a la cavitación en portainjertos de palto (*Persea americana* Mill) y la variedad Hass en plantas de Vivero. *Proceedings VI World Avocado Congress* . Viña Del Mar, Chile. Publicado en Internet, disponible en <http://www.avocadosource.com/WAC6/es/1-a.html>. Activo: noviembre 2009.
- Chapin F. S. III. 1993. Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. Pages 287-312. In *Scaling physiological processes: leaf to globe*. (J.R. Ehleringer and C.B. Field, eds.). Academic Press, San Diego.
- Cialdella, A. M. 1984. El género *Acacia* (Leguminosae) en la Argentina. *Darwiniana* 25: 59- 111.
- Cialdella, A. M. 1996. Fabaceae Lindl. Tribu II. Acacieae Benth., nom. cons. En: *Flora del Valle de Lerma. Aportes botánicos de Salta* 4 (12): 1- 24.
- Colares M. N. y Arambarri A. M. 2008. *Ziziphus mistol* (Rhamnaceae): Morfo-anatomía y arquitectura foliar. *Lat. Am. J. Pharm.* 27 (4): 568- 577.
- Cornelissen J. H. E.; Lavorel S.; Garnier E.; Diaz S.; Buchmann N., Gurlich D. E.; Reich P. B.; ter Steege H.; Morgan H. D.; van der Heidjen M. G. A.; Pausas J. G. and Poorter J. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335- 380.
- Daly D. C. and Mitchell J. D. 2000. Lowland vegetation of tropical South America -- an overview. In: *Imperfect Balance: Landscape Transformations in the pre-Columbian Americas*. Lentz D. (ed). Columbia University Press, New Cork. pp: 391- 454.
- Del Pozo A.; Fuentes E.; Hajek E. R. and Molina J. D. 1989. Zonación microclimática por efecto de los manchones de arbustos en el matorral de Chile Central. *Rev. Chilena de Historia Natural* 62: 85- 94.
- Del Vitto L. A.; Petenatti M., Neilar M. M. y Petenatti M. E. 1994. Las áreas naturales protegidas de San Luis, Argentina. *Multequina* 3: 141-156.
- Díaz S. and Cabido M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8: 463- 474.
- Díaz S. and Cabido M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem functioning (review article). *Trend in Ecology and Evolution* 16: 646- 655.
- Díaz S., Gurvich D. E., Pérez Harguindeguy N. and Cabido M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Bol. Soc. Argent. Bot.* 37 (1-2): 135 - 140.
- Dimitri M. J. (Ed.). 2004. *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*. Tomo I. Acme Agency S.A.C. y F., Buenos Aires, Argentina. 1169 pp.

- Ehleringer J. R., Phillips S. L., Schuster W. S. F. and Sandquist D. R. 1991. Differential utilization of summer rains by desert plants. *Oecologia* 88: 430– 434.
- Ezcurra E.; Montaña C. and Arizaga S. 1991. Architecture, Light interception and distribution of *Larrea* species in the Monte deserts, Argentina. *Ecology* 72 (1): 2- 34.
- Femenia J. H. 2009a. *Allenrolfea* *vaginata* Kuntze. Flora del Famatina. Publicado en Internet. Disponible en: <http://www.scribd.com/doc/17667675/Jume-negro-Allenrolfea-vaginata-Kuntze>. Activo: julio 2009
- Femenia J. H. 2009b. *Capparis atamisquea* Kuntze. En: Flora del Famatina. Publicado en Internet, disponible en: <http://www.scribd.com/doc/16138580/ATAMISQUI-Capparis-atamis-quea-Kuntze>. Activo agosto 2009
- Femenia J. H. 2009c. *Bulnesia retamo* (Gill. ex Hook) Griseb. En: Flora del Famatina. Publicado en Internet, disponible en: <http://www.scribd.com/doc/12516743/RETAMO-Bulnesia-retama>. Activo agosto 2009.
- Femenia J. H. 2009d. Tala (*Celtis ehrenbergiana* Gillies ex Planchon). En: Flora del Famatina. Publicado en Internet, disponible en: <http://www.scribd.com/doc/17580104/Tala-Celtis-tala-Gillies-ex-Planchon>. Activo agosto 2009.
- Femenia J. H. 2009e. *Schinus* spp. En: Flora del Famatina. Publicado en Internet, disponible en: <http://www.scribd.com/doc/14391060/MOLLE-INCIENSO-MOLLE-PISPITO-Schinus-sps>. Activo agosto 2009.
- Femenia J. H. 2009f. *Ximena americana* L. En: Flora del Famatina. Publicado en Internet, disponible en: <http://www.scribd.com/doc/15434454/PATA-Ximena-americana-L> . Activo agosto 2009.
- Fernández O. A. and Busso C. A. 1997. Arid and semi arid rangelands: two thirds of Argentina. RALA Report n° 200. Iceland. Publicado en Internet, disponible en: <http://www.rala.is/rade/ralareport/Fernandez.pdf>. Activo: junio 2009.
- Franco A. C. and Nobel P. S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870- 886.
- Franco-Pizaña J.; Fullbright T. and Gardiner D. T. 1995. Spatial relations between shrubs and *Prosopis glandulosa* canopies. *Journal of Vegetation Science* 6: 73- 78.
- Galera F. M. 2000. El género *Prosopis* “algarrobos” en América Latina y el Caribe. Distribución, bioecología, usos y manejo. Publicado en internet, disponible en: <http://www.fao.org/docrep/006/ad314s/AD314S07.htm>. Activo: setiembre 2009.
- Gibson A. 1998. Photosynthetic organs of desert plants. *BioScience* 48 (11): 911- 920.
- Giménez A. M.; Figueroa M. E.; Hernández P. y M. Cejas. 2008. Jume negro (*Allenrolfea vaginata* Kuntze, Chenopodiaceae): potencialidades de usos en la rigurosidad del ambiente salino. *Quebracho* 15: 32-36.
- Gitay H. and Noble I. R. 1997. What are plant functional types and how should we seek them? En: *Plant Functional Types*. Smith T. M., Shugart H. H. and Woodward F. I. (eds). University Press, Cambridge. pp 3-19.
- Grubb P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of regeneration niche. *Biological review* 52: 107- 145.
- Gutiérrez J. R. 2001. Importancia de los Arbustos Leñosos en los Ecosistemas de la IV Región. Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su Conservación: Región de Coquimbo. Squeo F.A., Arancio G. y Gutiérrez J.R. (eds.). Universidad de La Serena, La Serena, Chile, pp: 253 – 260.

- Gutiérrez J. R. y Squeo F. A. 2004. Importancia de los arbustos en los ecosistemas semiáridos de Chile. *Ecosistemas* 13 (1): 36- 45. Publicado en Internet, disponible en: <http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=159> Activo: diciembre 2005.
- Hill M.O. and Šmilauer P. 2005. TWINSPAN for Windows version 2.3. Centre for Ecology and Hydrology & University of South Bohemia, Huntingdon & Ceske Budejovice.
- Horton J. L. and Hart S. C. 1998. Hydraulic lift: a potentially important ecosystem process. *Tree* 13 (6): 232 - 235.
- InfoStat. 2010. InfoStat, versión 2008. Software. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Inurriagarro R. O. 2003. Plant ecophysiological responses to a field experimental drought in the Prades holm oaks forest. Tesis doctoral. Publicado en Internet, disponible en: http://www.tesisenxarxa.net/TESIS_UAB/AVAILABLE/TDX-0430104-160309//roi-1de1.pdf Activo: agosto 2009.
- Jauffret S. and Visser M. 2003. Assigning life-history traits to plant species to better qualify aridland degradation in Presaharian Tunisia. *Journal of Arid Environments* 55: 1- 28.
- Jobbágy E, Nosetto M, Villagra P and Jackson R. Water subsidies from mountains to deserts: their role in sustaining groundwater-fed oases in a sandy landscape. *Ecological Applications*. En prensa.
- Ladyot- IADIZA 2009. *Baccharis salicifolia* Pers. Ficha botánica. Publicado en internet, disponible en: http://www.cricyt.edu.ar/ladyot/herba_digital/fichas_especies/chilca.htm. Activo: agosto 2009.
- Leishman M. R. and Westoby M. 1992. Classifying plants into groups on the basis of associations of individual traits: evidence from Australian semi-arid woodlands. *J. Ecol.* 80: 417- 424.
- Kefi, S., Rietkerk M., van Baalen M. and Loreau M. 2007. Local facilitation, bistability and transitions in arid ecosystems. *Theoretical Population Biology* 71: 367- 379.
- Kefi S.; van Baalen M.; Rietkerk M. and Loreau M. 2008. Evolution of Local Facilitation in Arid Ecosystems. *The American Naturalist* 172 (1). E-Article. Publicado en Internet, disponible en: <http://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/588066> Activo: junio 2009.
- Kloeppel B. D.; Gower S. T., Vogel J. G. and Reich P. B. 2000. Leaf-level resource use for evergreen and deciduous conifers along a resource availability gradient. *Functional Ecology* 14: 281– 292.
- Ladyot-IADIZA. 2009. *Cercidium praecox subesp. glaucum* Johnst. Herbario digital de CRICyT. Publicado en internet, disponible en: http://www.cricyt.edu.ar/ladyot/herba_digital/fichas_espe-cies/chañar_brea.htm. Activo: agosto 2009.
- León M. F. y Squeo F. A. 2004. Levantamiento hidráulico: La raíz del asunto. En: *Fisiología ecológica en plantas mecanismos y respuestas a estrés en los Ecosistemas*. Cabrera H. M. (ed.). EUV, Valparaíso, Chile. Pp: 99- 109.
- Marañón T., Camarero J. J., Castro J., Díaz M., Espelta J. M., Hampe A., Jordano P., Valladares F., Verdúa M. y Zamora R. 2004. Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración. En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Valladares F. (ed.), Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, Madrid. Pp: 69- 99.
- Mares M. A.; Morello J. and Goldstein G. 1985. The Monte desert and other subtropical semi-arid biomes of Argentina, with comments on their relation to North American arid

- areas. En: Hot Deserts and Arid Shrublands. Evenari M., Noy-Meir I. and Goodall D. W. (ed.), Elsevier. 12A: Ecosystems of the World, Amsterdam. Pp: 203- 238.
- Marino G. y Pensiero J. F. 2003. Floristic and structural heterogeneity of *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forests in the southern Humid Chaco region. *Darwiniana* 41 (1-4): 17- 28.
- Martens S. N., Breshears D. D., Meyer C. W. 2000. Spatial distributions of understory light along the grassland-forest continuum: effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies. *Ecological Modelling* 126: 79– 93.
- Martínez-Villalta J. y Piñol J. 2003. Limitaciones hidráulicas al aporte de agua a las hojas y resistencia a la sequía. *Ecosistemas* 2003/1. Publicado en Internet, disponible en: www.aeet.org/ecosistemas/031/investigacion1.htm. Activo: agosto 2009.
- Medina E. and Francisco M. 1994. Photosynthesis and water relations of savanna tree species differing in leaf phenology. *Tree Physiology* 14: 1367- 1381.
- Miller J. S. 2009. *Lycium tenuispinosum*. Project Lycieae. Species diversity & evolutionary ecology. Publicado en Internet, disponible en: [http://www3.amherst.edu/~jasmiller-LycieaeWeb/South%20America/Ltenuispinosum.html](http://www3.amherst.edu/~jasmiller/LycieaeWeb/South%20America/Ltenuispinosum.html) . Activo: agosto 2009.
- Moglia J. G. y López C. R. 2001. Estrategia adaptativa del leño de *Aspidosperma quebracho-blanco*. *Maderas y bosques* 7 (1): 13- 25.
- Mooney H. A. and Dunn E. L. 1970. Photosynthetic systems of mediterranean-climate shrubs and trees of California and Chile. *American Naturalist* 104: 447- 453.
- Morello J. 1955. Estudios botánicos en las regiones áridas de la Argentina. Ambiente, morfología y anatomía de cuatro arbustos resinosos de follaje permanente del Monte. *Revista agronómica del Noroeste Argentino* 1 (3): 301- 370.
- Müeller-Dombois D. and Ellenberg H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. J. Wiley and Sons. New York, U.S.A.: 547 pág.
- Mulgara de Romero M. E. 1981. Contribuciones al estudio del género *Atriplex* (Chenopodiaceae) en la Argentina. *Darwiniana* 23 (1): 119 – 150.
- Muñoz M. R., Squeo F. A., León M. F.; Tracol Y. and Gutiérrez J. R. 2008. Hydraulic lift in three shrub species from the Chilean coastal desert. *Journal of Arid Environments* 72: 624– 632.
- Navas M. L. and Garnier E. 2002. Plasticity of whole plant and leaf traits in *Rubia peregrina* in response to light, nutrient and water availability. *Acta Oecologica* 23: 375– 383.
- Nee M. 1984. Flora de Veracruz. Ulmaceae. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos (ed). Xalapa, México. Fascículo 40. 38 pág.
- Niering W. A., Whittaker R. H. and Lowe C. H. 1963. The saguaro: a population in relation to its environment. *Science* 142: 15- 23.
- Noy-Meir I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual review of Ecology and Systematics* 4: 25- 51.
- Olivares S. P. y Squeo F. A. 1999. Patrones fenológicos en especies arbustivas del desierto costero del norte-centro de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 353- 370.
- Perrotta V. G. y Arrambarri A. M. 2004. *Schinus longifolia* var. *longifolia* (Anacardiaceae): anatomía foliar y caulinar. *Acta farmacológica bonaerense* 23 (2): 142- 147.
- Piaggio M. 2003. *Aloysia gratissima* (Gill. et Hook) Tronc. Publicado en Internet, disponible en: <http://micol.fcien.edu.uy/flora/Aloysia-gratissima.html>. Activo: agosto 2009.

- Prieto M. R.; Villagra P. E.; Lana N. B. y Abraham E. M. 2003. Utilización de documentos históricos en la reconstrucción de la vegetación de la Llanura de la Travesía (Argentina) a principios del siglo XIX. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 613- 622.
- Pugnaire F. I. and Lázaro R. 2000. Seed bank and understory species composition in a semiarid environment: the effect of shrub age and rainfall. *Annals of Botany* 86: 807-813.
- Raunkier C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. Clarendon Press, Oxford. 632 pp.
- Reyes-Olivas A., Apodaca-Ovalle V., Cota-Sánchez J. H. y Casillas-Álvarez P. 2008. Relación del suelo y la topografía con la diversidad y la estructura de la vegetación insular en el desierto costero de Sinaloa, México. En: Estudios de las islas del Golfo de California. Flores-Campaña L. M. (ed). Universidad Autónoma de Sinaloa-Gobierno del Estado de Sinaloa-Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México. Pp: 53- 66.
- Reynolds J. F.; Virginia R. A.; Kemp P. R.; De Soyza A. G. and Tremmel D. C. 1999. Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological monographs* 69 (1): 69- 106.
- Rodríguez Marquez A.; García Q. S. and Fernández C. W. 1999. Effects of sun and shade on leaf structure and sclerophylly of *Sebastiania myrtilloides* (Euphorbiaceae) from Serra do Cipo, Minas Gerais, Brazil. *Bol. Bot. Univ. São Paulo* 18: 21- 27.
- Rossi B. E. and Villagra P. E. 2003. Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understory species in arid Argentina. *Journal of Vegetation Science* 14: 543- 550.
- Schade J. D.; Sponseller R.; Collins S. L. and Stiles A. 2003. The influence of *Prosopis* canopies on understory vegetation of landscape position. *Journal of Vegetation Science* 14 (5): 743- 750.
- Schade J. D. and Hobbie S. H. E. 2005. Spatial and temporal variation in islands of fertility in the Sonoran Desert. *Biogeochemistry* 73: 541- 553.
- Schenk H. J. 1999. Clonal splitting in desert shrubs. *Plant Ecology* 141: 41- 52.
- Slatyer R. O. 1961. Methodology of a water balance study conducted on a desert woodland (*Acacia aneura* F. Muell.) community in central Australia. *UNESCO Arid Zone Research* 16: 15- 26.
- Torres R.; Squeo F. A.; Jorquera C.; Aguirre E. y Ehleringer J. R. 2002. Evaluación de la capacidad estacional de utilizar eventos de precipitación en tres especies de arbustos nativos de Chile con distintos sistemas radiculares. *Revista chilena de Historia Natural* 75 (4). Publicado en Internet. Disponible en: http://www.scielo.cl/scielo.php?pid=S071-6078X2002000400009&script=sci_arttext Activo Agosto 2009.
- Turner J. M. 1994. Sclerophylly: primarily protective? *Funct. Ecol.* 8: 669-675.
- Tyree M. T.; Salleo S.; Nardini A.; Lo Gullo M. A. and Mosca R. 1999. Refilling of embolized vessels in young stems of laurel. Do we need a new paradigm? *Plant Physiology* 120: 11- 21.
- USDA, ARS, National Genetic Resources Program. *Capparis speciosa*. Germplasm Resources Information Network - (GRIN) [Online Database]. National Germplasm Resources Laboratory, Beltsville, Maryland. Publicado en Internet, disponible en : <http://www.ars-grin.gov/cgi-bin/npgs/html/taxon.pl?438823>. Activo: agosto 2009.
- Vaieretti M. V., Díaz S., Vile D. and Garnier E. 2007. Two measurement methods of leaf dry matter content produce similar results in a broad range of species. *Annals of Botany*

- 99 (5): 955- 958. Publicado en Internet, disponible en: <http://aob.oxfordjournals.org/cgi/content/full/99/5/955/MCM022TB1> . Activo: setiembre 2009.
- Valiente-Banuet A. and Ezcurra E. 1991. Shade as cause of association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961- 971.
- Valladares F., Milagrosa A., Peñuelas J., Ogaya R., Camarero J. J., Corchera L., Sisó S. y Gil-Pelegrín E. 2004. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía En: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Valladares F. (ed.), Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. Pp: 163- 190.
- Villagra P. E.; Marone L. And Cony M. A. 2002. Mechanisms affecting the fate of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae, Mimosoideae) seeds during early secondary dispersal in the Monte Desert, Argentina. *Austral Ecology* 27: 416– 421.
- Villagra P. E.; Cony M. A.; Mantován N. G. Rossi B. E.; González Loyarte M. M.; Villalba R. y Marone L. 2004. Ecología y manejo de los algarrobales de la Provincia Fitogeográfica del Monte. En: 2004. *Ecología y manejo de bosques nativos de Argentina*. Arturi M. F., Frangi J. L. y Goya J. F (eds.), Editorial Universidad Nacional de La Plata, La Plata: 1- 32.
- Villagra P. E., Villalba R., Boninsegna J. A. 2005. Structure and growth rate of *Prosopis flexuosa* woodlands in two contrasting environments of the central Monte desert. *Journal of Arid Environments* 60: 187– 199.
- Westoby M.; Falster D. S.; Moles A. T.; Vesk P. A. and Wright J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 125- 159
- Wright I. J. and Westoby M. 2002. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist* 155: 403- 416.
- Wright I. J., Westoby M. and Reich P. B. 2002. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has a different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology* 90: 534- 543.

VARIACIÓN DE LA ASOCIACIÓN ESPACIAL CON LAS LEÑOSAS NODRIZAS EN EL GRADIENTE

INTRODUCCIÓN

En las zonas áridas y semiáridas, el alto estrés físico dominante compromete en gran medida la regeneración de la vegetación (Squeo *et al.*, 1999; Kitzberger *et al.*, 2000; Yates y Broadhurst, 2002). La escasez de agua disponible y las altas temperaturas, afectan particularmente a los árboles, lo que provoca una clara disminución de su abundancia conforme aumenta el déficit hídrico (Noy-Meir, 1973; Mares *et al.*, 1985; Davis *et al.*, 2002; Martínez-Vilalta y Piñol, 2002; 2003). Se sabe que la fase germinación-establecimiento de plántulas es la más lábil, ya que la supervivencia y crecimiento de los nuevos individuos depende fuertemente de las características de los microhábitats disponibles (Marañón *et al.*, 2004). Al respecto, existen evidencias de que las plantas leñosas adultas pueden facilitar la regeneración de la misma u otra especie al amortiguar las condiciones ambientales extremas propias de la región (Callaway, 1995; Gutiérrez y Squeo, 2004) y que las asociaciones espaciales positivas entre adultas y juveniles es prueba del efecto de facilitación descrito (Drezner, 2006), en ambientes donde la asociación con vacíos ecológicos o micrositos a cielo abierto es menor o negativa (Barchuk *et al.*, 2008). Estas asociaciones han sido encontradas en una amplia variedad de ambientes, especialmente en los que muestran restricción de recursos (Flores y Jurado, 2003). Ejemplo de ello, son las evidencias halladas en bosques tropicales secos (Sánchez-Velásquez *et al.*, 2004), arbustales en el semiárido mediterráneo (Pugnaire *et al.*, 1996; Haase *et al.*, 1996; Lloret *et al.*, 2005), marismas o pantanos de sal (Bertness y Hacker, 1994; Bertness y Ewanchuk, 2002), estepas gramíneas en ambientes montañosos (Greenlee y Callaway, 1996), sabanas y bosques (Callaway y D'Antonio, 1991), arbustales con emergentes arbóreos de Australia meridional y Sudamérica (Chaco Árido) (Hastwell y Facelli, 2003;

Barchuk et al. 2005; Meiado, 2008) y en desiertos (McAuliffe 1986; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Drezner, 2006; Suzán-Azpiri y Sosa, 2006).

Si bien numerosos autores señalan que la importancia de la facilitación incrementa en función del aumento del estrés físico (Bertness y Callaway, 1994; Callaway, 1995) tal relación es compleja (Greenlee y Callaway, 1996; Hastwell y Facelli, 2003). En la mayoría de los estudios realizados, se consideran gradientes de un único factor como determinante del aumento de estrés ambiental, por ejemplo, aumento de temperatura o disminución de las precipitaciones (Tielbörger y Kadmon 2000; Callaway *et al.* 2002; Maestre y Cortina 2004; Kikvidze *et al.* 2005). Sin embargo, muchos de estos trabajos no muestran un resultado monótono al tipo de estrés considerado, lo que podría indicar que otros factores ambientales, físicos o biológicos, están involucrados en la construcción de la respuesta y que la consideración de un único componente puede no ser suficiente para testear la relación entre estrés e importancia de la facilitación (Kawai y Tokeshi, 2007).

Las investigaciones de los últimos años, señalan que un delicado balance entre facilitación y competencia entre plantas vecinas, ocurre conforme varía la oferta de recursos en el espacio y en el tiempo o según el proceso biológico o etapa ontogénica de las plantas consideradas (Greenlee y Callaway, 1996; Callaway y Walter, 1997; Holmgren *et al.*, 1997; Stachowicz, 2001; Acuña Rodríguez *et al.*, 2006), a lo que Jones y Callaway (2007) denominan dependencia contextual de las interacciones. Así como la presencia de plantas nodrizas amortiguan la alta radiación directa, mejorando las condiciones de temperatura y disponibilidad hídrica bajo su sombra, claramente, la deposición densa de mantillo podría impedir la emergencia de plántulas (Holmgren *et al.*, 1997). Este efecto también es visible en las exploraciones realizadas en gradientes ambientales materializados en el espacio, a distintas escalas, como las de los sistemas intermareales (Bertness y Leonard, 1997); comunidades de marismas (Bertness y Hacker, 1994; Hacker y Gaines, 1997); comunidades montañosas (Choler *et al.*, 2001; Badano *et al.*, 2002); regiones semiáridas (Valiente-Banuet *et al.*, 1991b; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Larrea-Alcazar *et al.*, 2005) y desiertos (Niering *et al.*, 1963; Franco y Nobel, 1989; Rossi y Villagra, 2003; Caylor *et al.*, 2003).

La relación entre facilitación-competencia y condiciones de estrés ambiental, depende también de diversos atributos de las especies asociadas. Al respecto, Maestre *et al.* (2009) señalan que el balance entre facilitación y competencia puede variar en función de la estrategia que tengan las especies implicadas para enfrentar el estrés físico o el biológico. Una nodriza tolerante al estrés puede tener ventajas comparativas frente a juveniles de especies de estrategias competitivas, lo que haría variar el balance facilitación-competencia sobre los procesos biológicos que ocurren durante el establecimiento de las nuevas plantas. En cuanto a la planta-nodriza, los caracteres que forman parte de la estructura del canopeo que ofrece sombra protectora (Franco y Nobel, 1989; Arrieta y Suárez, 2005; Drezner, 2006; Suzán-Azpíri y Sosa, 2006; Larrea-Alcazar *et al.*, 2008) cuentan entre los que las definen como tolerantes al estrés físico de ambientes semiáridos y áridos (Ezcurra *et al.*, 1991; Medina y Francisco, 1994; Reynolds *et al.*, 1999, Kloeppe *et al.*, 2000; Cabrera *et al.*, 2004; Barchuk y Valiente-Banuet, 2006). En cambio, para la planta beneficiada, son relevantes las características que la hacen resistente o evasora del estrés físico, lo que cambia su dependencia de la planta nodriza. Evidencia de ello, se encontró en plantaciones experimentales de *Prosopis chilensis* y *Aspidosperma quebracho-blanco* en el nor-oeste de Córdoba (Barchuk y Díaz, 2000), donde la especie leguminosa y caducifolia presentó mayor vigor de crecimiento fuera de la cobertura de las especies arbustivas, mientras que la perennifolia y esclerófila, de crecimiento más lento, dependió fuertemente de los micrositios favorables que le ofrecían otras plantas adultas. Similares resultados obtuvieron Barchuk *et al.* (2008), en un estudio de asociación espacial de juveniles de *A. quebracho-blanco* con grupos de especies leñosas de diferente estrategia foliar. En ese trabajo, los autores señalan que la asociación de los nuevos individuos es más intensa con grupos de arbustos perennifolios que con los caducifolios leguminosos; que existe una clara disociación con los arbustos caducifolios no leguminosos (y los micrositios a cielo abierto) y relacionan esto con la distinta calidad de la sombra ofrecida por los tipos funcionales mencionados.

Se sabe que el estudio de los patrones espaciales de las poblaciones, permite inferir la existencia de procesos biológicos subyacentes, como respuesta a la heterogeneidad ambiental dada por la disponibilidad de recursos. Así, la asociación espacial de las

poblaciones implicadas, puede indicar interacciones (Perry y Dixon, 2002) tanto intra- como inter-específicas, tales como la competencia (McAuliffe, 1986; Perry *et al.*, 2002) y la facilitación. Los estudios de distribución y asociación espacial, más que una aproximación matemática, proveen medidas cuantitativas de modelado espacial y mejoran el entendimiento de los principios biológicos (Perry, 1995a). Ejemplo de ello, se encuentra en referencia al manejo de plagas agrícolas (Perry, 1995b); asociaciones de árboles con particularidades topográficas en sistemas montañosos (Niiyama *et al.*, 1999) y asociaciones positivas entre especies leñosas que mejoran las posibilidades de regeneración natural de otras (Franco-Pizaña *et al.*, 1995; Baraza *et al.*, 2006; Barchuk *et al.* 2008).

En la región central del país existe un gradiente de déficit hídrico que ofrece la oportunidad de estudiar como varían las asociaciones – disociaciones entre juveniles arbóreos y adultos de la misma u otras especies. En este gradiente, que abarca desde el Chaco subhúmedo (en el sudeste de la provincia Santiago del Estero) hasta la provincia fitogeográfica del Monte (Noreste de la provincia de Mendoza), se observa variación en la fisonomía (Daly y Mitchell, 2000), en la complejidad estructural de las comunidades, en los tipos funcionales de plantas (Cabido *et al.*, 1993) leñosas, el tamaño de los árboles presentes (Prieto *et al.*, 2003) y en la estrategia foliar las plantas de perennifolias a caducifolias (Money y Dunn, 1970; Reyes Oliva *et al.*, 2008).

En el capítulo anterior de esta tesis, quedó demostrado que las comunidades leñosas se componen de distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y que a medida que aumenta el déficit hídrico en el gradiente regional bajo estudio, estos grupos varían en su composición específica y/o en la abundancia relativa de sus componentes. En este gradiente, coexisten árboles y arbustos áfilos, caducifolios y perennifolios, con *A. quebracho-blanco* Schlecht. (Cabrera y Willink, 1973) y *Prosopis flexuosa* (Morello, 1958), árboles de estrategias foliares contrastantes. Debido a la elevada rigurosidad climática (por déficit hídrico y temperaturas elevados), es posible que la facilitación sea uno de los mecanismos más importantes que permiten la regeneración natural de árboles, más aún si la estrategia foliar de estos no es la adecuada para las condiciones imperantes (Jones y Callaway, 2007).

Aspidosperma quebracho-blanco (Apocynaceae) es un árbol, perennifolio y esclerófilo, de origen méxico, y metabolismo C3. Se lo encuentra en un amplio gradiente de precipitaciones, desde los 1200 a los 300 mm/año, en una amplia trayectoria latitudinal (Prado, 1993) debido a la plasticidad foliar, variación de la esclerofilia de sus hojas y a la variación de los ángulos foliares en el gradiente (Barchuk & Valiente-Banuet, 2006). Forma bancos de plántulas y juveniles, en el Chaco Árido (Barchuk y Díaz, 1999) debido a su alta capacidad de rebrote (nicho de persistencia; Barchuk *et al.*, 2006.b) y requiere de plantas nodrizas en la etapa de establecimiento inicial, especialmente demostrado con el arbusto perennifolio *Larrea divaricata* (Barchuk *et al.*, 2005). Existen otros antecedentes de asociación espacial de esta especie, con tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas. Cuando se definieron dichas agrupaciones de plantas leñosas por la longevidad de la hoja y la pertenencia a la familia de las leguminosas, como indicio de la formación de islas de fertilidad ricas en nitrógeno, Barchuk *et al.* (2008) encontraron que interacción era más estrecha con los arbustos perennifolios.

Prosopis flexuosa (Fabaceae), árbol caducifolio, forma parte de la vegetación del Chaco Árido. Penetra en la provincia fitogeográfica del Monte formando bosques desde los 25 a 30° L.S. (Morello, 1958; Morello, 1977, Villagra *et al.*, 2005) y codomina en bosques tipo edáfico azonales y galerías de ríos temporarios, hasta los 1200 m.s.n.m (Cony, 1993; Roig, 1993; Villagra *et al.*, 2004). Su presencia, así como su tasa de crecimiento diamétrica de tronco, en el extremo más árido de estos ambientes, podría ser explicado por la accesibilidad al agua freática de las plantas adultas, más que por el aporte proveniente de las lluvias (Jóbbagy *et al.*, 2010). Al igual que *A. quebracho-blanco*, forma banco de plántulas y juveniles (Villagra *et al.*, 2005; Barchuk *et al.*, 2006.a.). Referido a los mecanismos que posibilitan su regeneración en estas condiciones de estrés, se ha comprobado que requiere de plantas nodrizas en la fase inicial de establecimiento en el Chaco Árido (Barchuk y Carranza, 2000).

Aspidosperma quebracho-blanco y *P. flexuosa* tienen fenologías foliares contrastantes. Además, se conoce que plántulas y juveniles, establecen asociaciones espaciales positivas y relaciones de facilitación con sus adultos y los de otras especies leñosas en el nor-oeste de

Córdoba (Barchuk and Díaz 1999; Barchuk and Carranza 2000; Barchuk *et al.* 2005). Se sabe que allí, el principal mecanismo de nodricismo asociado a la supervivencia de *A. quebracho-blanco* es la sombra, (Barchuk *et al.*, 2005) y que la intensidad de la asociación espacial varía según el tipo funcional de la planta facilitadora, carácter determinado por la estructura de la canopia y la diferente calidad de la sombra provista por la estrategia foliar (Barchuk *et al.*, 2008). Existen escasas referencias para *P. flexuosa* (Barchuk y Carranza, 2000).

Se sostiene, en base a la evidencia descrita anteriormente, que la relación de facilitación entre los juveniles de ambas especies y árboles y arbustos acompañantes es importante en toda la región árida. Así, en el presente capítulo, se estudia la ocurrencia de bancos de juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* y las posibles asociaciones espaciales, como evidencia de la ocurrencia de facilitación, en los cuatro sitios de trabajo situados a lo largo del gradiente de déficit hídrico, caracterizados en el capítulo anterior. Particularmente, se analizará la asociación con los tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas definidos en el capítulo 2 de esta tesis. Los interrogantes a responder son: ¿Los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* se establecen en asociación con sus adultos o con leñosas conglomeradas en tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas, en todo el gradiente semiárido-árido bajo estudio? ¿Cambia la intensidad de asociación a lo largo del gradiente planteado? ¿Difieren la densidad poblacional y el tamaño medio individual, de los bancos de juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*?

Las hipótesis planteadas son:

- 4- Los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* se asocian a todos los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas, definidos en el capítulo anterior de esta tesis, en todo el gradiente de déficit hídrico semiárido-árido.
- 5- La intensidad y la identidad funcional de la asociación espacial entre especie arbórea y nodriza, cambia en el gradiente de déficit hídrico. En el caso del *A. quebracho-blanco* se espera que la asociación espacial con plantas nodrizas sea más intensa en la porción

más árida. En *P. flexuosa* se espera que la asociación sea más laxa que la que se da entre *A. quebracho-blanco* y sus nodrizas.

- 6- La regeneración natural se encuentra más limitada hacia el extremo más árido del gradiente de déficit hídrico considerado. La densidad y el tamaño medio individual en los bancos de plántulas y juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* será menor en la zona más árida del gradiente considerado.

Los objetivos específicos son:

- 1- Describir los patrones de distribución espacial de los tipos funcionales de plantas candidatas a nodrizas y de las poblaciones de adultos y de plántulas y juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*, como paso necesario para el análisis de asociación espacial entre estas agrupaciones.
- 2- Establecer si los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* se asocian a todos los tipos funcionales de leñosas potenciales nodrizas en todo el gradiente de déficit hídrico semiárido-árido.
- 3- Evaluar si la intensidad y la identidad funcional de la asociación espacial entre especie arbórea y nodrizas, cambia en el gradiente de déficit hídrico.
- 4- Estudiar si la supervivencia y el tamaño medio individual de las plántulas y juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*, varían a lo largo del gradiente considerado.

MATERIALES Y MÉTODOS

Tal como se aclarara en el Capítulo 2, el diseño de trabajo de esta tesis no dispuso de réplicas verdaderas por tratarse de un estudio realizado a escala regional, donde se compararon 4 sitios ubicados en un amplio gradiente de precipitaciones y de déficit hídrico de unos 650 km de trayectoria total. No obstante esta limitación, se pueden visualizar las

tendencias de la vegetación, como se ha hecho en importantes aportes al estudio de gradientes (Caylor *et al.*, 2003; Daniels y Veblen, 2004; Abril A y Noe L. 2007).

Sitios de trabajo a campo

Los muestreos para los análisis de distribución y asociación espacial de cada especie o grupo funcional de especies, fueron conducidos en los cuatro sitios de trabajo ubicados a lo largo del gradiente de déficit hídrico, definidos en el capítulo 1 (Tabla 1.1 y Fig. 1.1).

Esto es:

- a) un **bosque secundario**, en buen estado, que fitogeográficamente corresponde al Bosque Chaqueño, distrito Occidental (Cabrera, 1971). Ubicado en la zona rural de Colonia Alpina en la provincia de Santiago del Estero, con 100 mm anuales de déficit hídrico (Burgos y Vidal, 1951);
- b) un bosque xerofítico de *A. quebracho-blanco* de la Reserva Forestal Chancaní (Carranza *et al.*, 1992), en el N.O. de la provincia de Córdoba, con déficit hídrico medio de entre 400 y 500 mm al año (Burgos y Vidal, 1951);
- c) un bosque de quebrachos blancos (*A. quebracho-blanco*) en asociación con algarrobos, especialmente *P. flexuosa*, en la Reserva Quebracho de la Legua en el N.O. de la provincia de San Luis, de 550 mm anuales de déficit hídrico (Burgos y Vidal, 1951);
- d) bosques de *P. flexuosa* en la Reserva Forestal Natural Bosques de Telteca en el N.E. de la provincia de Mendoza, de 800 mm de déficit hídrico al año (Burgos y Vidal, 1951), que pertenecen a la provincia fitogeográfica del Monte. Debido a la alta heterogeneidad física de la región, los sitios de muestreo se corresponden a tres bosques que se diferencian por caracteres geomorfológicos. Así, el sitio 1 se corresponde con médanos bajos que forman ondulaciones; el sitio 2 se encuentra en una zona medanosa y el sitio 3, en el intermédanos (González Loyarte *et al.*, 2000).

Muestreo a campo y datos para definir patrones de distribución y asociación espacial. Procesamiento.

En cada sitio de trabajo, se realizaron censos florísticos en tres cuadrados o unidades muestrales, de 50 x 50 m², divididos en cuadrantes o grillas de 10 x 10m², utilizando cintas métricas. Allí, se relevó la posición topográfica de cada planta leñosa adulta y de las plántulas y juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*, determinando las coordenadas de cada individuo en un sistema X (dirección Norte- Sur) e Y (oeste-este). A fin de discriminar entre juveniles y adultos de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* se tomó como referencia la altura media del estrato de arbustos de cada lugar de trabajo. Dicha medida indicaría el tamaño a partir del cual, los individuos se liberan del efecto de la capa inferior de leñosas. En el caso de Colonia Alpina, se tomó como referencia los 4 m. de altura; para Chancaní, 3m. y, en Quebracho de la Legua y Telteca, los 2 m. A las plántulas y juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*, además, se les midió la altura.

Para caracterizar la distribución espacial de los juveniles y de los adultos de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*, y de los diferentes tipos funcionales de leñosas potenciales nodrizas definidos en el capítulo anterior (Tabla 2.3), así como la posible asociación entre juveniles y adultos, se utilizó el software SADIE (Spatial Analysis by Distance Indices, Perry *et al.*, 1996, 1999; Perry, 1998; Perry *et al.*, 1999). Para ello, se construyeron primero las planillas de datos generados, llamados “counts”. Esta variable revela la abundancia de individuos de cada población e incluye los parámetros espaciales resultantes de la posición topográfica en los dos ejes espaciales considerados (X e Y). Las planillas de *counts*, se construyeron a dos escalas o tamaños de sub-grillas, de 5 x 5 m² para los árboles adultos y de 2,5 x 2,5 m², para arbustos, dado el menor tamaño de los individuos en las locaciones (Barchuk *et al.*, 2008). A las juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*, se les determinó abundancia en los dos tamaños de sub-grilla, con el objetivo de poder comparar sus patrones de distribución espacial tanto con árboles como con arbustos (Perry y Dixon, 2002). Para el análisis de los vacíos ecológicos se utilizó el mismo tamaño de sub-grilla que para arbustos. A modo de ejemplo, se incluye una planilla en el Anexo I. En base a la planilla de counts, se construyó el archivo de entrada de SADIE (rbni5.txt), utilizando software Excel y Bloc de Notas.

En el análisis de la distribución espacial, SADIE proveyó un Índice medio de agregación (**Ia**) por grupo de datos, a partir de aproximaciones estadísticas sucesivas. Luego, realizó una prueba estadística (**Pa**) formal, en base a la aleatorización de los mismos datos, que permitió describir el patrón de distribución espacial de los datos de cada población. Así, estos muestran una distribución agregada si **Ia** > 1 y **Pa** <0,05; aleatoria si **Ia** = 1 y **Pa** es cercano a 0,50 y regular si **Ia** < 1 con **Pa** cercano a 1 (Perry, 1998; Maestre y Cortina, 2002). Para confirmar el patrón de distribución espacial, se consideró el índice estandarizado adimensional de agregación medio (**v**) proporcionado por SADIE, como salida adicional en el análisis de la distribución espacial de cada población. Este índice nos permite cuantificar el grado en el cual cada unidad muestral contribuye al total de agrupamiento, ya sea mostrando áreas de distribución agregada de la población (zonas cuya abundancia es superior a la abundancia media) o claros (zonas con abundancia inferior a la abundancia media; Perry *et al.*, 1999). Así, confirma el patrón espacial agregado cuando el **v** es superior a 1,5 y la prueba estadística informa un **Pa** <0,05; aleatorio si **v** es cercano a 1 y **Pa** es cercano a 0,50 y regular si **v** < 1 con **Pa** cercano a 1 (Perry 1995 a; 1995b; 1996).

Se contruyeron los mapas de distribución espacial de las poblaciones de juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*, que permiten explicar la contribución de la abundancia de los individuos a los patrones de distribución (Perry *et al.*, 1999).

Se realizaron análisis de la varianza de las nuevas variables (**Ia**; **v** y **Pa**, respectivas) para comparar los patrones de distribución espacial de los diferentes tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas, de los vacíos y de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*, para cada sitio. El modelo estadístico considerado corresponde a la forma:

$$Y_{ij} = \mu + \tau_i + \varepsilon_{ij}$$

Donde:

Y_{ij} es la observación del tratamiento i en la parcela j . En este caso, el **Ia** del tipo funcional o especie considerada.

τ_i es el efecto del tratamiento i (considerando tratamiento a cada tipo funcional de planta potencial nodriza o población de juveniles y adultos de *A. quebracho-blanco* y de *P.*, con $i = 1, \dots, 15$).

ε_{ij} es el término del error aleatorio asociado a la observación Y_{ij}

Se seleccionó el método de comparaciones múltiples propuesto por Fisher (LSD Fisher) para comparar las medias de tratamientos, de a pares, al nivel de significación $\alpha = 0,05$.

Como segundo paso, se realizó la prueba de asociación espacial con SADIE, que refleja la similitud de los patrones espaciales de dos conjuntos de datos (Perry, 1995). Para ello, utilizó como entrada los índices *cluster* (\mathbf{v}) de cada unidad o cuadrado de censo, los cuales revelan la contribución relativa de cada sub-grilla al total del agrupamiento. Estos índices *cluster* son producidos como salida adicional del análisis de distribución espacial. Así, en el análisis de asociación espacial, aquellas unidades muestrales donde los índices \mathbf{v} de ambas poblaciones analizadas muestran un patrón de distribución espacial agregado o un claro, contribuirán de manera importante y positiva a la correlación, mientras que donde una de las especies muestre un agregado y la otra un claro, la contribución será negativa. Unidades de muestreo donde los valores de los índices *cluster* \mathbf{v} sean pequeños, no contribuirán de manera decisiva a la asociación o disociación. SADIE utiliza medidas de asociación local, estimando la contribución de cada unidad de sub-grilla al coeficiente de correlación global entre las poblaciones (\mathbf{Xp}), que incorpora las abundancias junto con la información geográfica que proveen los índices de *cluster* a los cuales se les aplica dicho coeficiente. Valores positivos de \mathbf{Xp} indican la presencia de coincidencias en la distribución espacial agregada de las dos poblaciones analizadas, lo que se toma como evidencia de asociación espacial entre especies estudiadas y tipos funcionales de plantas nodrizas o vacíos. En caso contrario, valores negativos de dicho coeficiente revelan que la presencia de una de las poblaciones no coincide con la otra, resultando así una asociación espacial negativa o disociación. Luego, el programa genera un valor \mathbf{X} promedio (coeficiente de correlación global) y en base a simulaciones aleatorizadas a partir de los valores de \mathbf{Xp} observados (hasta 10.000) produce una inferencia estadística a partir de una prueba bilateral fijando como hipótesis nula la no-asociación (Perry *et al.*, 2002). Los

resultados que indican asociación positiva entre las poblaciones de datos estudiadas, cuando el **X promedio** es positivo y su **Pa** es menor o igual a 0,05 y disociación o repulsión, cuando la **X promedio** es negativa y su **Pa** igual o mayor a 0,95 a un intervalo crítico del 90%.

Para comparar los valores de $X_{promedio}$ entre los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* con sus adultos conespecíficos, con los diferentes tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y con los vacíos, se realizaron análisis de la varianza para cada sitio de trabajo. El modelo estadístico considerado corresponde a la forma:

$$Y_{ij} = \mu + \tau_i + \varepsilon_{ij}$$

Donde:

Y_{ij} es la observación del tratamiento i en la parcela j . En este caso, el X promedio entre el par de poblaciones considerado.

τ_i es el efecto del tratamiento i (considerando tratamiento como los tipos funcionales de plantas nodrizas, los adultos de *A. quebracho-blanco* o los vacíos con su par, una población de juveniles de *A. quebracho-blanco* o *P. flexuosa*, según corresponda a cada, con $i = 1, \dots, 13$).

ε_{ij} es el término del error aleatorio asociado a la observación Y_{ij}

Se seleccionó el método de comparaciones múltiples propuesto por Fisher (LSD Fisher) para comparar las medias de tratamientos, de a pares, al nivel de significación $\alpha = 0,10$.

Para valorar si la regeneración natural se encuentra más limitada hacia el extremo más árido del gradiente de déficit hídrico considerado, se evaluó la densidad y el tamaño medio individual en los bancos de plántulas y juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*. Para ello, se tomaron los datos de abundancia originados en los censos de vegetación realizados. Se describe la tendencia de los valores medios por sitio.

RESULTADOS

Distribución espacial

A pesar de la heterogeneidad ambiental propia de las regiones áridas, fue posible determinar patrones espaciales. Se reveló una tendencia media hacia el patrón agregado en el espacio, ya que en la mayoría de los casos, el índice de agregación medio de los grupos se mostró mayor a 1 y el índice *cluster* mayor a 1,5 (Tabla 3.1). Sin embargo, los análisis de varianza realizados para cada sitio, no encontraron diferencias significativas entre los valores de los índices de agregación y *cluster* de las distintas poblaciones de datos (árboles adultos y juveniles de las especies bajo estudio, los tipos funcionales de plantas candidatas a nodrizas y los vacíos ecológicos; $p > 0,30$). Los resultados obtenidos para cada cuadrado de muestreo por sitio o grilla de *counts*, considerados por el programa SADIE se muestran en el Anexo (tablas 3.2; 3.4; 3.6; 3.8; 3.10; 3.12; 3.14; 3.16; 3.18 y 3.20).

La abundancia de individuos afectó el resultado de los análisis. Así, en el caso de adultos de *A. quebracho-blanco* se encontró un patrón de distribución espacial variable, con tendencia a la agregación hacia los ambientes menos xéricos y regularidad hacia el extremo más árido de su dispersión (Tabla 3.1), debido probablemente a la reducción significativa de la abundancia de individuos entre Colonia Alpina y los otros dos sitios sobre el gradiente.

La heterogeneidad creciente del ambiente, acompañando el incremento de la aridez, pudo observarse con los juveniles de *A. quebracho blanco* y *P. flexuosa* en el extremo árido de sus respectivas distribuciones geográficas. En ambos casos, la variación en la abundancia de los juveniles afectó los patrones de distribución. Así, en Quebracho de la Legua, los juveniles de *A. quebracho-blanco* se mostraron distribuidos en disímil según la unidad muestral (Fig. 3.1), mientras que, en Telteca, los juveniles de *P. flexuosa*, se distribuyeron en forma agregada en dos unidades muestrales y casi regulares en la primera repetición (Fig. 3.2).

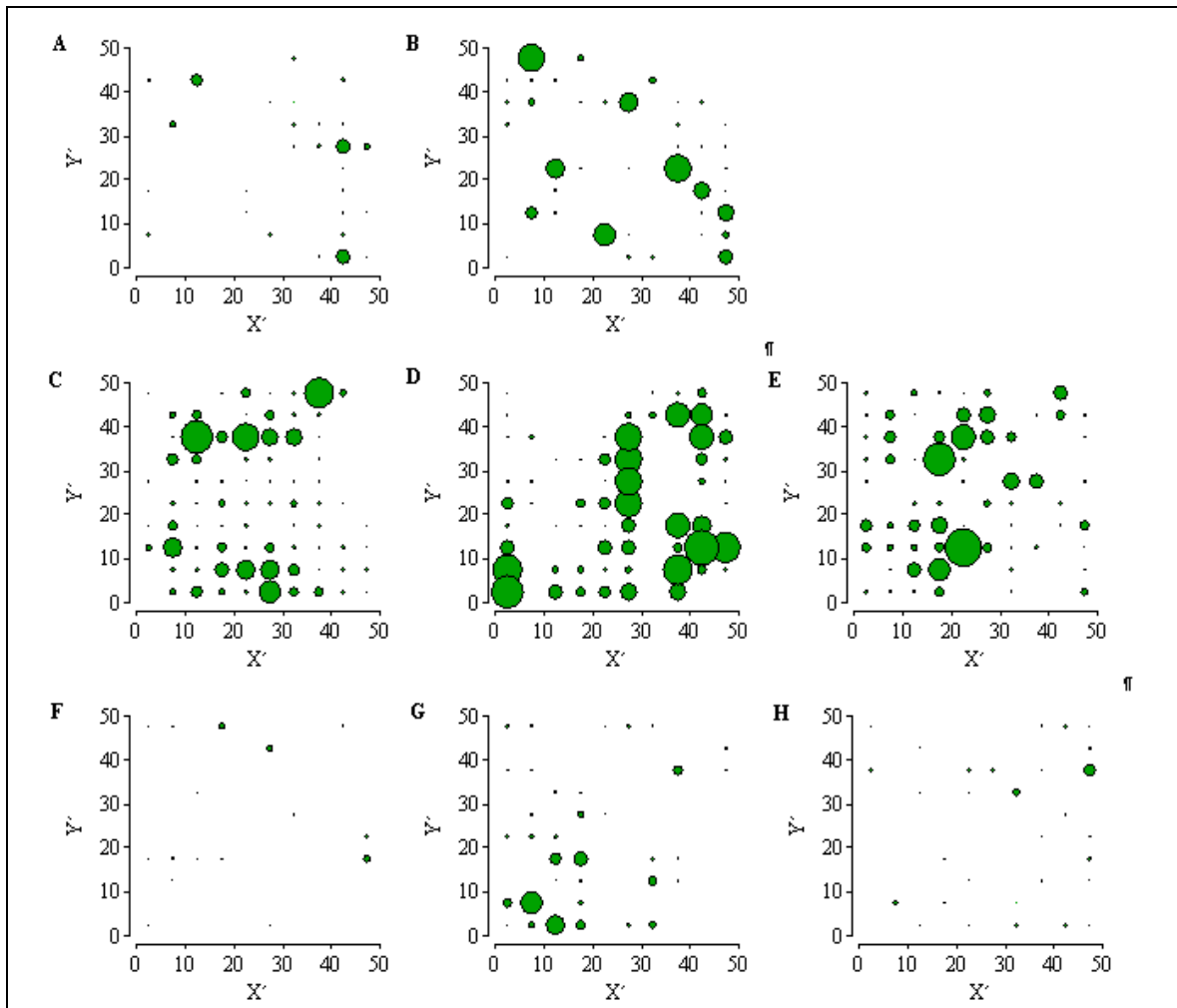


Fig. 3.1. Mapas de distribución espacial de los individuos juveniles de *A. quebracho-blanco* en los diferentes sitios de muestreo localizados a lo largo de un gradiente de déficit hídrico. Referencias: **A)** Colonia Alpina, Cuadrado de censo 1; **B)** Colonia Alpina, Cuadrado de censo 2; **C)** Chancaní; Cuadrado de censo 1; **D)** Chancaní, Cuadrado de censo 2; **E)** Chancaní, Cuadrado de censo 3; **F)** Quebracho de la Legua, Cuadrado de censo 1; **G)** Quebracho de la Legua, Cuadrado de censo 2; **H)** Quebracho de la Legua, Cuadrado de censo 3. El diámetro de los círculos se corresponde con la abundancia de los árboles en la sub-grilla de 5 x 5 m².

En el caso de los adultos de la otra especie arbórea estudiada, *P. flexuosa* se observa una tendencia a reflejar un patrón de distribución regular hacia el extremo más árido del gradiente considerado, a pesar de la variabilidad exhibida por los cuadrados de censo de cada sitio (ver Anexo, tablas citadas).

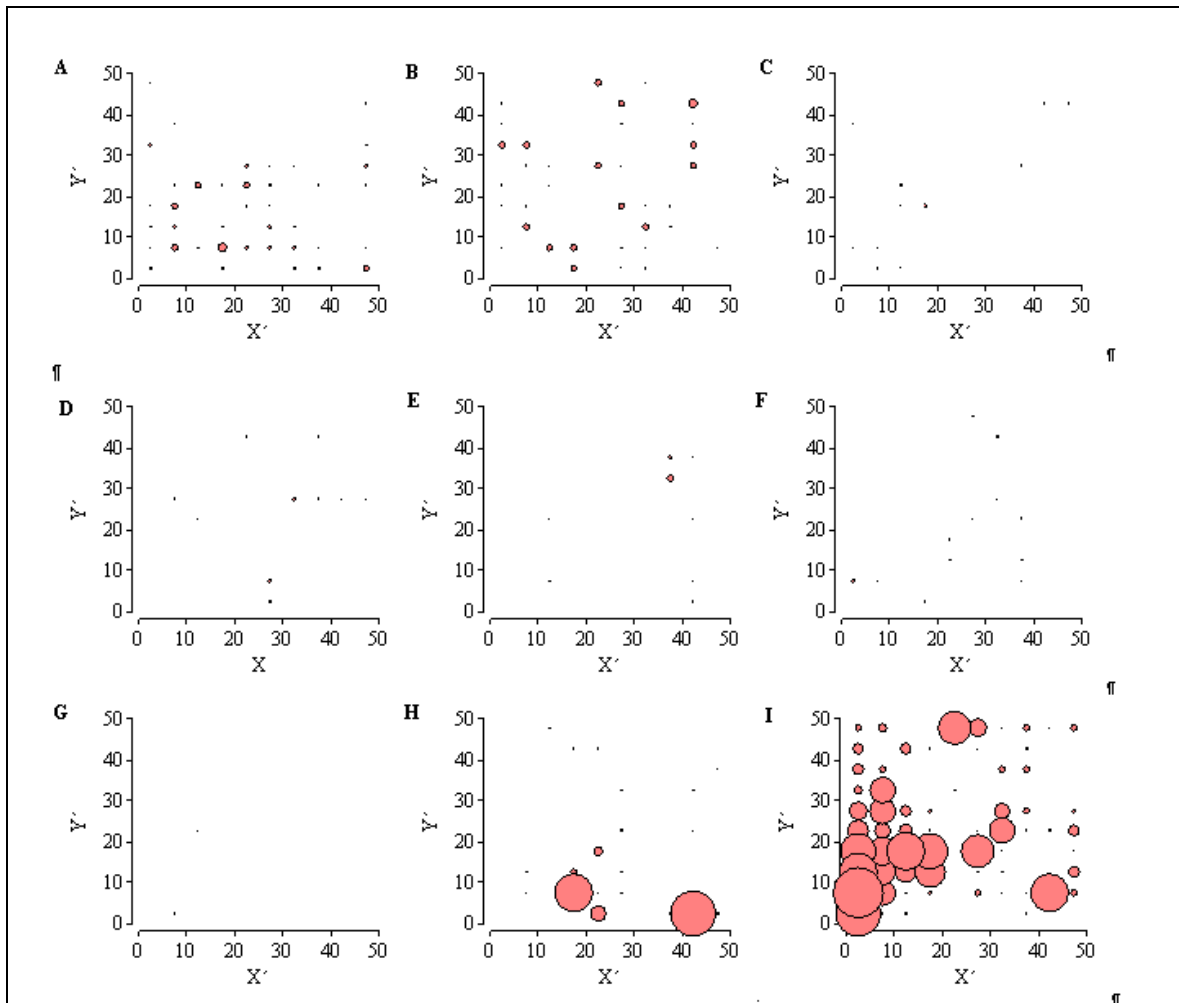


Fig. 3.2. Mapas de distribución espacial de los individuos juveniles de *P. flexuosa* en los diferentes sitios de muestreo localizados a lo largo de un gradiente de déficit hídrico. Referencias: **A)** Chancaní; sitio 1; **B)** Chancaní, sitio 2; **C)** Chancaní, sitio 3; **D)** Quebracho de la Legua, sitio 1; **E)** Quebracho de la Legua, sitio 2; **F)** Quebracho de la Legua, sitio 3; **G)** Telteca, sitio 1; **H)** Telteca, sitio 2; **I)** Telteca, sitio 3. El diámetro de los círculos se corresponde con la abundancia de los árboles en la sub-grilla de 5 x 5 m².

Al considerar por separado la forma de crecimiento monotallar o árboles, fue factible observar una tendencia a mostrar patrones de distribución espacial agregada en la porción menos xérica que cambia a aleatoria o regular hacia la porción más xérica del gradiente de déficit hídrico estudiado (Tabla 3.1). En cambio, en el caso de las arbustivas predomina patrones espaciales de tipo agregado, salvo en aquellos casos en los que la escasa abundancia de las especies componentes de los tipos funcionales nanofanerófitos sea un obstáculo para ello.

Tabla 3.1. Variación del Índices medios de agregación (Ia) y cluster (v), con sus respectivos valores de probabilidad (Pa) asociados para las poblaciones de juveniles y adultos de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*, de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas y de los vacíos en los cuatro sitios de trabajo.

| Especies y tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas | Telteca | | | | Quebracho de la Legua | | | | Chancaní | | | | Colonia Alpina | | | |
|---|---------|-------|------|-------|-----------------------|-------|------|------|----------|-------|------|------|----------------|------|------|------|
| | Ia | Pa | v | Pa | Ia | Pa | v | Pa | Ia | Pa | v | Pa | Ia | Pa | v | Pa |
| <i>A. quebracho-blanco</i> adulto | --- | --- | --- | --- | 0,88 | 0,76 | 0,88 | 0,75 | 1,46 | 0,16 | 1,46 | 0,17 | 1,38 | 0,32 | 1,38 | 0,28 |
| <i>A. quebracho-blanco</i> juvenil x 100 | --- | --- | --- | --- | 1,34 | 0,24 | 1,24 | 0,33 | 1,29 | 0,11 | 1,22 | 0,17 | 1,13 | 0,23 | 1,11 | 0,25 |
| <i>A. quebracho-blanco</i> juvenil x 400 | --- | --- | --- | --- | 1,55 | 0,37 | 1,55 | 0,23 | 1,76 | 0,01 | 1,60 | 0,01 | 1,46 | 0,01 | 1,45 | 0,01 |
| árboles mesofanerófitos caducifolios mesofilos leguminosos | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 1,55 | 0,01 | 1,55 | 0,01 |
| árboles microfanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | --- | --- | --- | --- | 1,37 | 0,03 | 1,36 | 0,12 | 1,26 | 0,07 | 1,26 | 0,07 | 0,98 | 0,48 | 0,96 | 0,56 |
| árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 1,24 | 0,20 | 1,21 | 0,19 | 1,77 | 0,17 | 1,71 | 0,17 | 1,90 | <0,01 | 1,78 | 0,00 | 1,58 | 0,01 | 1,61 | 0,01 |
| árboles microfanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | --- | --- | --- | --- | 0,84 | 0,88 | 0,84 | 0,87 | 1,46 | 0,16 | 1,46 | 0,17 | 1,65 | 0,25 | --- | --- |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | --- | --- | --- | --- | 1,69 | 0,01 | 1,70 | 0,01 | 2,40 | 0,13 | 2,27 | 0,14 | 2,05 | 0,02 | 1,96 | 0,02 |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | --- | --- | --- | --- | 1,82 | 0,18 | 1,74 | 0,18 | 1,75 | 0,03 | 1,69 | 0,04 | 1,38 | 0,16 | 1,38 | 0,16 |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosos | 1,98 | <0,01 | 1,93 | <0,01 | 1,19 | 0,33 | 1,35 | 0,29 | 1,66 | 0,03 | 1,65 | 0,03 | 1,50 | 0,03 | 1,49 | 0,04 |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 1,40 | 0,13 | 1,37 | 0,18 | 1,98 | <0,01 | 1,54 | 0,01 | 1,51 | 0,06 | 1,63 | 0,05 | 1,64 | 0,00 | 1,60 | 0,01 |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | 1,12 | 0,21 | 1,11 | 0,24 | 1,62 | 0,01 | 1,21 | 0,30 | 1,44 | 0,08 | 1,45 | 0,08 | 1,15 | 0,18 | 1,15 | 0,18 |

Tabla 3.1. Continuación. Variación del Índices medios de agregación (Ia) y cluster (v), con sus respectivos valores de probabilidad (Pa) asociados para las poblaciones de juveniles y adultos de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* y, de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas en los cuatro sitios de trabajo

| Especies y tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas | Telteca | | | | Quebracho de la Legua | | | | Chancaní | | | | Colonia Alpina | | | |
|--|---------|-------|------|------|-----------------------|------|------|------|----------|------|------|------|----------------|------|------|------|
| | Ia | Pa | v | Pa | Ia | Pa | v | Pa | Ia | Pa | v | Pa | Ia | Pa | v | Pa |
| árboles o arbustos áfilos no leguminosos | 1,71 | 0,09 | 1,57 | 0,09 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| arbustos nanofanerófitos áfilos no leguminosos | --- | --- | --- | --- | 1,81 | 0,01 | 1,78 | 0,01 | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| <i>P. flexuosa</i> adulto | 1,02 | 0,43 | 1,02 | 0,42 | 1,06 | 0,42 | 1,12 | 0,30 | 1,22 | 0,23 | 1,22 | 0,23 | --- | --- | --- | --- |
| <i>P. flexuosa</i> juvenil x 100 | 1,51 | 0,29 | 1,45 | 0,32 | 1,02 | 0,40 | 1,01 | 0,43 | 1,41 | 0,29 | 1,40 | 0,26 | --- | --- | --- | --- |
| <i>P. flexuosa</i> juvenil x 400 | 1,90 | 0,28* | 1,86 | 0,27 | 1,11 | 0,29 | 1,14 | 0,21 | 1,50 | 0,24 | 1,50 | 0,23 | | | | |
| vacíos | 1,93 | 0,01 | 1,93 | 0,01 | 1,69 | 0,13 | 1,71 | 0,11 | 1,11 | 0,24 | 1,10 | 0,25 | 1,01 | 0,47 | 1,01 | 0,48 |

Asociación espacial

La variabilidad de los resultados de los análisis de distribución espacial, se reflejan en los estudios de asociación entre los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* y sus adultos conespecíficos y, los de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas (Anexo Tablas 3.3; 3.5; 3.7; 3.9; 3.11; 3.13; 3.15; 3.17; 3.19; 3.21; 3.23). Los resultados por cuadrado de censo de un mismo sitio se mostraron distintos y esta heterogeneidad dificultó encontrar diferencias significativas entre índices de asociación de cada par de poblaciones de datos para cada sitio a nivel de confianza del 90% (elegido para esta parte del estudio). Sin embargo, en todos los casos fue posible detectar: ausencia de asociación entre los juveniles de ambas especies y los vacíos ecológicos o micrositos a cielo abierto así como asociación espacial positiva con otras plantas leñosas en el gradiente (Fig. 3.3 y Tabla 3.24).

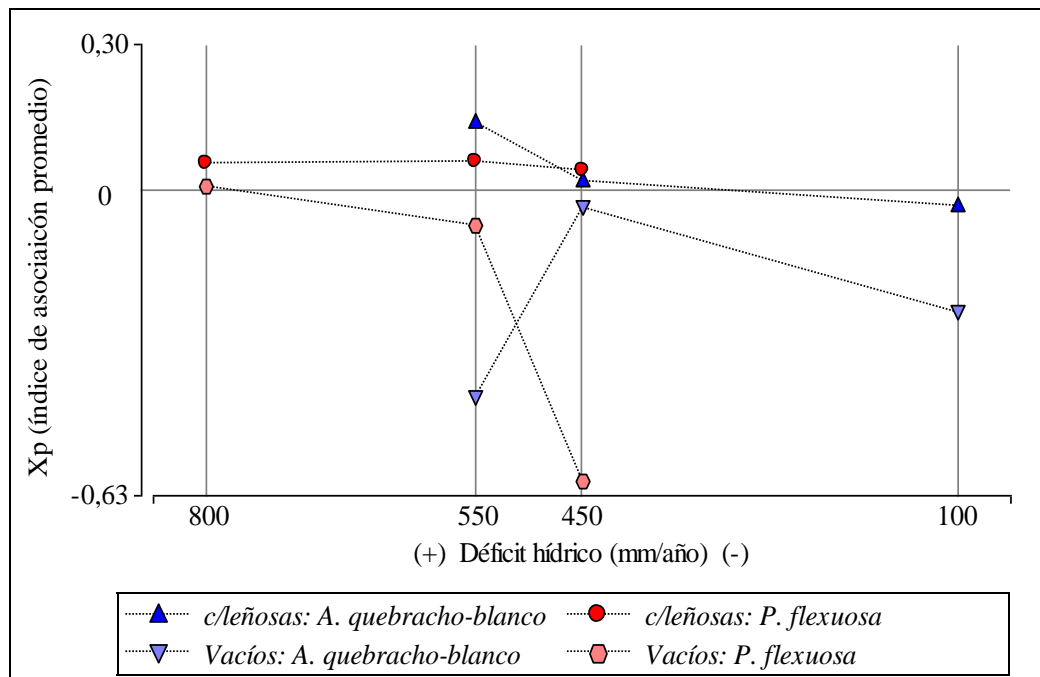


Fig. 3.3. Variación de los índices de asociación espacial promedio (X_p) de los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* con las plantas leñosas en comparación con los vacíos o micrositos a cielo abierto.

Los juveniles de *A. quebracho-blanco* no manifestaron asociación espacial positiva con respecto a sus adultos conespecíficos en ambos extremos (mésico y xérico) del gradiente de

dispersión de la especie considerado (Tabla 3.1; Anexo, Tablas 3.3; 3.5; 3.13; 3.15 y 3.17), aunque sí en el sitio intermedio (Anexo, Tablas 3.7; 3.9; 3.11;). En Colonia Alpina en particular, sólo se evidenció asociación espacial positiva con los tipos funcionales de arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos en uno de los cuadrados de censo (Tabla 3.2). En este sitio, además, los análisis revelan falta de asociación con los vacíos (Anexo, Tablas 3.3 y 3.5), aunque el valor de X_p no se diferencie significativamente con los de los tipos funcionales de plantas definidos para esta tesis ($F = 3,60$; $p = 0,099$). Esta falta de asociación de los juveniles con los vacíos se mantiene en los sitios más áridos de la transecta (Chancaní y Quebracho de la Legua).

Tabla 3.2. Índices de asociación espacial promedio (X_p) y su valor de probabilidad asociado (P_a), entre juveniles de *A. quebracho-blanco* y sus adultos conespecíficos, los tipos funcionales de plantas nodrizas y los vacíos, para cada sitio ubicado en la transecta regional. Se confirma asociación espacial positiva cuando $X_p > 0$ y $P_a < 0,05$.

| Tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas | Quebracho de la Legua | | Chancaní | | Colonia Alpina | |
|--|-----------------------------|-------|----------|-------|-------------------|-------|
| | X_p | P_a | X_p | P_a | X_p | P_a |
| <i>A. quebracho-blanco</i> adulto | 0,073 | 0,315 | 0,111 | 0,476 | -0,133 | 0,868 |
| árboles mesofanerófitos caducifolios mesofilos leguminosos | --- | --- | --- | --- | 0,047 | 0,337 |
| árboles microfanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 0,164 | 0,266 | -0,021 | 0,572 | -0,039 | 0,632 |
| árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 0,164 | 0,046 | -0,003 | 0,623 | -0,102 | 0,741 |
| árboles microfanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 0,060 | 0,337 | 0,111 | 0,476 | -0,043 | 0,650 |
| árboles o arbustos nanofanerófitos áfilos no leguminosos | 0,124 | 0,380 | --- | --- | --- | --- |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 0,036 | 0,287 | 0,020 | 0,416 | -0,034 | 0,646 |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 0,274 | 0,034 | 0,083 | 0,098 | 0,058 | 0,420 |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosos | 0,241 | 0,159 | -0,127 | 0,686 | 0,067 | 0,170 |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 0,141 | 0,073 | 0,173 | 0,027 | -0,138 | 0,928 |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | 0,163 | 0,127 | -0,224 | 0,681 | -0,039 | 0,734 |
| vacíos | -0,431 | 0,967 | -0,040 | 0,624 | -0,253 | 0,990 |

La asociación espacial de los juveniles de *A. quebracho-blanco* con el tipo funcional arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos se presentó en algunos cuadrados de censo de los otros sitios de trabajo – Chancaní y Quebracho de la Legua (Anexo, Tablas 3.3; 3.7; 3.15), mientras que en otros cuadrados mostró tendencia a la asociación (Anexo, Tablas 3.11 y 3.13). La asociación con los arbustos perennifolios microfilos esclerófilos sólo se presentó en Chancaní y Quebracho de la Legua (Anexo, Tablas 3.7; 3.11; 3.15).

Los juveniles de *P. flexuosa* mostraron una asociación espacial promedio laxa en todo su gradiente de dispersión geográfica (Fig. 3.3). Los valores medios del índice de asociación espacial no llegan a evidenciar su existencia, salvo con los adultos conoespecíficos en Chancaní (Tabla 3.3). Esto es producto del efecto de la heterogeneidad ambiental sobre estos resultados, ya que la abundancia de los juveniles en cada cuadrado de censo fue muy variable (Fig. 3.2). Sin embargo, al considerar cada cuadrado de censo fue posible confirmar la existencia de asociación espacial entre juveniles y adultos, salvo en una de las repeticiones en Quebracho de la Legua (Anexo, Tabla 3.17) y en otra de Telteca (Anexo, Tabla 3.21).

Se encontró además, asociación espacial de los juveniles de *P. flexuosa* con los tipos funcionales correspondientes a árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos. Este tipo funcional de planta nodriza, está claramente dominado por *P. flexuosa* que se revela como más abundante que las otras especies componentes del grupo, como se confirmara en el Capítulo 2 de esta tesis (Fig. 2.5 y Tabla 2.3). Un tercer grupo de plantas nodrizas se encontró en el tipo funcional de arbustos nanofanerófitos microfilos leguminosos, especialmente en Chancaní, donde domina *M. carinatus* (Anexo, Tablas 3.9 y 3.11). En Quebracho de la Legua, la asociación espacial con este grupo se mostró sólo en un cuadrado de censo (Anexo, Tabla 3.15). Los juveniles de *P. flexuosa* también evidenciaron asociación espacial positiva con tipos funcionales de los arbustos nanofanerófitos perennifolios tanto microfilos como mesofilos esclerófilos en algunos cuadrados de censo de los sitios Chancaní y Quebracho de la Legua (Anexo, Tablas 3.7 y 3.17).

Tabla 3.3. Índices de asociación espacial promedio (Xp) y su valor de probabilidad asociado (Pa), entre los juveniles de *P. flexuosa* y sus adultos conespecíficos, los tipos funcionales de plantas nodrizas y los vacíos, para cada sitio ubicado en la transecta regional. Se confirma asociación espacial positiva cuando $Xp > 0$ y $p < 0,05$.

| Tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas | Telteca | | Quebracho de la Legua | | Chancaní | |
|---|---------|-------|-----------------------|-------|--------------|--------------|
| | Xp | pa | Xp | pa | Xp | pa |
| árboles microfanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | --- | --- | 0,0475 | 0,384 | 0,176 | 0,078 |
| árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 0,019 | 0,372 | 0,210 | 0,186 | 0,132 | 0,177 |
| árboles microfanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | --- | --- | 0,047 | 0,355 | -0,104 | 0,750 |
| árboles o arbustos áfilos Leguminosos | --- | --- | -0,055 | 0,587 | --- | --- |
| arbustos nanofanerófitos áfilos no leguminosos | 0,079 | 0,554 | --- | --- | --- | --- |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 0,139 | 0,418 | 0,056 | 0,672 | -0,221 | 0,341 |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | --- | --- | -0,060 | 0,597 | 0,206 | 0,116 |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosos | --- | --- | 0,080 | 0,197 | -0,118 | 0,380 |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 0,008 | 0,417 | 0,046 | 0,347 | 0,124 | 0,110 |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | -0,12 | 0,541 | 0,077 | 0,289 | 0,034 | 0,450 |
| <i>P. flexuosa</i> adulto | 0,114 | 0,355 | 0,106 | 0,345 | 0,252 | 0,014 |
| Vacíos | 0,007 | 0,668 | -0,074 | 0,479 | -0,604 | 0,722 |

Cuando se compararon los índices de asociación espacial de los juveniles de ambas especies arbóreas (*A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*) con sus adultos conespecíficos y los tipos funcionales de plantas nodrizas, en los puntos intermedios del gradiente de déficit hídrico, no se encontraron diferencias significativas ($F < 2,92$; $p > 0,16$).

Banco de plántulas y juveniles

La variabilidad ambiental se expresa en el tamaño de los bancos de plántulas y juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*.

En el caso de *A. quebracho-blanco*, el tamaño del banco de juveniles varió a lo largo del gradiente de déficit hídrico, mostrando valores mínimos en los puntos extremos y máximo en Chancaní (Fig. 3.4 A). El banco de juveniles de *P. flexuosa* muestra un comportamiento diferente al de la especie perennifolia. En este caso, la abundancia de juveniles aumentó conforme lo hace el déficit hídrico.

Distinto fue el resultado para el crecimiento acumulado de los juveniles, evaluado en este caso como altura promedio de los individuos. La altura promedio máxima de los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* se alcanzó en el extremo másico del gradiente de déficit hídrico, correspondiente a sus respectivas distribuciones geográficas, registrando una fuerte disminución a medida que crece el estrés ambiental (Fig. 3.4 B).

DISCUSIÓN

En las zonas áridas y semiáridas, el estrés hídrico compromete la regeneración de la vegetación (Callaway, 1995; Squeo et al., 1999; Kitzberger et al., 2000; Yates y Broadhurst, 2002). En particular, los árboles se ven afectados, ya que disminuye su abundancia y cambia su estrategia foliar conforme aumenta el déficit hídrico (Money y Dunn, 1970; Prieto et al., 2003; Reyes Oliva et al., 2008). Esto fue corroborado por los resultados de este trabajo, que demuestran una clara disminución de la presencia de árboles, especialmente *A. quebracho-blanco* y otros meso y microfanerófitos perennifolios, a medida que aumenta la aridez.

Los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*, mostraron una gran heterogeneidad, en cada sitio ubicado a lo largo de la transecta regional, tanto en su abundancia como en su distribución espacial. Diversos autores señalan que la variación en la abundancia podría ser resultado de la heterogeneidad espacial y temporal en la ocurrencia de lluvias propia de los ambientes de gran déficit hídrico (Noy-Meir, 1973; Holmgren y Scheffer, 2001; Holmgren et al., 2006), que obstaculiza los procesos demográficos que constituyen la regeneración natural (Walker, 1993; Watson et al., 1996). Esto se pone en evidencia para ambas especies, también en su crecimiento acumulado

(tamaño medio de los juveniles), ya que las fases de germinación y establecimiento inicial de plántulas son las más vulnerables y dependientes de las condiciones ambientales específicas en los microhábitats (Watson *et al.*, 1997; Marañón *et al.*, 2004; Daniels y Veblen, 2004).

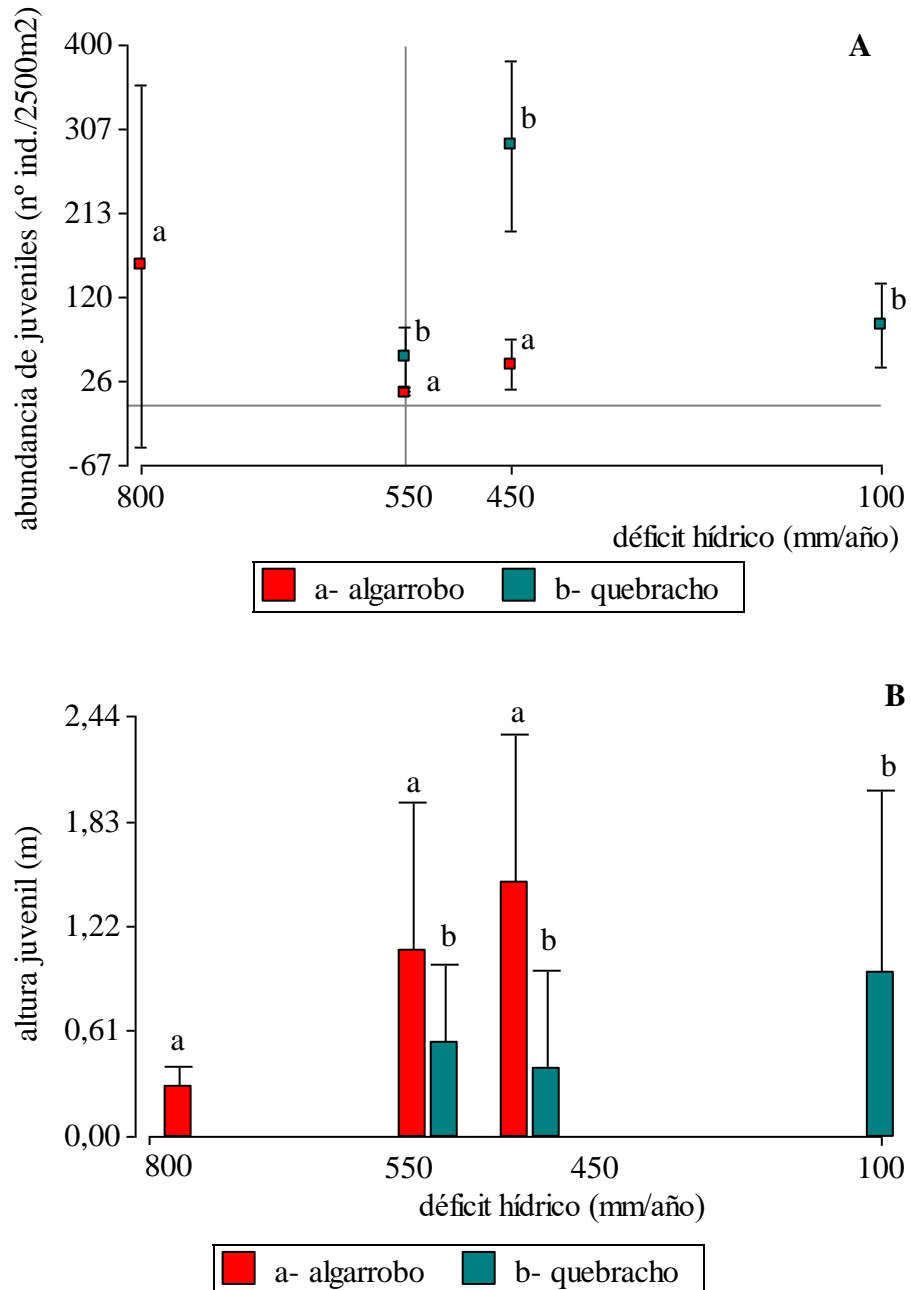


Fig. 3.4. Variación de la abundancia (A) y altura media (B) del banco de individuos que constituyen juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* a lo largo de un gradiente de déficit hídrico

A pesar de la heterogeneidad ambiental típica de estas regiones, fue posible detectar que los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* muestran patrones agregados a lo largo de la transecta. Estos resultados son coincidentes con los encontrados por Barchuk *et al.* (2008) para *A. quebracho-blanco* en uno de los sitios del gradiente bajo estudio. Para estos autores, el patrón agregado sería evidencia de asociación espacial si se da en conjunto con el patrón espacial de otra especie o grupo de especies. Se conoce que los patrones agregados de plántulas y juveniles son comunes en los ambientes semiáridos y áridos (Eccles *et al.*, 2001) ya que la regeneración natural de muchas poblaciones depende de la oferta de sitios seguros para la germinación (Valiente-Banuet *et al.* 1991a; Wiegand *et al.*, 2005), generalmente dada por la protección ofrecida por plantas vecinas (Caylor *et al.*, 2003; Arrieta y Suárez, 2005), en estrecha asociación espacial y, reflejada por los patrones de distribución en el espacio (Drezner, 2006). Es por ello, que en estas regiones, pueden observarse agregados de alta densidad de plantas o islas de fertilidad (Franco y Nobel, 1989).

La heterogeneidad propia de los ambientes de creciente déficit hídrico se manifestó en los patrones de distribución espacial de las especies y de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas estudiados. Así fue factible detectar que, la tendencia de las comunidades es a mantener patrones agregados en una matriz de menor cobertura, tal como lo señalaran Aguiar y Sala (1999) para ambientes similares. Además, se evidenció el efecto de la escala de análisis sobre los patrones espaciales de las especies, sobre todo cuando se contrastaron los resultados encontrados para los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*, en los distintos tamaños de sub-grilla utilizados por el SADIE. Análogos resultados han sido reportados en otros ambientes, como los de bosques tropicales lluviosos (Niiyama *et al.*, 1999), donde se encontró influencia de los tamaños de los cuadrados utilizados para los estudios de patrones espaciales de las especies componentes de esas comunidades, atribuibles a la combinación de la escala de trabajo elegida y de la que opera el factor estructurador de la comunidad vegetal.

En general, se encontró en este estudio una clara tendencia de los arbustos a mostrar un patrón espacial agregado, conforme aumenta el estrés ambiental por el creciente déficit

hídrico en la transecta regional. Estos resultados son coincidentes con estudios realizados en ambientes de creciente estrés hídrico posicionados entre los desiertos de Mojave y Sonora (Phillips and MacMahon, 1981), donde se reportó que la tendencia a la agregación era común a los pequeños arbustos y al predominio de la regeneración vegetativa de las especies. Otros autores en cambio, señalan que este patrón agregado en los ambientes de desierto estaría asociado a la mayor disponibilidad de semillas en las cercanías de la planta adulta (Prentice y Werger, 1985).

En este estudio, fue factible encontrar una tendencia a la distribución espacial regular en los adultos de *A. quebracho-blanco* y en el tipo funcional de árboles microfanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos que lo incluye, así como una pérdida de la agregación en *P. flexuosa* y en los árboles caducifolios leguminosos y en los microfanerófitos caducifolios mesofilos, a medida que aumenta el déficit hídrico. Según estudios anteriores, la tendencia a la regularidad en el patrón espacial de las plantas es más frecuente en individuos de mayor tamaño y sería consecuencia de la competencia por recursos escasos a nivel de sistemas radiculares de plantas vecinas (King y Woodwell, 1984). Similares resultados se discuten para ambientes tropicales secos y húmedos como los de las de islas de Tenerife, donde se atribuye el patrón espacial regular a estados sucesionales maduros de las comunidades, donde las relaciones densidad dependientes entre pares de especies han ido raleando las poblaciones en el tiempo (Arévalo y Fernández-Palacios, 2003).

Los bancos de juveniles *P. flexuosa*, exhibieron asociación espacial positiva con sus adultos conespecíficos y con diversos tipos funcionales de plantas nodrizas en los sitios más xéricos del gradiente de déficit hídrico bajo estudio. Los juveniles de *A. quebracho-blanco* sólo evidenciaron asociación espacial positiva con sus adultos en Chancaní. Este hecho sumado a la asociación espacial negativa con los vacíos o micrositos a cielo abierto son clara evidencia de facilitación por parte de adultos de algunos grupos de leñosas, que aumentan la probabilidad de regeneración de estas especies. Similares resultados fueron encontrados para *A. quebracho-blanco* en el noroeste de Córdoba, tanto para regeneración natural (Barchuk *et al.*, 2005; 2008) como para las reforestaciones experimentales (Barchuk y Díaz, 2000). Tanto *A. quebracho-blanco* como *P. flexuosa* se asocian también

con arbustos microfilos, tanto caducifolios leguminosos como perennifolios esclerófilos, lo cual coincide con las referencias de facilitación facultativa sobre los juveniles de *A. quebracho-blanco* reportadas por Barchuk y Díaz (2000). Según estos autores, arbustos perennifolios como *L. divaricata* mejoran las posibilidades de supervivencia de *A. quebracho-blanco* bajo su cobertura. Otro antecedente de facilitación de la regeneración en siembras experimentales realizadas en Chancaní señalan a *L. divaricata* y *M. carinatus*, un arbusto caducifolio microfilo leguminoso como plantas nodrizas (Barchuk *et al.*, 2005). Además, otros trabajos, afirman que el reclutamiento natural de *A. quebracho-blanco* en Chancaní, está asociado con los propios árboles padres y con especies del estrato arbustivo y que la regeneración a cielo abierto es casi imposible (Barchuk *et al.*, 2008). Para el sitio ubicado en el extremo más mésico del gradiente, la no asociación de *A. quebracho-blanco* con sus adultos conespecíficos podría deberse a la interferencia ejercida por la alta cobertura de la comunidad vegetal, mientras que en el extremo más xérico la interferencia parece ser ejercida por la alta cobertura de los individuos adultos de la especie. Esa interferencia en ambos sitios podría obstaculizar la llegada de luz, la lluvia de semillas o la precipitación oportuna durante la germinación y emergencia de las plántulas (Holmgren y Scheffer, 2001; Arrieta y Suárez, 2005; Holmgren *et al.*, 2006).

A lo largo de la transecta regional estudiada, los juveniles de *P. flexuosa* se asocian con mayor intensidad con sus adultos conespecíficos que con otros tipos de plantas nodrizas. La asociación espacial positiva de *P. flexuosa* con sus plantas nodrizas disminuye en importancia a medida que crece el déficit hídrico, a pesar del aumento en la abundancia de juveniles en el banco. Este comportamiento disímil de los juveniles de *P. flexuosa* podría deberse a su carácter de especie que evade la sequía, reflejado entre otros caracteres, por su diferente estrategia foliar (caducifolia). Esta consideración acuerda con lo propuesto por Maestre *et al.* (2009) en cuanto a que la hipótesis de gradiente de estrés se podría sostener más certeramente teniendo en cuenta algunas combinaciones de historias de vida y factores de estrés, más que un gradiente unidimensional. Al respecto, existen antecedentes que señalan que plantas beneficiadas de diferentes estrategias de ajuste al estrés, dan respuestas diferentes a la asociación con plantas nodrizas en estos ambientes. Al respecto, Barchuk y Díaz (2000) señalan que en plantaciones experimentales observaron que la supervivencia y

el vigor de *Prosopis chilensis* (árbol caducifolio microfilo leguminoso) son algo mayores fuera de la cobertura de las plantas nodrizas seleccionadas para el estudio (*L. divaricata*), evidenciando una relación competitiva; mientras que *A. quebracho-blanco* mostró mayor supervivencia bajo su nodriza, como resultado de una relación de facilitación.

El tamaño del banco de juveniles de *A. quebracho-blanco* fue mayor en el sitio intermedio del gradiente de distribución geográfica. Este máximo coincide con el máximo de asociación espacial positivo observado y es prueba de que la facilitación mejora las posibilidades de establecimiento de esta especie, más allá de las limitantes del déficit hídrico del lugar, aunque no siempre es suficiente la presencia de la nodriza para garantizar la regeneración, cuando la limitante aumenta por ausencia de lluvias oportunas (Barchuk *et al.* 2005). No ocurre lo mismo con el banco de juveniles de *P. flexuosa*, que aumenta su tamaño con el déficit hídrico. Esto podría ser resultado de la combinación de la mayor tolerancia al estrés de esta especie (Alvarez, 2008) y de la menor temperatura media del extremo del gradiente de déficit hídrico (Estrella, 1979) que amortigua las condiciones de estrés físico al que se enfrentan los juveniles. La disminución en el tamaño individual de los juveniles, en cambio, es el resultado de la compleja relación entre planta nodriza y planta protegida. Así, varios autores expresan que los efectos positivos y negativos de la relación entre plantas pueden darse simultáneamente (Holmgren *et al.* 1997; Armas Kulik, 2004).

CONCLUSIONES

No obstante la heterogeneidad ambiental presente en cada sitio y entre sitios, fue factible demostrar facilitación entre los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* con otras plantas, al confirmar la asociación espacial positiva con los adultos conespecíficos de cada especie y algunos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas en contraste con la asociación negativa con los vacíos o micrositos a cielo abierto.

Como parte previa a los análisis de asociación espacial, los estudios sobre la distribución de los tipos funcionales de plantas nodrizas permitieron confirmar agregación

en algunos tipos funcionales de plantas, como los juveniles y las plantas de menor tamaño, como los arbustos. Este patrón estaría señalando la existencia de procesos ecológicos subyacentes que permiten la formación y el mantenimiento de la estructura de la comunidad, a pesar de las limitantes propias del ambiente. En el caso de los juveniles, la agregación sería el reflejo de la disponibilidad de sitios para la regeneración ofrecidos por el canopeo de plantas de mayor tamaño.

Fue factible observar que los tipos funcionales correspondientes a árboles microfanerófitos, tanto caducifolios como perennifolios, tienden a desagregarse y mostrar un patrón espacial casi regular, que sería típica de individuos maduros, que han sufrido procesos de competencia por recursos escasos con plantas vecinas.

Se encontró asociación espacial positiva entre juveniles de las especies estudiadas y leñosas adultas agrupadas en tipos funcionales definidos en el Capítulo 2 de esta tesis, en todo el gradiente. La asociación espacial se hizo más intensa para *A. quebracho-blanco* conforme aumenta el déficit hídrico y menos intensa para *P. flexuosa*. Esta diferencia podría ser consecuencia de las distintas formas de las especies para enfrentar el estrés ambiental físico manifiesto a través de las estrategias foliares. En el caso de la especie perennifolia, se manifiesta la necesidad de permanecer protegida bajo plantas nodrizas que mejoren las condiciones hídricas bajo su sombra. En el caso de la especie caducifolia, su posibilidad de evadir la sequía, desprendiéndose del follaje, le otorga menor dependencia de la oferta de cobertura por plantas de mayor tamaño.

Los juveniles de *A. quebracho-blanco* se asocian en forma más intensa con plantas nodrizas del tipo funcional arbustos nanofanerófitos caducifolios leguminosos, seguido de los arbustos nanofanerófitos perennifolios esclerófilos. Los juveniles de *P. flexuosa* se asocian positiva y más intensamente con sus adultos conoespecíficos y con los tipos funcionales árboles y arbustos caducifolios microfilos leguminosos y arbustos perennifolios mesofilos y microfilos esclerófilos, en menor medida. Esto señala que el tipo de cobertura generada por los distintos tipos funcionales de plantas nodrizas es relevante en la intensidad de la asociación.

La asociación de los juveniles de *A. quebracho-blanco* con sus adultos conespecíficos es negativa en los extremos méxico y xérico del gradiente de déficit hídrico y positiva en el sitio Chancaní. La asociación negativa en Colonia Alpina pondría de manifiesto el cambio de balance entre facilitación y competencia, conforme disminuye el estrés físico, lo cual es coherente con la hipótesis de gradiente de estrés presentada por Bertness y Callaway (1994). La asociación negativa en Quebracho de la Legua plantea la falta de lluvias oportunas, biológicamente significativas, necesarias para asegurar la regeneración natural.

Los bancos de juveniles cambiaron su tamaño en función del aumento del déficit hídrico. En el caso de la especie perennifolia, coincide el tamaño máximo de banco de juveniles con la máxima intensidad de asociación, en Chancaní, demostrando que la regeneración de *A. quebracho-blanco* tiene una estrecha dependencia de la oferta de sitios seguros por parte de plantas nodrizas. En cambio, el banco de juveniles de *P. flexuosa* alcanzó su máximo en el extremo xérico de la transecta, mostrándose más independiente de la facilitación.

El tamaño de los juveniles disminuyó conforme aumentó el déficit hídrico en el gradiente, mostrando el efecto conjunto de la disminución de la oferta de agua y de la interferencia de las plantas nodrizas sobre el crecimiento de las plantas beneficiadas.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Alvarez, J. 2008. Bases ecológicas para el manejo sustentable del bosque de algarrobos (*Prosopis flexuosa* D.C.) en el noreste de Mendoza. Argentina. Tesis doctoral. 178 pág.
- Acuña Rodríguez I.S.; Cavieres L.A. and Gianoli E. 2006. Nurse effect in seedling establishment: facilitation and tolerance to damage in the Andes of Central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 329-336.
- Aguar M. R. y Sala O. E. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Tree* 14 (1): 273- 277.
- Arévalo J. R. and Fernández-Palacios J. M. 2003. Spatial patterns of trees and juveniles in a laurel forest of Tenerife, Canary Islands. *Plant Ecology* 165: 1–10.
- Armas Kulik C. 2004. Balance de la interacción entre plantas superiores en ambientes semiáridos: mecanismos y procesos. *Ecosistemas* 13 (3): 118-122. Publicado en Internet, disponible en: <http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=47>. Activo: marzo, 2010.

- Arrieta S. y F. Suárez. 2005. Spatial patterns of seedling emergence and survival as a critical phase in holly (*Ilex aquifolium* L.) woodland recruitment in Central Spain. *Forest Ecology and Management* 205: 267–282.
- Badano E. I., Molina-Montenegro M. A., Quiroz C. and Cavieres L. A. 2002. Efectos de la planta en cojín *Oreopolus glacialis* (Rubiaceae) sobre la riqueza y diversidad de especies en una comunidad alto-andina de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 757- 765.
- Baraza, E., Zamora, R. and Ho´dar, J. A. 2006. Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: neighbours matter. *Oikos* 113: 148- 156.
- Barchuk A. H. and Díaz M. P. 1999. Regeneration and structure of *Aspidosperma quebracho-blanco* Schl. in the Arid Chaco (Córdoba, Argentina). *Forest Ecology and Management*, 118: 31-36.
- Barchuk A. y Carranza C. 2000. Plantas nodrizas en el establecimiento de *Prosopis flexuosa* en el Chaco árido. Reunión Nacional del Algarrobo. III Reunión Nacional de la Asociación Argentina de *Prosopis*. Mendoza, pp 54.
- Barchuk A. H. y Díaz, M. P. 2000. Vigor de crecimiento y supervivencia de plantaciones de *Aspidosperma quebracho-blanco* y de *Prosopis chilensis* en el Chaco Árido. Quebracho. *Revista de Ciencias Forestales* 008: 17- 29.
- Barchuk A. H., Valiente-Banuet A. and M. P. Díaz. 2005. Effects of shrubs and seasonal variability of rainfall on the establishment of *Aspidosperma quebracho-blanco* in two edaphically contrasting environments. *Austral Ecology* 30: 695- 705.
- Barchuk A. H.; Campos E. H.; Oviedo C. y Díaz M. P. 2006.b. Supervivencia y crecimiento de plántulas de especies leñosas del Chaco Árido sometidas a remoción de la biomasa aérea. *Ecología Austral* 16:47-61.
- Barchuk A. H., Iglesias M. R. y C. Oviedo. 2006a. Rebrote basal de *Aspidosperma quebracho-blanco* en estado de plántula: mecanismo de persistencia en el Chaco Árido. *Ecología Austral* 16: 197- 205.
- Barchuk A. H. and Valiente-Banuet A. 2006. Comparative analysis of leaf angles and sclerophylly of *Aspidosperma quebracho-blanco* in a geographical gradient of water deficit. *Austral Ecology* 31: 882- 891.
- Barchuk A. H., Iglesias M. R. and Boetto M. N. 2008. Spatial association of *Aspidosperma quebracho-blanco* with shrubs and conspecific adults in the Arid Chaco, Argentina. *Austral Ecology* 33: 775– 783.
- Bertness M. D. and Callaway R. M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191- 193.
- Bertness M. D. and Ewanchuk P. J. 2002. Latitudinal and climate-driven variation in the strength and nature of biological interactions in New England salt marshes. *Oecologia* 132: 392– 401.
- Bertness M. D. and Hacker S. D. 1994. Physical stress and positive associations among marsh plants. *The American Naturalist* 144 (3): 363- 372.
- Bertness M. D. and Leonard T. 1997. The role of positive interactions in communities lessons from intertidal habitats. *Ecology* 78 (7): 1976- 1989.
- Burgos J. J. y Vidal A.. 1951. Los climas de la República Argentina según la nueva clasificación de Thornthwite. *Meteoros* 1(1): 3- 32.
- Cabido M., González C., Acosta A. and Díaz S. 1993. Vegetation changes along a precipitation gradient in Central Argentina. *Vegetatio* 109: 5- 14.

- Cabrera A. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica XIV (1- 2): 1- 43.
- Cabrera A. L. y Willing A. 1973. Biogeografía de América Latina. Monografía 13. Serie de Biología. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington. D.C. E.E.U.U. 120 pág.
- Cabrera, H. M.; Rioseco T. y Kalin M.T. 2004. Ecofisiología y distribución de plantas frente a múltiples estrés en las especies de zonas con climas mediterráneos. En: Fisiología Ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas. Ed. Cabrera H. M. EUV Chile: 267- 285.
- Callaway R. M. and D'Antonio C. M. 1991. Shrub facilitation of coast live oak establishment in central California. *Madroño* 38: 158- 169.
- Callaway R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306 – 349.
- Callaway R. M.; DeLucia E. H.; Moore D.; Novak R. and Schlesinger W. 1996. Competition and facilitation: contrasting effects of *Artemisia tridentate* on desert vs. montane pines. *Ecology* 77 (7): 2130- 2141.
- Callaway R. M. and Walker L. R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78 (7): 1958- 1967.
- Callaway R. M., Brooker R. W., Choler P, Kikvidze Z, Lortie C. J., Michalet R., Paolini L., ; Pugnaire F. I.; Newingham B.; Aschehoug E. T.; Armas C.; Kikodze D.; Cook B. J. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844– 848.
- Carranza M. L., Cabido M. R., Acosta A. and Páez S. A. 1992. The vegetal community of the natural provincial Park and Natural Forestal Reserve of Chancaní, Province of Córdoba. *Lilloa* 38: 75– 92.
- Caylor K. K.; Shugart H. H., Dowty P. R. and Smith T. M. 2003. Tree spacing along the Kalahari transect in southern Africa. *Journal of Arid Environments* 54: 281– 296.
- Choler P.; Michalet R. and Callaway R. M. 2001. Facilitation and competition on gradients in Alpine plant communities. *Ecology* 82 (12): 3295- 3308.
- Cony M. 1993. Programa de conservación y mejoramiento de especies del género *Prosopis* en la Provincia fitogeográfica del Monte, Argentina. Convenio CIID-IADIZA. En: Contribuciones mendocinas a la Quinta Reunión Regional para América Latina y El Caribe de la Red de Forestación del CIID. Conservación y mejoramiento de especies del género *Prosopis*. Editores: IADIZA (Unidades de Botánica y Fisiología Vegetal), Mendoza, República Argentina. 38- 72.
- Daly D. C. and Mitchell J. D. 2000. Lowland vegetation of tropical South America -- an overview. In: *Imperfect Balance: Landscape Transformations in the pre-Columbian Americas*. Lentz D. (ed). Columbia University Press, New York. pp: 391- 454.
- Daniels L. D. and Veblen T. 2004. Spatiotemporal influences of climate on altitudinal treeline in Northern Patagonia. *Ecology* 85 (5): 1284– 1296.
- Davis S. D.; Ewers F. W.; Sperry J. S.; Portwood K. A.; Crocker M. C. and Adams G. C. 2002. Shoot dieback during prolonged drought in *Ceanothus* (Rhamnaceae) chaparral of California: a possible case of hydraulic failure. *American Journal of Botany* 89: 820- 828.
- Drezner, T. D. 2006. Plant facilitation in extreme environments: The non-random distribution of saguaro cactus (*Carnegiea gigantea*) under their nurse associates and the relationship to nurse architecture. *Journal of Arid Environments* 65: 46- 61.

- Eccles N., Lamont B., Esler K. and Lamont H. 2001. Relative performance of clumped vs. experimentally isolated plants in a South African winter-rainfall desert community. *Plant Ecology* 155: 219– 227.
- Estrella H. A., Heras V. A. and Guzzetta V. A. 1979. Registro de elementos climáticos en áreas críticas de la provincia de Mendoza. Instituto Argentino de Investigaciones en Zonas Áridas (Argentina). Cuaderno Técnico 1- 79: 49- 71.
- Ezcurra E.; Montaña C. and Arizaga S. 1991. Architecture, Light interception and distribution of *Larrea* species in the Monte deserts, Argentina. *Ecology* 72 (1): 2- 34.
- Flores J. and Jurado E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science* 14 (6): 911- 916.
- Franco A. C. and Nobel P. S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870- 886.
- Franco-Pizaña J., Fulbright T. E. and Gardiner D. T. 1995. Spatial relations between shrubs and *Prosopis glandulosa* canopies. *Journal of Vegetation Science* 6: 73- 78.
- González Loyarte, M. M., M. Menenti, P. Weidema, F. A. Roig y M. Barton. 2000. Mapping vegetation degradation applying remotely sensed data in the arid zones of Argentina. The northeastern plain of Mendoza. En Proceedings of United Nations / International Astronautical Federation Workshop on "Operational Strategy for Sustainable Development using Space". Sao José dos Campos, Brazil.
- Greenlee J. T. and Callaway R. M. 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in Western Montana. *The American Naturalist* 148 (2): 386- 396.
- Gutiérrez J. R. y Squeo F. A. 2004. Importancia de los arbustos en los ecosistemas semiáridos de Chile. *Ecosistemas* 13 (1): 36- 45. Publicado en Internet, disponible en: <http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=159> Activo: diciembre 2005.
- Haase P.; Pugnaire F. I.; Clark S. C. and Incoll L. D. 1996. Spatial patterns in a two-tiered semi-arid shrubland in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 7: 527- 534.
- Hacker S. D. and Gaines S. D. 1997. Some implications of direct positive interactions for communities species diversity. *Ecology* 78 (7): 1990- 2003.
- Haswell G. T. and Facelli J. M. 2003. Differing effects of shade-induced facilitation on growth and survival during the establishment of a *Chenopod* shrub. *Journal of Ecology* 91: 941– 950.
- Holmgren M. and Scheffer M. 2001. El Niño as a window of opportunity for the restoration of degraded arid ecosystems. *Ecosystems* 4: 151– 159.
- Holmgren M., Scheffer M. and Huston M.A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966- 1975.
- Holmgren M., Stapp P.; Dickman C. R.; Gracia C.; Graham S.; Gutierrez J. R.; Hice C.; Jaksic F.; Kelt D. A.; Letnic M.; Lima M.; López B. C.; Meserve P. L.; Milstead W. B.; Polis G. A.; Previtali M. A.; Richter M.; Sabaté S. and Squeo F. A. 2006. A synthesis of ENSO effects on drylands in Australia, North America and South America. *Advances in Geosciences* 6: 69– 72.
- Jobbágy E, Noretto M, Villagra P and Jackson R. Water subsidies from mountains to deserts: their role in sustaining groundwater-fed oases in a sandy landscape. *Ecological Applications*. En prensa.
- Jones C. G. and Callaway R. M. 2007. The third party. *Journal of Vegetation Science* 18: 771- 776.

- Kawai T. and Tokeshi M. 2007. Testing the facilitation–competition paradigm under the stress-gradient hypothesis: decoupling multiple stress factors. *Proc Biol Sci.* 2007 October 7; 274 (1624): 2503– 2508.
- Kikvidze Z, Pugnaire F. I, Brooker R. W, Choler P, Lortie C. J, Michalet R, Callaway R. M. 2005. Linking patterns and processes in alpine plant communities: a global study. *Ecology* 86: 1395– 1400.
- King T. J. and Woodwell S. R. 1984. Are regular patterns in desert shrubs artifacts of sampling? *Journal of Ecology* 72: 295- 298.
- Kitzberger T., Steinaker D. & Verlen T. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81: 1914 - 1924.
- Kloeppel B. D.; Gower S. T., Vogel J. G. and Reich P. B. 2000. Leaf-level resource use for evergreen and deciduous conifers along a resource availability gradient. *Functional Ecology* 14: 281– 292.
- Larrea-Alcázar D., López R. P. and Barrientos D. 2005. The nurse-plant effect of *Prosopis flexuosa* D.C. (leg-mim) in a dry valley of the Bolivian Andes. *Ecotropicos* 18(2): 89-95.
- Larrea-Alcázar D. M., Murillo J. J., Figueredo C. J. and Soriano P. J. 2008. Spatial associations between two globose cacti and two dominant mimosoid bushes in a tropical semiarid enclave. *Ecotrópicos* 21(2): 97- 105.
- Lloret F., Peñuelas J. and Estiarte M. 2005. Effects of vegetation canopy and climate on seedling establishment in Mediterranean shrubland. *J. Veg. Sci.* 16: 67– 76.
- Maestre F. T. and Cortina J. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London B. Supplement* 271: S331–S333. Publicado en Internet, disponible en: [doi:10.1098/rsbl.2004.0181](https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0181). Activo: noviembre 2009.
- Maestre F. T.; Callaway R. M.; Valladares F. and Lortie C. J. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97: 199–205. Publicado en Internet, disponible en: doi: 10.1111/j.1365-2745.20-08.01476.x Activo: marzo 2010.
- Marañón T.; Camarero J. J.; Castro J.; Díaz M.; Espelta J. M.; Hampe A.; Jornado P.; Valladares F.; Verdú M. y Zamora R. 2004. Heterogenidad ambiental y nicho de regeneración. En: Valladares F. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Ambiente EGRAF, Madrid (ISBN: 84-8014-552-8): 69- 99.
- Mares M. A.; Morello J. and Goldstein G. 1985. The Monte desert and other subtropical semi-arid biomes of Argentina, with comments on their relation to North American arid areas. En: *Hot Deserts and Arid Shrublands*. Evenari M., Noy-Meir I. and Goodall D. W. (ed.), Elsevier. 12A: *Ecosystems of the World*, Amsterdam. Pp: 203- 238.
- Martínez-Vilalta J. y Piñol J. 2002. Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 161: 247- 256.
- Martínez-Vilalta J. y Piñol J. 2003. Limitaciones hidráulicas al aporte de agua a las hojas y resistencia a la sequía. *Ecosistemas* 2003/1. Publicado en Internet, disponible en: <http://www.aeet.org/ecosistemas/031/investigacion1.htm>. Activo: noviembre 2007.
- McAuliffe J. R. 1986. Herbivore-limited establishment of a Sonoran desert tree, *Cercidium microrphyllum*. *Ecology* 67 (1): 276- 280.
- Medina E. and Francisco M. 1994. Photosynthesis and water relations of savanna tree species differing in leaf phenology. *Tree Physiology* 14: 1367- 1381.

- Meiado M. V. 2008. A planta facilitadora *Trischidium molle* Benth. H.E. Ireland (Leguminosae) e sua relação com a comunidade de plantas em ambiente semiárido no Nordeste do Brazil. Recife. Disertação Maestrado. 85 pág.
- Mooney H. A. and Dunn E. L. 1970. Photosynthetic systems of Mediterranean-climate shrubs and trees of California and Chile. *The American naturalist* 104 (939).
- Morello J. 1958. La provincia fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana* 2: 5- 115.
- Morello J., Sancholuz L. y Blanco C. 1977. Estudio Macroecológico de los Llanos de La Rioja. *IDIA* 34: 242– 248.
- Niering W. A., Whittaker R. H. and Lowe C. H. 1963. The Saguaro: A Population in Relation to Environment. *Science* 142: 15-23.
- Niiyama K.; Abd. Rahman K.; Iida S.; Kimura K.; Azizi R. and Appanah S. 1999. Spatial patterns of common tree species relating to topography, canopy gaps and understorey vegetation in a hill dipterocarp forest at Semangkok Forest Reserve, Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science* 11 (4): 731- 745.
- Noy-Meir I. 1973. Desert Ecosystems: Environment and Producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25- 51.
- Perry J. N. 1995a. Spatial analysis by distance indices. *J. Anim. Ecol.* 64: 303- 314.
- Perry J. N. 1995b. Spatial aspects of animal and plant distribution in patchy farmland habitats. En: *Ecology and integrated farming systems*. Glen D. M.; Greaves M. P. and Anderson H. M. (ed.), Wilwy, Bristol, U.K.: 221- 242.
- Perry J. N., Bell E. D., Smith R. H. and Woiwod I. P. 1996. SADIE: software to measure and model spatial pattern. *Asp. Appl. Biol.* 46: 95– 102.
- Perry J. N. 1998. Measures of spatial pattern for counts. *Ecology* 79: 1008– 1017.
- Perry J. N., Winder L., Holland J. M. and Alston R. D. 1999. Red-blue plots for detecting clusters in count data. *Ecol. Lett.* 2, 106– 113.
- Perry J. N. and Dixon P. M. 2002. A new method to measure spatial association for ecological count data. *Ecoscience* 9: 133- 141.
- Perry J. N., Liebhold A. M., Rosenberg M. S., Dungan J., Miriti M., Jakomulska A. and Citron-Pousty S. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. – *Ecography* 25: 578– 600.
- Phillips D. L. and MacMahon J. A. 1981. Competition and spacing patterns in deserts shrubs. *Journal of Ecology* 69 (1): 97- 115.
- Prado D. E. 1993. What is the Gran Chaco Vegetation in South America? I. A review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. *V. Candollea* 48 (1): 145- 172.
- Prentice I. C. and Werger M. J. A. 1985. Clump spacing in a desert dwarf shrub community *Plant Ecology* 63 (3): 133- 139.
- Prieto M. R.; Villagra P. E.; Lana N. B. y Abraham E. M. 2003. Utilización de documentos históricos en la reconstrucción de la vegetación de la Llanura de la Travesía (Argentina) a principios del siglo XIX. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 613- 622.
- Pugnaire F. I.; Hasse P. and Puigdefábregas J. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77 (5): 1420- 1426.
- Reyes-Olivas A., Apodaca-Ovalle V., Cota-Sánchez J. H. y Casillas-Álvarez P. 2008. Relación del suelo y la topografía con la diversidad y la estructura de la vegetación insular en el desierto costero de Sinaloa, México. En: *Estudios de las islas del Golfo de*

- California. Flores-Campaña L. M. (ed). Universidad Autónoma de Sinaloa-Gobierno del Estado de Sinaloa-Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México. Pp: 53- 66.
- Reynolds J. F., Virginia R. A., Kemp P. R., De Soyza A. G. and Tremmel D. C. 1999. Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological Monographs* 69 (1): 69- 106.
- Roig, F. A. 1993. Informe nacional para la selección de germoplasma de especies de *Prosopis* de la República Argentina. Contribuciones mendocinas a la Quinta Reunión Regional para América Latina y El Caribe de la Red de Forestación del CIID. Conservación y mejoramiento de especies del género *Prosopis*. Editores: IADIZA (Unidades de Botánica y Fisiología Vegetal), Mendoza, República Argentina. 1- 37.
- Rossi B. E. and Villagra P. E. 2003. Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understory species in arid Argentina. *Journal of Vegetation Science* 14: 543 - 550.
- Sánchez-Velásquez L. R., Quintero-Gradilla S., Aragón-Cruz F. and Pineda-López M. R. 2004. Nurses for *Brosimum alicastrum* reintroduction in secondary tropical dry forest. *For. Ecol. Manage.* 198: 401–404.
- Squeo F. A.; Olivares N.; Olivares S.; Pollastri A.; Aguirre E.; Aravena R.; Jorquera C. y Ehleringer J. R. 1999. Grupos funcionales en arbustos desérticos del Norte de Chile, definidos sobre la base de las fuentes de agua utilizadas. *Gayana Bot.* 56 (1): 1- 15.
- Stachowicz J. J. 2001. Mutualism, facilitation and the structure of ecological communities. *Bioscience* 51 (3): 235- 246.
- Suzán-Azpiri, H. and Sosa V. J. 2006. Comparative performance of the giant cardon cactus (*Pachycereus pringlei*) seedlings under two leguminous nurse plant species. *Journal of Arid Environments* 65: 351- 362.
- Tielbörger K, Kadmon R. 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81: 1544– 1553.
- Valiente-Banuet A.; Bolongaro-Crevenna A.; Briones O.; Ezcurra E.; Rosas M.; Nuñez H.; Barnard G. and Vazquez E. 1991.a. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in Central México. *Journal of Vegetation Science* 2: 15- 20.
- Valiente-Banuet A. and Ezcurra E. 1991. Shade as cause of association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961 - 971.
- Valiente-Banuet A., Vite F. and Zavala-Hurtado J. A. 1991.b. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science* 2: 11– 14.
- Villagra P. E.; Cony M. A.; Mantován N. G. Rossi B. E.; González Loyarte M. M.; Villalba R. y Marone L. 2004. Ecología y manejo de los algarrobales de la Provincia Fitogeográfica del Monte. En: Arturi M. F., Frangi J. L. y Goya J. F (eds.), *Ecología y manejo de bosques nativos de Argentina*, La Plata, Editorial Universidad Nacional de La Plata: 1- 32.
- Villagra P. E., Villalba R. and Boninsegna J. A. 2005. Structure and growth rate of *Prosopis flexuosa* woodlands in two contrasting environments of the central Monte desert. *Journal of Arid Environments* 60: 187- 199.
- Walker B. H. 1993. Rangeland ecology: understanding and managing change. *Ambio* 22: 80– 87.

- Watson I. W., Burnside D. G. and Holm A. Mc R. 1996. Event-drive or continuous; which is the better model for managers? *Rangel. J.* 18 (2): 351- 369.
- Watson I. W., M. Westoby and Holm A. Mc R. 1997. Demography of two shrub species from an arid grazed ecosystem in Western Australia 1983-93. *Journal of Ecology* 85: 815- 832.
- Wiegand K.; Ward D. and Saltz D. 2005. Multi-scale patterns and bush encroachment in an arid savanna with a shallow soil layer. *Journal of Vegetation Science* 16: 311- 320.
- Yates C. J. and Broadhurst L. M. 2002. Assessing limitations on population growth in two critically endangered *Acacia* taxa. *Biological Conservation* 108: 13– 26.

MECANISMOS DE REGENERACIÓN NATURAL DE *ASPIDOSPERMA QUEBRACHO-BLANCO* SCHLET. Y *PROSOPIS FLEXUOSA* L. EN UN GRADIENTE DE ESTRÉS HÍDRICO

INTRODUCCIÓN

En las zonas áridas y semiáridas, las especies leñosas cumplen importantes funciones, como la conservación de carbono en su biomasa (Iglesias 2010) y en su mantillo poco lábil (Abril y Noe, 2007); la estructuración del ecosistema (Kefi *et al.*, 2007; 2008) y el amortiguamiento de las condiciones ambientales extremas bajo su cobertura (Tirado Fernández, 2003; Flores *et al.*, 2004). A su vez, en estas regiones, el alto estrés físico dominante compromete en gran medida la regeneración natural de árboles y arbustos (Callaway, 1995; Squeo *et al.*, 1999; Kitzberger *et al.*, 2000; Yates y Broadhurst, 2002). Sin embargo, existen evidencias de que estas plantas, generan una distribución espacial heterogénea dada por agregados de vegetación densa (De Viana, 1997; Aguiar y Sala, 1999; Titus *et al.*, 2002; Latham, 2003) dentro de los cuales, existen condiciones adecuadas para la regeneración y el crecimiento de algunas especies.

Las leñosas pueden modificar las condiciones ambientales bajo su cobertura y hacerlas convenientes para otras plantas, fenómeno conocido como facilitación (Connell y Slatyer, 1977). Esta interacción se establece cuando una especie mejora la posibilidad de otra, para sobrevivir y crecer en buen estado (Stachowicz, 2001). Cuando la relación de facilitación se entabla entre una planta adulta y un juvenil protegido de otra especie, se denomina “nodricismo” (Niering *et al.*, 1963; Turner *et al.*, 1966; Turner *et al.*, 1969; Steenberg y Lowe, 1969), de la que se citan casos con-específicos (Barchuk *et al.*, 2005). La facilitación permite a la planta favorecida ampliar su nicho realizado más allá de su nicho fundamental y así, extender su distribución geográfica (Callaway, 1997). Esta idea crea una paradoja con respecto a la idea primitiva de interferencia planteada por el principio de exclusión

competitiva, asumida por el concepto de nicho ecológico (Bruno *et al.*, 2003) y cuyo referente a nivel comunitario está representado por las ideas de Clements y Gleason (Callaway, 1995). De estas consideraciones, surge la noción de interdependencia de las especies que componen las comunidades, en la que la facilitación es contemplada como un factor organizador importante, en forma conjunta con la competencia (Grenlee y Callaway, 1996; Callaway *et al.*, 1996; Callaway y Walter, 1997).

Entre los mecanismos implicados en el resguardo de plántulas y juveniles se señalan: el sombreado que disminuye la radiación incidente sobre el suelo (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Fulbright *et al.*, 1995; Franco-Pizaña *et al.*, 1996; Nolasco *et al.* 1997; Breshears *et al.*, 1998; Kitzberger *et al.* 2000; Hastwell y Facelli, 2003; Barchuk *et al.*, 2005, Castro Cepero *et al.*, 2006, Kos y Poschlod, 2007) y mejora las condiciones hídricas bajo su cobertura (Squeo *et al.*, 1999; Carrillo-García *et al.* 2000; Kitzberger *et al.*, 2000; Pugnaire y Lázaro, 2000, Caylor *et al.*, 2003; Gutiérrez y Squeo, 2004; León y Squeo, 2004; Valladares *et al.*; 2008; Alvarez y Villagra, 2009); la acumulación de mantillo y formación de las llamadas islas de fertilidad (Franco-Pizaña *et al.*, 1995; Gutiérrez, 2001; Rossi y Villagra, 2003; Perroni Ventura, 2007) y, la defensa física que inhibe la acción de herbívoros, protegiendo semillas y plántulas de la depredación (Turner *et al.*, 1969; Turner *et al.*, 1969; Mc Auliffe, 1986; García *et al.*, 2000; Villagra *et al.*; 2002; Flores *et al.* 2004; Zamora *et al.*, 2004; Baraza *et al.*, 2006; Méndez *et al.*, 2006).

Como fue citado, existe una amplia evidencia de que la sombra es el principal mecanismo implicado en la supervivencia de las plantas protegidas, a medida que aumenta el déficit hídrico o la aridez, sin embargo, no es clara su incidencia sobre el crecimiento o performance de las juveniles bajo la cobertura leñosa (Holmgren *et al.*, 1999; Tielborger y Kadmon, 2000; Schade y Hobbie, 2005). Así, se registran cambios en el resultado neto del nodricismo, como consecuencia de la variabilidad climática y la subsecuente oferta de recursos (Grenlee y Callaway, 1996; Holmgren *et al.*, 1997; Kitzberger *et al.*, 2000; Barchuk *et al.* 2005, Kikvidze *et al.*, 2006) o por los cambios ontogénicos de las plantas beneficiadas (Withgott, 2000; Espigares, 2004; Núñez *et al.*, 2009).

En cuanto a la variabilidad climática interanual, registrada en regiones con alto déficit hídrico, se señala que la disponibilidad de agua marca el umbral a partir del cual se define el efecto neto del balance entre facilitación-competencia (Berness and Callaway, 1994). Al respecto, existen evidencias de que las limitantes por nutrientes y luz están subordinadas a que la planta facilitadora disponga de suficiente agua en estos ambientes, lo que le permite incrementar los beneficios que mejoran comparativamente el funcionamiento de la planta protegida (Maestre *et al.* 2003; 2004; 2005; López, 2009). Tal es el caso de la relación entre *Austrocedrus chilensis* y sus potenciales arbustos nodrizas en el noreste de la Patagonia. Según las evidencias encontradas, la importancia de la facilitación en el establecimiento de nuevos individuos de esta especie, parece variar de acuerdo a la disponibilidad de agua y la temperatura ambiente del año biológico considerado (Kitzberger *et al.*, 2000; Letourneau *et al.*, 2004).

Sumada a la complejidad contextual planteada, se presenta la interacción de los procesos biológicos de plántulas y juveniles a lo largo de su ontogenia. Numerosos trabajos reportan que el amortiguamiento de las condiciones ambientales extremas bajo la cobertura de plantas nodrizas enaltecen la supervivencia, si se la compara con las tasas de registradas en los espacios abiertos. Sin embargo, esa sombra deprime la tasa de crecimiento de los supervivientes, como evidencia de posibles restricciones de luz o competencia por agua (Franco y Nobel, 1989; Callaway *et al.*, 1996; Barnes y Archer, 1999; Armas Kulik- 2004; Kikvidze *et al.*, 2006; Bravo-Mendoza *et al.*, 2007) o de la simultaneidad de las interacciones, por ejemplo, facilitación por efecto del sombreado que brinda mejores condiciones hídricas para la supervivencia, competencia por agua a nivel de las raíces (Michalet, 2007).

En la región central de Argentina, existe un gradiente ambiental de trayectoria Este a Oeste originado por el aumento del déficit hídrico, que se refleja en diferencias en el tipo y estructura de la vegetación (Cabido *et al.*, 1993; Daly y Mitchell, 2000). En esta tesis se expuso que las comunidades leñosas en este gradiente, están compuestas por tipos funcionales generados por caracteres blandos que hacen a su potencial papel como plantas nodrizas, relacionados con la calidad y cantidad de sombra protectora que ofrecen y a la formación de islas de fertilidad. Existen antecedentes que señalan que la sombra es el

mecanismo más importante que asegura la regeneración de árboles en la región del Chaco Árido de la provincia de Córdoba (Barchuk *et al.*, 2005), pero se desconoce si el mismo mantiene su significancia a lo largo del gradiente regional de precipitaciones y de déficit hídrico.

Aspidosperma quebracho-blanco es un árbol perennifolio y esclerófilo que requiere de plantas nodrizas para su regeneración en el Chaco Árido (Barchuk *et al.*, 2005). Para el N.O. de Córdoba, se demostró que los juveniles de *Aspidosperma quebracho-blanco* se asocian más intensamente con grupos de arbustos perennifolios que con los caducifolios leguminosos, mientras que manifiestan una clara disociación con los arbustos caducifolios no leguminosos, debido fundamentalmente por la distinta calidad de la sombra ofrecida por estos tipos funcionales de plantas nodrizas (Barchuk *et al.*, 2008)

Prosopis flexuosa es un árbol caducifolio leguminoso que no forma bancos de semillas persistentes debido a la fuerte reducción ocasionada por la herbivoría de hormigas y mamíferos, y a la germinación promovida por el paso de estos propágulos a través del tracto digestivo de pequeños roedores y ganado doméstico (Campos y Ojeda, 1997; Villagra *et al.*, 2002.a; Alvarez *et al.*, 2006; Oviedo y Barchuk, 2006). Al igual que *A. quebracho-blanco*, forma banco de plántulas y juveniles (Villagra *et al.*, 2005; Barchuk *et al.*, 2006.a.) y requiere de plantas nodrizas en la fase inicial de establecimiento en el Chaco Árido (Barchuk y Carranza, 2000).

En el capítulo anterior de esta tesis, se demostró que los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*, se asocian espacialmente a otras leñosas en gran parte del gradiente de déficit hídrico considerado y que la asociación se hizo más intensa para la especie perennifolia y menos importante para la caducifolia, conforme aumenta el estrés físico. Se demostró que la asociación de los juveniles de ambas especies se da en forma diferencial con plantas nodrizas de tipos funcionales determinados por caracteres blandos relacionados con la conformación de la sombra que ofrecen y a la formación de islas de fertilidad bajo su cobertura. Además, se comprobó que la densidad de los bancos de juveniles cambia en función del aumento del déficit hídrico, mostrando un comportamiento diferencial por especie. Si bien antecedentes anteriores resaltan que el mecanismo de facilitación para la

especie perennifolia, en el noroeste de Córdoba, es la sombra ofrecida por las plantas nodrizas (Barchuk *et al.*, 2005; 2008), se desconoce si ese mecanismo se mantiene a medida que cambia el déficit hídrico.

Las preguntas a responder en este capítulo son: ¿se mantiene la relación de facilitación en todo el gradiente? Si existe facilitación, ¿cambia la intensidad de la facilitación en el gradiente considerado? ¿La sombra de las plantas nodrizas se mantiene como mecanismo que mejora las condiciones de supervivencia y crecimiento de plántulas y juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*, en todo el gradiente? Se postula que:

1 Tanto, *A. quebracho-blanco* como *P. flexuosa* requieren de la facilitación para el establecimiento inicial. La facilitación se mantiene en todo el gradiente de déficit hídrico y aumenta en intensidad a medida que crece el estrés hídrico.

2 La supervivencia y crecimiento de plántulas y juveniles de *A. quebracho-blanco* y de *P. flexuosa* son mayores bajo la sombra de plantas nodrizas en todo el gradiente de déficit hídrico en estudio.

Los objetivos particulares de este capítulo son:

1- Estudiar el efecto de planta nodriza en los cuatro sitios ubicados en una transecta regional de déficit hídrico, que emula una intensidad creciente de estrés hídrico (variación climática de semi-aridez a aridez, déficit hídrico en un rango de 100 a 800 mm al año).

2- Evaluar el efecto planta-nodriza, generando experimentalmente microsítios que permiten discriminar si el efecto de las plantas beneficiadoras se asocia al mejoramiento de las condiciones microclimáticas o a la mayor oferta de nutrientes por la presencia de islas de fertilidad, bajo su sombra.

3- Analizar los cambios en la emergencia, supervivencia y crecimiento de plántulas y juveniles de dos especies *A. quebracho-blanco* (perennifolia) y *P. flexuosa* (caducifolia) en microsítios experimentales a medida que aumenta el estrés en cuatro sitios del gradiente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se establecieron experimentos de nodricismo a lo largo de una transecta regional de unos 650 km de longitud, determinada por un gradiente de déficit hídrico que abarca desde los 100 a los 800 mm al año y que atraviesan la provincia fitogeográfica Chaqueña desde el sudeste de la provincia de Santiago del Estero, por el noroeste de Córdoba, norte de San Luis hasta la Provincia Fitogeográfica del Monte en el norte de Mendoza (Fig. 1.1).

La fisonomía dominante de la vegetación a lo largo del gradiente planteado cambia de acuerdo a la disponibilidad de recursos, desde el bosque denso de unos 12 m de altura en el extremo Este donde domina *A. quebracho-blanco*, a la estepa arbustiva con bosques azonales de *P. flexuosa* confinados a los sectores bajos y valles interdunas en el norte de Mendoza (Villagra *et al.*, 2002.b.; 2005). A este cambio en la estructura de la vegetación le acompañan variaciones en caracteres del ambiente físico, ya detallados en el Capítulo 1 de esta tesis (Tabla 1.1).

Los sitios de trabajo se localizaron en:

- a) Colonia Alpina (29°57'07,56" L.S.; 62°10'23,3" L.O., en el Dpto. Rivadavia, Santiago del Estero). Con 912 mm anuales de precipitación y temperatura media alrededor de 20°C.
- b) Reserva Forestal Chancaní (31°23'42,93 L.S.; 65°28'14,63 L.O. en el Dpto. Pocho, en Córdoba, Chaco Árido), que registra una media de 500 mm anuales de precipitación y temperatura media 20°C.
- c) Reserva Quebracho de la Legua (32°22'01,64" L.S.; 66°55'13,09" L.O. en los Dptos. Ayacucho y Belgrano, San Luis), con 300 mm al año y temperatura media anual de 18°C (SMN, 2009).
- d) Reserva Forestal Natural Bosques de Telteca (32°23'03,33" L.S. y 68°03'12,33" L.O., en el Dpto Lavalle, Mendoza) con 100 mm de precipitación anual y temperatura media de 18,3°C.

Para evaluar los mecanismos de la facilitación sobre la emergencia, supervivencia y crecimiento de plántulas, se generaron los siguientes micrositios:

- a) bajo cobertura de leñosas o “bosque”, que reúne los efectos de sombra e islas de fertilidad. Para el sitio Colonia Alpina, y dada la alta abundancia de leñosas en el sistema bosque, se agregó un tratamiento “bosque con efecto raíces de plantas vecinas”.
- b) con remoción reciente de arbustos, descubiertos pero que mantiene la fertilidad residual del bosque (islas de fertilidad), bajo sombra artificial que simula el efecto sombra provista por el bosque (Som_Des).
- c) con remoción reciente de arbustos, descubiertos, a cielo abierto, (Ciab_Des).
- d) suelos “calcinados”, bajo sombra artificial. Entendiéndose por calcinado a suelos sin cobertura leñosa ni efecto de plantas vecinas, por un período de tiempo prolongado (años) (Som_Cal).
- e) suelos “calcinados”, a cielo abierto (Ciab_Cal).

Siguiendo la distribución espacial de cada especie, se instaló el experimento para *A. quebracho-blanco* en Colonia Alpina, Chancaní y Quebracho de la Legua; mientras que *P. flexuosa* fue sembrada en Chancaní, Quebracho de la Legua y Telteca.

Para contar con semillas de *A. quebracho-blanco* para el experimento, se cosecharon frutos maduros a fines de la primavera de 2005, en situaciones cercanas a los sitios ubicados a lo largo del gradiente de déficit hídrico. Luego, se procedió a su secado natural a fin de lograr la apertura de las cápsulas. Las semillas así obtenidas fueron mantenidas en condiciones adecuadas para su secado y selección con destino a la siembra. Las semillas de *P. flexuosa* se obtuvieron del Banco de Germoplasma del Género *Prosopis* de la Facultad de Ciencias Agropecuarias de la Universidad Nacional de Córdoba. Las mismas provinieron de árboles padres localizados de manera cercana a los sitios de trabajo.

Cada unidad muestral de cada tipo de micrositio fue protegida de la herbivoría de hormigas, roedores y otros mamíferos con canastas construídas con alambre tejido de malla fina de acero, tapa, estructura de hierro (aro y 4 patas) y enterradas a unos 10 cm en el suelo. Para el sitio Colonia Alpina, se agregó un tipo de micrositio adicional “bosque con efecto de raíces de plantas herbáceas vecinas”. Para ello se modificó el diseño de las canastas de manera de no enterrar el tejido perimetral, manteniendo intactos los sistemas radiculares superficiales de otras plantas.

Para cada tratamiento o micrositio, se contó con 8 repeticiones o jaulas por especie arbórea bajo estudio. En cada una, se sembraron 150 semillas de *A. quebracho-blanco* o *P. flexuosa*, según correspondiera, al inicio de la estación lluviosa de 2005. Esta población de semillas fue tomada como la población inicial en cada canasta. Con el objetivo de evitar daños por insectos en los estadíos iniciales, se utilizaron insecticidas y repelentes

La sombra artificial fue proporcionada con malla sarán verde. La interferencia de la luz generada por los tratamientos “bosque” y sombra artificial, se valoró a través de la medición de la radiación instantánea, a nivel de suelo, utilizando un radiómetro (LiCor LI-1000 Datalogger, Sonda: LI-191, Line Quantum Sensor). Las mediciones se hicieron a mediodía en cada sitio de trabajo, tomando como testigo el cielo abierto. En todos los casos, verificó una disminución de la radiación incidente similar a la originada por el testigo (entre el 10 y 20% - Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Radiación solar fotosintéticamente activa, incidente a nivel del suelo bajo cada tratamiento (en proporción sobre la medida a cielo abierto).

| | Radiación directa | Bajo bosque | Media sombra |
|-----------------------|--------------------------|--------------------|---------------------|
| Quebracho de la Legua | 1 | 0,225 | 0,095 |
| Chancaní | 1 | 0,149 | 0,142 |
| Colonia Alpina (nov) | 1 | 0,107 | 0,142 |

Para mejorar la caracterización de los micrositos en cuanto a calidad del sustrato y las oportunidades de establecimiento de los nuevos individuos, se realizaron análisis de suelos y registraron las lluvias diarias ocurridas durante el experimento. Para el primer *item*, se tomaron muestras compuestas de suelo en cada micrositio y sitio de trabajo, a las que se les

determinó clase textural, materia orgánica, carbono orgánico, nitrógeno total, relación C:N, fósforo (ppm), potasio (ppm) en el Laboratorio de Suelos de la Facultad de Ciencias Agropecuarias (U.N.C.- Tabla 4.2). En cuanto a las lluvias, se contó con los registros del establecimiento “Monte Grande” en Colonia Alpina, de la Reserva Chancaní y de la Reserva Telteca. Para Quebracho de la Legua, se estimó el volumen de agua precipitado en cada ocasión, a través de la información brindada por el encargado de la misma (Tabla 4.3).

Debido a la pérdida del experimento de nodricismo en Telteca en el año 2006, antes del primer control, se repitió la siembra de esta especie al año siguiente (2007).

Luego de la siembra de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*, se evaluaron la emergencia en la primera fecha de control y luego la supervivencia a lo largo de un año, registrando la abundancia de plántulas y juveniles. Las dos variables se expresan en términos relativos en proporción al número total de semillas sembradas en cada canasta protectora. Hacia el final de experimento, se cuantificó el crecimiento acumulado. Para ello, se extrajeron individuos de cada tratamiento, con la mayor proporción de raíz que fuera posible. A cada plántula o juvenil, se les midió altura y la longitud de la porción de raíz acompañante. Luego se las llevó a estufa hasta peso constante (a 50°C). Con estos datos se evaluó la biomasa aérea individual y la de la porción de raíz, las cuales se utilizaron como variables en el cálculo del peso específico aéreo (4.1.) y radicular (4.2), según las siguientes relaciones:

$$\text{peso específico aéreo} = \text{biomasa aérea} / \text{longitud parte aérea} \quad (4.1.),$$

$$\text{peso específico radicular} = \text{biomasa raíz} / \text{longitud raíz} \quad (4.2)$$

A fin de relacionar la supervivencia y crecimiento con las condiciones hídricas de cada micrositio, se midió el potencial hídrico de las nuevas plantas durante el control final. Para ello, se extrajeron plántulas y juveniles de cada tratamiento, en el pre-alba, cuando las mismas estuvieran en su potencial hídrico máximo. Las valoraciones se hicieron con cámara de presión (Scholander *et al.*, 1965). Debido a la ocurrencia de lluvias en la fecha de control final del experimento, no fue factible realizar las mediciones en Chancaní.

Tabla 4.2. Caracterización textural, orgánica y de macronutrientes de los suelos de los cuatro sitios de trabajo ubicados en la transecta regional

| Sitios | Telteca | | Quebracho de la Legua | | Chancaní | | Colonia Alpina | |
|----------------------|----------------|----------------|-----------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|---------------|
| | Bosque | Calcinado | Bosque | Calcinado | Bosque | Calcinado | Bosque | Calcinado |
| Micrositios | Bosque | Calcinado | Bosque | Calcinado | Bosque | Calcinado | Bosque | Calcinado |
| Clase textural | Franco-arenoso | arenoso-franco | Arenoso franco | Arenoso franco | Franco arenoso | Franco arenoso | Franco | Franco limoso |
| Materia orgánica (%) | 1,42 | 0,07 | 1,02 | 0,43 | 2,24 | 1,51 | 4,44 | 2,30 |
| Carbono Orgánico (%) | 0,82 | 0,04 | 0,59 | 0,25 | 1,30 | 0,88 | 2,58 | 1,34 |
| Nitrógeno Total (%) | 0,09 | 0,005 | 0,06 | 0,030 | 0,12 | 0,082 | 0,269 | 0,118 |
| Relación C:N | 9,11 | 8,0 | 9,8 | 8,2 | 10,8 | 10,7 | 9,6 | 11,3 |
| Fósforo (ppm) | -- | -- | 52,4 | 36,6 | 103,7 | 90,2 | 101,0 | 94,7 |
| Potasio (ppm) | -- | -- | 1,11 | 0,46 | 1,33 | 0,92 | 2,29 | 2,19 |

Tabla 4.3. Caracterización de los años hidrológicos 2006-2007. Se informan la precipitación media anual (Pma) que corresponde a promedios históricos, la precipitación en el año experimento (P-año), la precipitación acumulada en los primeros 30 días desde la siembra (P-acum), la cantidad absoluta de días lluviosos (Pi) y de días en que las lluvias superan los 20 (Pi+20) y los 30 mm (Pi+30) y la proporción en función a los días totales del año entre paréntesis.

| Sitio | Pma (mm/año) | P-año (mm) | P-acum (n° días c/lluvia) | Pi | Pi+20 – (% del año) | Pi+30 – (% del año) |
|-----------------|---------------------|-------------------|----------------------------------|-----------|----------------------------|----------------------------|
| Colonia Alpina | | | | | | |
| - 2006 | 920 | 779 | 113 (1) | 28 (0,07) | 19 (0,052) | 11 (0,03) |
| Chancaní | | | | | | |
| - 2006 | 500 | 557 | 92 (7) | 32 (0,08) | 23 (0,06) | 8 (0,022) |
| - 2007 | 500 | 336 | 88 (6) | 5 (0,013) | 5 (0,013) | 5 (0,013) |
| Quebracho de la | | | | | | |
| Legua | | | | | | |
| - 2006 | 250 | 199 | 30 (1) | 6 (0,016) | 5 (0,013) | 5 (0,013) |
| - 2007 | 250 | 192 | 47 | 4 (0,013) | 4 (0,01) | 4 (0,01) |
| Telteca | | | | | | |
| - 2007 | 100 | 278,4 | 45,8 (6) | 34 (0,09) | 4 (0,01) | 3 (0,011) |

Métodos estadísticos

El diseño del experimento de nodricismo ubicado en cuatro sitios diferentes a lo largo de un gradiente de déficit hídrico, no representa repeticiones verdaderas. Los datos se procesaron para cada sitio en particular. Se describen tendencias que manifiestan ciertas variables a lo largo del gradiente.

Los datos de emergencia y supervivencia relativa fueron analizados en base a modelos lineales generalizados que se ajustaron en función de la variable observada (McCullagh y Nelder, 1989). En ambos casos se tomó a la situación bosque como base para el estudio de los mecanismos de la facilitación, ya que reúne tanto la presencia de sombra como una isla de fertilidad bajo su cobertura).

Emergencia relativa. La evaluación se realizó en el primer control, a dos meses de la siembra cuando se consideró que se había establecido la primera cohorte. En esta primera fase, el análisis permitió detectar patrones de emergencia. Los datos se consideraron de naturaleza binaria, de modo que se ajustaron modelos lineales generalizados que consideraran la distribución Binomial como componente aleatorio y el efecto de los “micrositios”, como factor de variación que genera cambios en la expresión de las variables dependientes, en el predictor lineal a cinco niveles (esto es: $\eta = \mu + \alpha_i$, con $i = 1, \dots, 5$ tratamientos o micrositios). La función enlace es la canónica para la distribución propuesta o logística (Díaz y Demetrio, 1998).

Supervivencia y supervivencia final relativas. Se estudiaron las probabilidades de establecer y mantener un banco de plántulas y juveniles de ambas especies. Los datos se consideraron de naturaleza binaria, por lo que se ajustaron modelos lineales generalizados que consideraran al factor tiempo (medidas repetidas) en su construcción. La distribución de la variable o componente aleatorio, se consideró Binomial. El efecto de los “micrositios”, como factor de variación que genera cambios en la expresión de las variables dependientes, en el predictor lineal, se tomó a cinco niveles correspondientes a los micrositios (esto es: $\eta = \mu + \alpha_i$, con $i = 1, \dots, 5$ tratamientos o micrositios). La función enlace es la canónica para la distribución propuesta o logística (Díaz y Demetrio, 1998).

Crecimiento de juveniles. Se realizaron diagnósticos para corroborar la distribución de las variables que valoraron el crecimiento acumulado de los nuevos individuos en el año de observación (altura de plántula, biomasa aérea acumulada y los pesos específicos aéreo y radicular). Para ello, se utilizó el módulo *distribution fitting* de Statistica 7 (Statsoft, 2005). Así se comprobó que tanto biomasa, peso específico aéreo y peso específico del sistema radical de las plántulas y juveniles se distribuyen Log-normal, mientras que la altura del individuo corresponde a una distribución Chi cuadrado. Confirmada la distribución de cada variable, se realizó primero, un análisis univariado con el objeto de realizar una exploración de las mediciones realizadas. Para ello, las variables fueron, primero, transformadas para ajustarlas a una distribución normal, a través de la aplicación de las funciones correspondientes (logaritmo para las que se distribuyen log normal y raíz cuadrada para la que distribuye Chi cuadrado; (Evans, 2000; Fletcher y Zupanski, 2007). Luego, se corroboró el ajuste a los supuestos del análisis de la varianza - errores independientes, normalmente distribuidos y con varianzas homogéneas). Sólo Logaritmo en base diez de la biomasa de parte aérea cumplió con dichos supuestos del análisis de la varianza, por lo que para estudiar el efecto de los sitios representados por las precipitaciones acumuladas en el año de trabajo, y de los micrositos sobre el crecimiento acumulado de las plántulas, se realizó análisis de la varianza univariado sobre esta variable. Sobre las variables altura de planta y pesos específicos de la parte aérea y de la raíz principal de los juveniles se realizó la prueba de Kruskal-Wallis, ya que este test permite comparar las esperanzas de dos o más distribuciones sin necesidad de realizar el supuesto de que los términos de error se distribuyen normalmente (Di Rienzo *et al.*, 2010).

El mismo procedimiento se realizó sobre la variable potencial hídrico pre-alba de plántulas y juveniles de ambas especies para su estudio, confirmada su distribución log-normal con el módulo *distribution fitting* de Statistica 7 (Statsoft, 2005). Se realizó primero, un análisis univariado con el objeto de realizar una exploración de las mediciones realizadas, aplicando la función logaritmo para su transformación y ajuste a una distribución normal (Evans, 2000; Fletcher y Zupanski, 2007). Como se corroboró el no-ajuste a los supuestos del análisis de la varianza (errores independientes, normalmente distribuidos y con varianzas homogéneas) y se decidió estudiar el efecto de los sitios

representados por las precipitaciones acumuladas en el año de trabajo realizando la prueba de Kruskal-Wallis (Di Rienzo *et al.*, 2010).

RESULTADOS

Efectos de los sitios sobre la emergencia de plántulas

La emergencia relativa media de plántulas de *A. quebracho-blanco* tiende a mostrar los efectos de las precipitaciones acumuladas en el año del experimento, con su mayor valor en el sitio más árido (Quebracho de la Legua) e intermedio en el más húmedo (Colonia Alpina) de la distribución geográfica de la especie (Fig. 4.1).

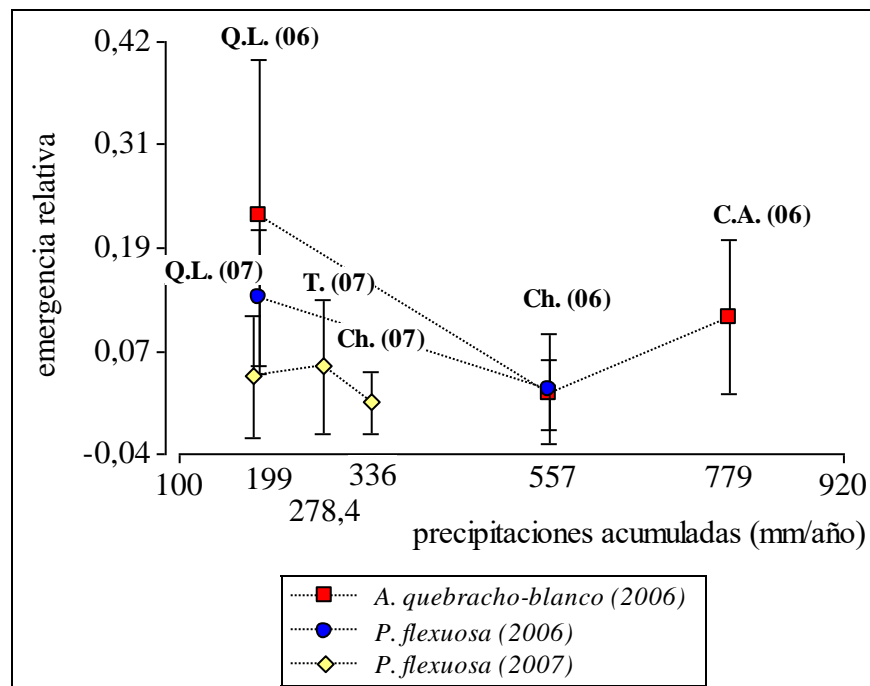


Fig. 4.1. Emergencia relativa media (y desvío estándar) de las plántulas de *A. quebracho-blanco* y de *P. flexuosa*, en el primer y segundo año de experimento (2006 y 2007, respectivamente), según el gradiente de precipitaciones acumuladas registradas en cada año. Referencias: T- Telteca; Q.L.- Quebracho de la Legua; Ch- Chancaní; C.A.- Colonia Alpina.

En el caso de *P. flexuosa*, para el mismo año, la emergencia relativa media fue menor en Chancaní. La emergencia relativa media de ambas especies se diferenciaron muy

significativamente tanto en Chancaní ($\chi^2 = 14,59$; $P = 0,0001$) como en Quebracho de la Legua ($\chi^2 = 9,16$; $P = 0,0025$). En el segundo año del experimento de nodricismo para *P. flexuosa*, la mayor emergencia se obtuvo en el sitio más árido del gradiente, debido a que ese año las precipitaciones de ese sitio estuvieron por encima de la media histórica. Cuando se compararon las emergencias de algarrobo del año 2006 con la del 2007, no se registraron diferencias significativas para ninguno de los dos sitios, Chancaní ($\chi^2 = 2,12$; $P = 0,14$) y Quebracho de la Legua ($\chi^2 = 3,45$; $P = 0,06$) se manifestó como una interacción altamente significativa (estadístico de Wald = 86,15; $p = 0,00$) debido el efecto de la elevada variabilidad climática representada por las lluvias acumuladas durante la emergencia en cada año.

En cuanto al efecto de los microsítios, se observó que la emergencia de plántulas de *A. quebracho-blanco* fue favorablemente afectada por la sombra en todos los sitios del gradiente considerado (Tabla 4.4). En cambio, la emergencia de plántulas de *P. flexuosa* mostró comportamientos disímiles en los dos años del experimento.

Análisis del efecto de los microsítios sobre la emergencia de plántulas, por sitio

Colonia Alpina

En este sitio, sólo se sembró *A. quebracho-blanco*. La mayor emergencia de plántulas se logró en los tratamientos instalados sobre suelos calcinados, de larga historia de uso agrícola, libres de interferencia de plantas leñosas vecinas, seguidos por el micrositio bosque con raíces intactas de plantas vecinas y el bosque (Tabla 4.4). En particular, sólo el tratamiento con **sombra artificial sobre suelos calcinados** se diferenció significativamente del **bosque** ($\chi^2 = 17,97$; $Pr > \chi^2 = 0,0001$) pero no del suelo calcinado (**cielo abierto** $\chi^2 = 0,53$; $Pr > \chi^2 = 0,47$). Los tratamientos que simulaban la presencia de las islas de fertilidad dejada por las leñosas **recientemente removidas**, tanto con **sombra artificial** ($\chi^2 = 3,26$; $Pr > \chi^2 = 0,07$) como a **cielo abierto**, registraron las menores emergencias de plántulas. Cabe señalar que estos microsítios contaban con un elevado espesor de mantillo, lo que posiblemente impidió un adecuado anclaje de las plántulas re-

Tabla 4.4. Efecto de los microsítios sobre la emergencia de las plántulas de *A. quebracho-blanco* y de *P. flexuosa*, en el primer y segundo año de experimento (2006 y 2007, respectivamente), según el gradiente de precipitaciones acumuladas registradas en cada año. Se expresa en términos de emergencia relativa media y desvío estándar para cada sitio*

| Especie | Sitios | Telteca | | Quebracho de la Legua | | Chancaní | | Colonia Alpina | | |
|---------|----------------------------|------------------------|-------------------|-----------------------|--------------------|-------------------|--------------------|----------------|--------------------|------|
| | | pp acumuladas (mm/año) | | 199 | | 557 | | 779 | | |
| | emergencia relativa | media | D.E. | media | D.E. | media | D.E. | media | D.E. | |
| 2006 | <i>A. quebracho-blanco</i> | bosque | --- | --- | 0,21 ^c | 0,06 | 0,02 ^b | 0,02 | 0,10 ^b | 0,05 |
| | | bosque-raíces | --- | --- | --- | --- | --- | --- | 0,13 ^a | 0,08 |
| | | Ciab_Cal | --- | --- | 0,11 | 0,06 | 0 | <0,01 | 0,15 ^a | 0,06 |
| | | Ciab_Des | --- | --- | 0,04 | 0,04 | 0 | <0,01 | 0,03 ^{bc} | 0,04 |
| | | Som_Cal | --- | --- | 0,50 ^a | 0,10 | 0,04 ^a | 0,04 | 0,22 ^a | 0,08 |
| | | Som_Des | --- | --- | 0,25 ^b | 0,12 | 0,06 ^a | 0,06 | 0,03 ^c | 0,03 |
| 2006 | <i>P. flexuosa</i> | bosque | --- | --- | 0,15 ^b | 0,05 | 0,01 ^b | 0,01 | --- | --- |
| | | Ciab_Cal | --- | --- | 0,10 ^b | 0,05 | <0,01 ^b | <0,01 | --- | --- |
| | | Ciab_Des | --- | --- | 0,17 ^a | 0,06 | <0,01 ^b | 0,01 | --- | --- |
| | | Som_Cal | --- | --- | 0,08 ^c | 0,08 | 0,05 ^a | 0,04 | --- | --- |
| | | Som_Des | --- | --- | 0,15 ^b | 0,10 | 0,08 ^a | 0,12 | --- | --- |
| 2007 | <i>P. flexuosa</i> | pp acumuladas (mm/año) | | 278,4 | | 162 | | 336 | | |
| | | bosque | 0,02 ^b | 0,03 | 0,01 ^b | 0,01 | 0,02 ^a | 0,04 | --- | --- |
| | | Ciab_Cal | 0,01 ^b | 0,01 | 0,06 ^a | 0,11 | <0,01 ^a | <0,01 | --- | --- |
| | | Ciab_Des | 0,07 ^a | 0,11 | 0,05 ^{ab} | 0,06 | 0,01 ^a | 0,01 | --- | --- |
| | | Som_Cal | 0,09 ^a | 0,07 | 0,03 ^{ab} | 0,04 | 0,01 ^a | 0,01 | --- | --- |
| | Som_Des | 0,09 ^a | 0,08 | 0,07 ^a | 0,08 | 0,03 ^a | 0,07 | --- | --- | |

Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$)

cientemente germinadas. El tratamiento adicional instalado para probar la interferencia de plantas vecinas a nivel de raíces (bosque con efecto de raíces de plantas vecinas), mostró una emergencia de plántulas significativamente mayor al **bosque** ($\chi^2 = 19,29$; $\text{Pr} > \chi^2 < 0,0001$).

Chancaní

La mayor emergencia de plántulas de *A. quebracho blanco* se registró en los tratamientos con **sombra artificial** seguidos por el **bosque**, del cual se diferenciaron significativamente (**sombra artificial sobre suelos recientemente descubiertos**: $\chi^2 = 11,26$; $\text{Pr} > \chi^2 = 0,0008$ y **sombra artificial sobre suelos calcinados**: $\chi^2 = 4,62$; $\text{Pr} > \chi^2 = 0,03$; Tabla 4.4). Los tratamientos a *cielo abierto* tuvieron emergencia nula.

Un comportamiento similar se registró para *P. flexuosa*, que mostró mayor emergencia bajo sombra en los dos años del experimento. Para el primer año, en que se observaron mayores precipitaciones acumuladas, los tratamientos bajo **sombra artificial** registraron emergencias significativamente mayores a la del bosque ($\chi^2 > 3,18$; $\text{Pr} > \chi^2 < 0,07$). Valores significativamente menores se registraron en los tratamientos a cielo abierto ($\chi^2 < 1,05$; $\text{Pr} > \chi^2 > 0,30$). En el segundo año (2007), en el que se registraron precipitaciones acumuladas menores a la media normal (Tabla 4.3), la respuesta a los tratamientos fue similar, pero la heterogeneidad de los datos no permitieron observar diferencias significativas atribuibles a los tratamientos ($\chi^2 < 1,02$; $\text{Pr} > \chi^2 > 0,31$).

Quebracho de la Legua

Al igual que en Chancaní, la mayor emergencia de *A. quebracho-blanco* se observó en los tratamientos con **sombra artificial** (Tabla 4.4), que se diferenciaron significativamente del **bosque** ($\chi^2 \geq 6,46$; $\text{Pr} > \chi^2 > 0,01$), y entre sí ($\chi^2 = 112,25$; $p < 0,0001$). Los tratamientos a **cielo abierto** mostraron emergencias significativamente menores ($\chi^2 > 6,19$; $\text{Pr} > F < 0,01$).

La emergencia de *P. flexuosa* en Quebracho de la Legua durante el primer año del experimento, fue favorecida por la presencia de islas de fertilidad proporcionada por plantas nodrizas. Valores superiores al del **bosque** se registraron a **cielo abierto sobre suelos recientemente descubiertos** ($\chi^2 = 7,03$; $\text{Pr} > \chi^2 = 0,008$; Tabla 4.4). La emergencia **sobre suelos calcinados** fue menor a la del bosque, aunque sólo bajo **sombra artificial** se diferenció significativamente ($\chi^2 = 3,18$; $\text{Pr} > \chi^2 = 0,07$; **cielo abierto** $\chi^2 = 1,05$; $\text{Pr} > \chi^2 = 0,30$). Para el segundo año, de precipitaciones acumuladas notoriamente menores al promedio histórico (Tabla 4.3), la emergencia significativamente mayor se observó en los tratamientos a **cielo abierto sobre suelos calcinados** y **sombra artificial sobre suelos descubiertos** ($\chi^2 > 4,09$; $\text{Pr} > \chi^2 < 0,0432$).

Telteca

La mayor emergencia de *P. flexuosa* en el extremo más árido del gradiente de déficit hídrico considerado, se registró en los tratamientos con **sombra artificial (sobre suelos descubiertos** $\chi^2 = 1,30$; $\text{Pr} > \chi^2 = 0,25$ y **sobre suelos calcinados** $\chi^2 = 1,14$; $\text{Pr} > \chi^2 = 0,28$; respectivamente), seguidos de **cielo abierto sobre suelos descubiertos** ($\chi^2 = 1,05$; $\text{Pr} > \chi^2 = 0,30$; Fig. 4.5).

Supervivencia de plántulas y juveniles. Efectos de los micrositios por sitio

Colonia Alpina

La emergencia de plántulas de *A. quebracho-blanco*, en este sitio, fue acompañada de una lluvia abundante (de 113 mm) ocurrida cuatro días después de la siembra (Anexo, Fig. 4.1). El efecto de los tratamientos sobre la emergencia de plántulas de *A. quebracho-blanco* se mantuvo sobre la supervivencia de los individuos instalados hasta el final del período de control. Los tratamientos **sobre suelos calcinados** con **sombra artificial** y a **cielo abierto** mostraron la mayor supervivencia, aunque sólo el primero se diferenció muy significativamente del **bosque** ($\chi^2 = 16,77$; $\text{Pr} > \chi^2 < 0,0001$ y $\chi^2 = 3,47$; $\text{Pr} > \chi^2 = 0,0624$, respectivamente - Fig. 4.2). Los tratamientos que simulan el efecto “isla de fertilidad” de las leñosas desmontadas *ex profeso*, tanto **sombra artificial** como a **cielo abierto sobre**

suelos descubiertos, se vieron especialmente afectadas, mostrando los valores más bajos de supervivencia ($\chi^2 > 9,51$; $\text{Pr} > \chi^2 < 0,0020$).

Chancaní

La emergencia de plántulas en el primer año de trabajo en Chancaní, fue acompañado por lluvias escasas, que no superaron los 22 mm de lámina de agua (Anexo, Fig. 4.2). En el caso de *A. quebracho-blanco*, la mayor supervivencia de plántulas y juveniles se observó en los tratamientos con sombra artificial, aunque no se diferenciaron significativamente del

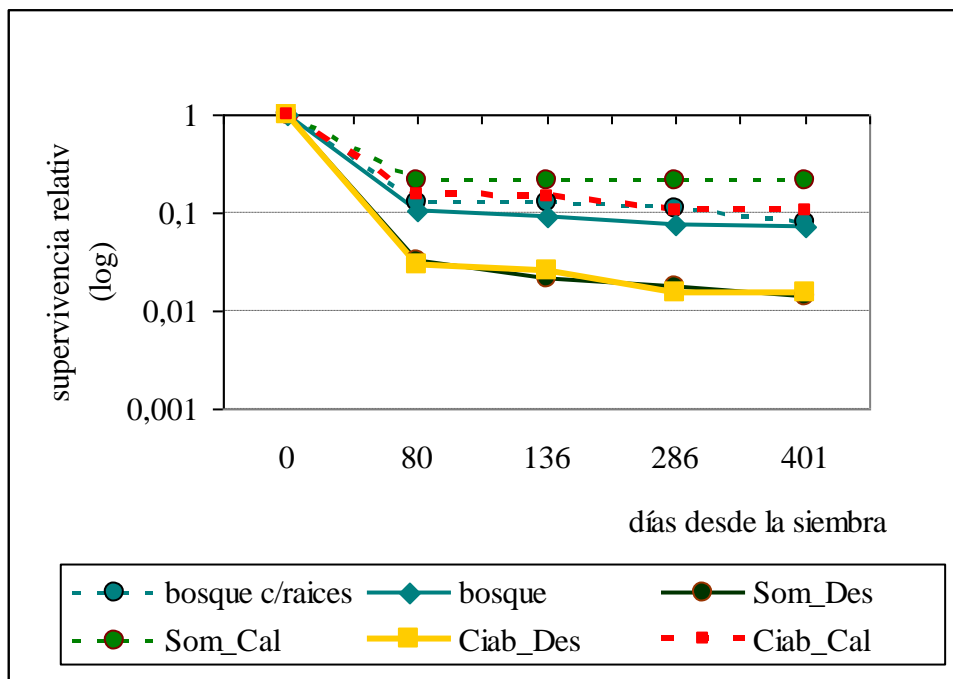


Fig.4.2. Variación en el tiempo del número de plántulas supervivientes (promedio y desvío estándar) de *A. quebracho-blanco* en los micrositios experimentales de Colonia Alpina. Referencias: bosque_raíces: bosque con raíces de plantas vecinas intactas; Som_Des: sombra artificial sobre suelos de recientemente descubiertos; Som_Cal: sombra artificial sobre suelos calcinados; Ciab_Des: cielo abierto sobre suelos recientemente descubiertos; Ciab_Cal: cielo abierto sobre suelos calcinados.

bosque ($\chi^2 = 1,09$; $\text{Pr} > \chi^2 = 0,29$; Fig. 4.3). Al final del año, sólo micrositios con sombra tuvieron plantas supervivientes a una tasa mínima, logrando valores significativamente mayores el tratamiento con **sombra artificial sobre suelos descubiertos** ($\chi^2 = 4,86$, $\text{Pr} > \chi^2 = 0,0275$).

Un comportamiento similar se registró para *P. flexuosa*, que mostró mayor supervivencia bajo sombra en los dos años de experimento. En ambos casos y a pesar de la diferencia de lluvias acumuladas en el año 2007 (336 mm), la mayor supervivencia de juveniles se observó en los tratamientos con **sombra artificial (sobre suelos descubiertos y sobre suelos calcinados)**, que no se diferenciaron significativamente del bosque ($\chi^2 < 1,92$; $Pr > \chi^2 > 0,16$; Fig. 4.4). Se registró una fuerte reducción en el número de sobrevivientes en los tratamientos cielo abierto, que mostraron interacción con el tiempo transcurrido desde la

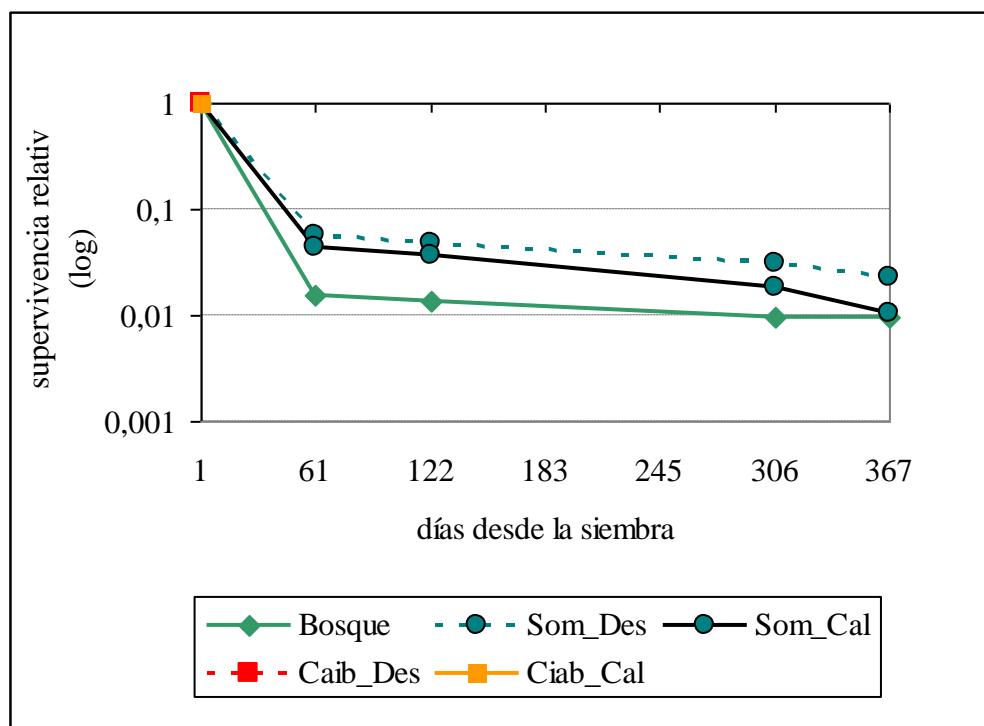


Fig.4.3. Variación en el tiempo del número de plántulas supervivientes (promedio y desvío estándar) de *A. quebracho-blanco* en los micrositios experimentales de Chancaní. Referencias: Som_Des: sombra artificial sobre suelos recientemente descubiertos; Som_Cal: sombra artificial sobre suelos calcinados; Ciab_Des: cielo abierto sobre suelos recientemente descubiertos; Ciab_Cal: cielo abierto sobre suelos calcinados

siembra ($\chi^2 < 26,18$; $Pr > \chi^2 < 0,0001$). Cabe destacar que en el segundo año de trabajo, además de que la precipitación acumulada anual fue menor a la media histórica de la zona durante el período de emergencia de plántulas, sólo una lluvia superó los 30 mm. a los quince días desde la siembra (Anexo, Fig. 4.3), marcando una fuerte restricción en la oferta de agua proveniente de las precipitaciones. Hacia el final de invierno, eventos no

controlados en el experimento resultaron en la pérdida de los últimos sobrevivientes en el tratamiento **sombra artificial sobre suelos desmontados**.

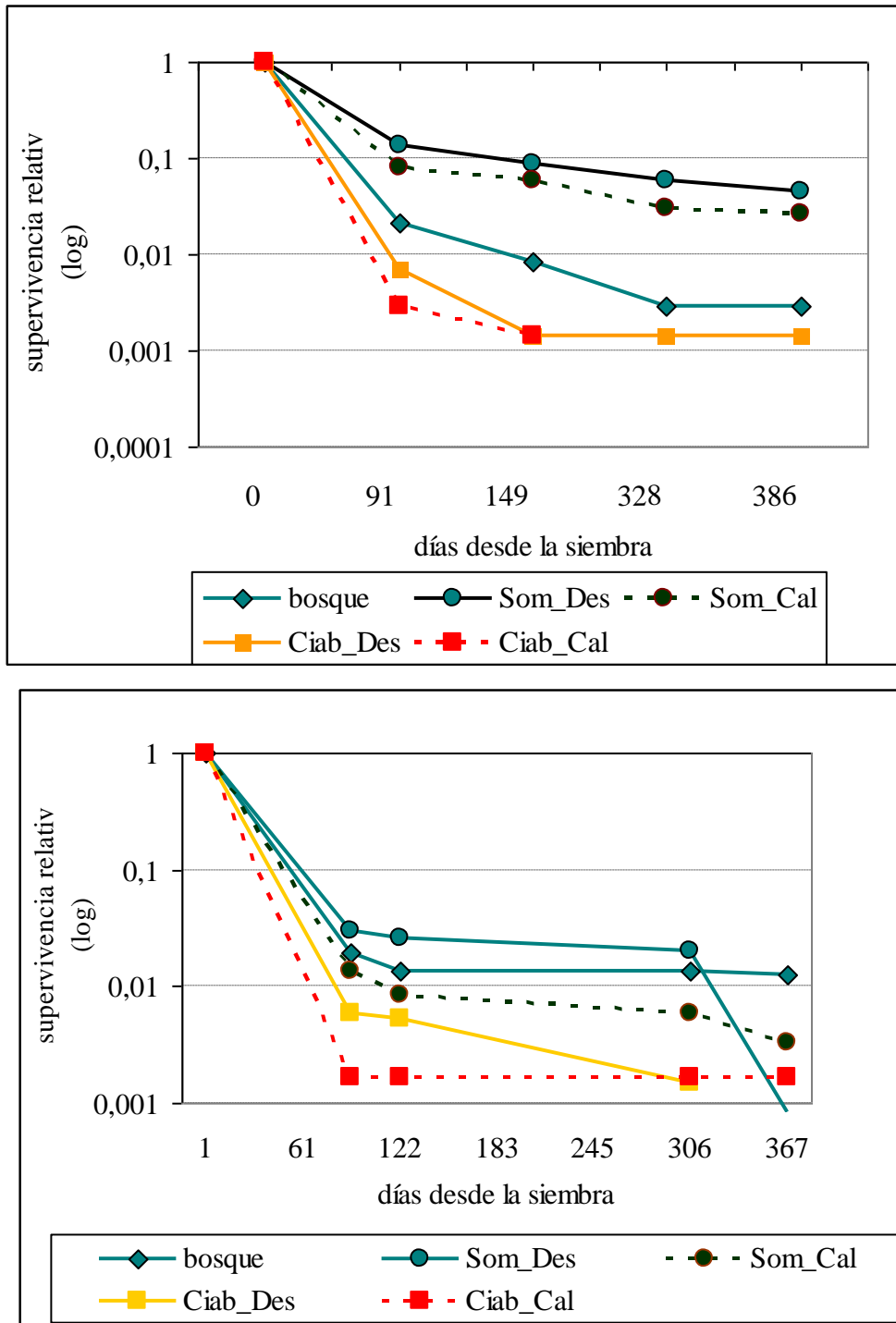


Fig.4.4. Supervivencia relativa de juveniles de *P. flexuosa* en los micrositios experimentales de Chancaní, año (A) 2006 y (B) 2007. Referencias: Som_Des: sombra artificial sobre suelos recientemente descubiertos; Som_Cal: sombra artificial sobre suelos calcinados; Ciab_Des: cielo abierto sobre suelos recientemente descubiertos; Ciab_Cal: cielo abierto sobre suelos calcinados.

Quebracho de la Legua

La emergencia de plántulas, en el año 2006 estuvo acompañada por una lluvia de 30 mm ocurrida a 30 días desde la siembra. Para el extremo más árido de la distribución geográfica de *A. quebracho-blanco*, se mantiene el efecto de los tratamientos observados en la emergencia de las plántulas. Las condiciones generadas por la presencia de **sombra artificial** permitieron sostener una mayor supervivencia de juveniles ($Pr < 0,0241$; $\chi^2 > 5,08$; Fig. 4.5) hasta el final del año de control. El tratamiento **sombra artificial sobre suelo calcinado**, en particular, fue el que mostró mayor supervivencia relativa al final del

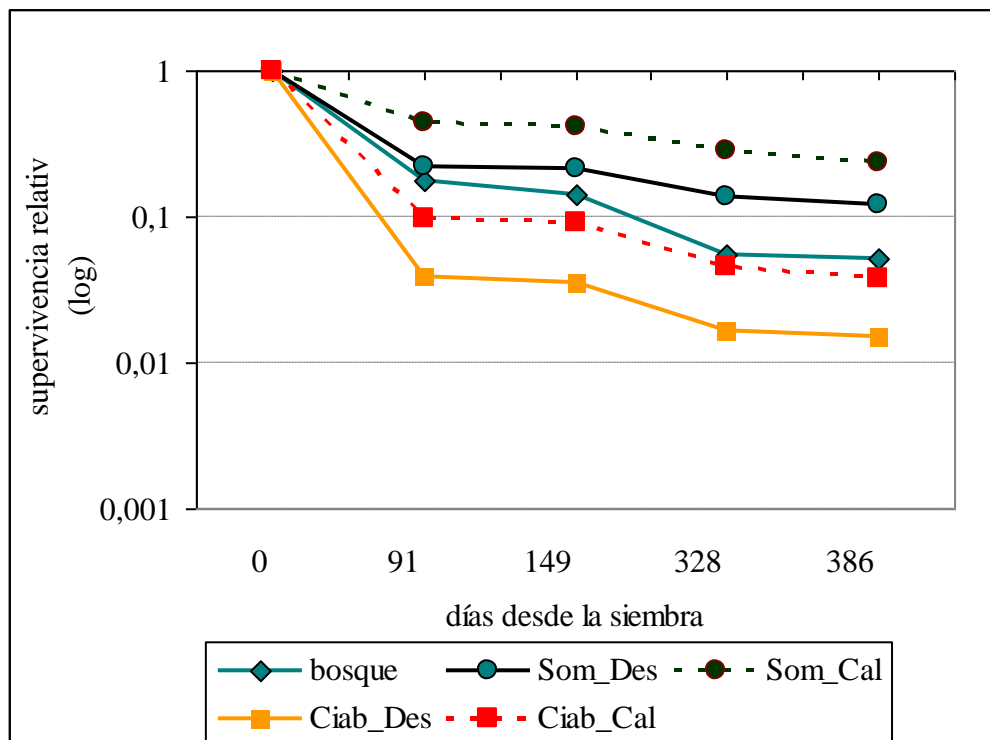


Fig.4.5. Supervivencia relativa de plántulas y juveniles de *A. quebracho-blanco* en los micrositios experimentales de Quebracho de la Legua. Referencias: Som_Des: sombra artificial sobre suelos recientemente descubiertos; Som_Cal: sombra artificial sobre suelos calcinados; Ciab_Des: cielo abierto sobre suelos recientemente descubiertos; Ciab_Cal: cielo abierto sobre suelos calcinados.

año de control (supervivencia relativa = 0,23; $\chi^2 = 74,20$; $Pr > \chi^2 < 0,0001$); seguido del **sombra artificial sobre suelos** recientemente descubiertos (supervivencia relativa < 0,12; $\chi^2 = 9,27$; $Pr > \chi^2 = 0,0023$). En cambio, la exposición a la radiación solar directa

(tratamientos a **cielo abierto**), redujeron las posibilidades de mantener un banco de juveniles durante el primer año de vida, aunque la alta variabilidad de los datos de campo impidieron diferenciarlos del **bosque** ($\chi^2 < 3,15$; $\text{Pr} > \chi^2 > 0,07$). Al final del año, los valores de supervivencia relativa fueron significativamente inferiores a los del bosque ($\chi^2 = 4,79$; $\text{Pr} > \chi^2 = 0,0287$).

Prosopis flexuosa mostró una reducción continua del número de supervivientes en el micrositio **bosque**, en los dos experimentos realizados (año 2006 y 2007). En los tratamientos, la mayor reducción se dio al inicio del período de instalación de plántulas (Fig. 4.6). Para el primer año, la interacción entre tratamientos y tiempo transcurrido desde la siembra, no permitió diferenciar el efecto tratamiento ($\chi^2 < 3,98$; $\text{Pr} > \chi^2 > 0,04$). En el año 2007, en forma parecida al año anterior, sólo una lluvia de 30 mm ocurrió durante los primeros 30 días desde la siembra (a los 16 días). En este año más seco, la supervivencia en todos los tratamientos fue significativamente menor que la del año 2006 (estadístico de Wald = 21,73; $p < 0,01$). En cuanto al efecto de los micrositios, la mayor supervivencia de juveniles se observó en los tratamientos **cielo abierto** y en **sombra artificial sobre suelos recientemente descubiertos** ($0,08 < \text{supervivencia relativa promedio año 2007} < 0,11$; Fig. 4.6), aunque sólo los primeros se diferenciaron significativamente del **bosque** ($\chi^2 > 4,46$; $\text{Pr} > \chi^2 < 0,03$).

Telteca

Si bien el total de lluvias acumuladas durante el año 2007 en Telteca, fue mayor al promedio histórico (274,8 mm); durante los primeros 30 días desde la siembra, sólo se registró una precipitación mayor a 20 mm (Anexo, Fig. 4.4).

Los tratamientos **cielo abierto sobre suelos descubiertos** y **sombra artificial sobre suelos calcinados** mantuvieron un mayor número de supervivientes de juveniles de *P. flexuosa*, durante el año de estudio (Fig. 4.7). Sin embargo, la alta variabilidad impidió detectar efecto tratamiento ($\chi^2 = 1,15$; $\text{Pr} > \chi^2 = 0,28$).

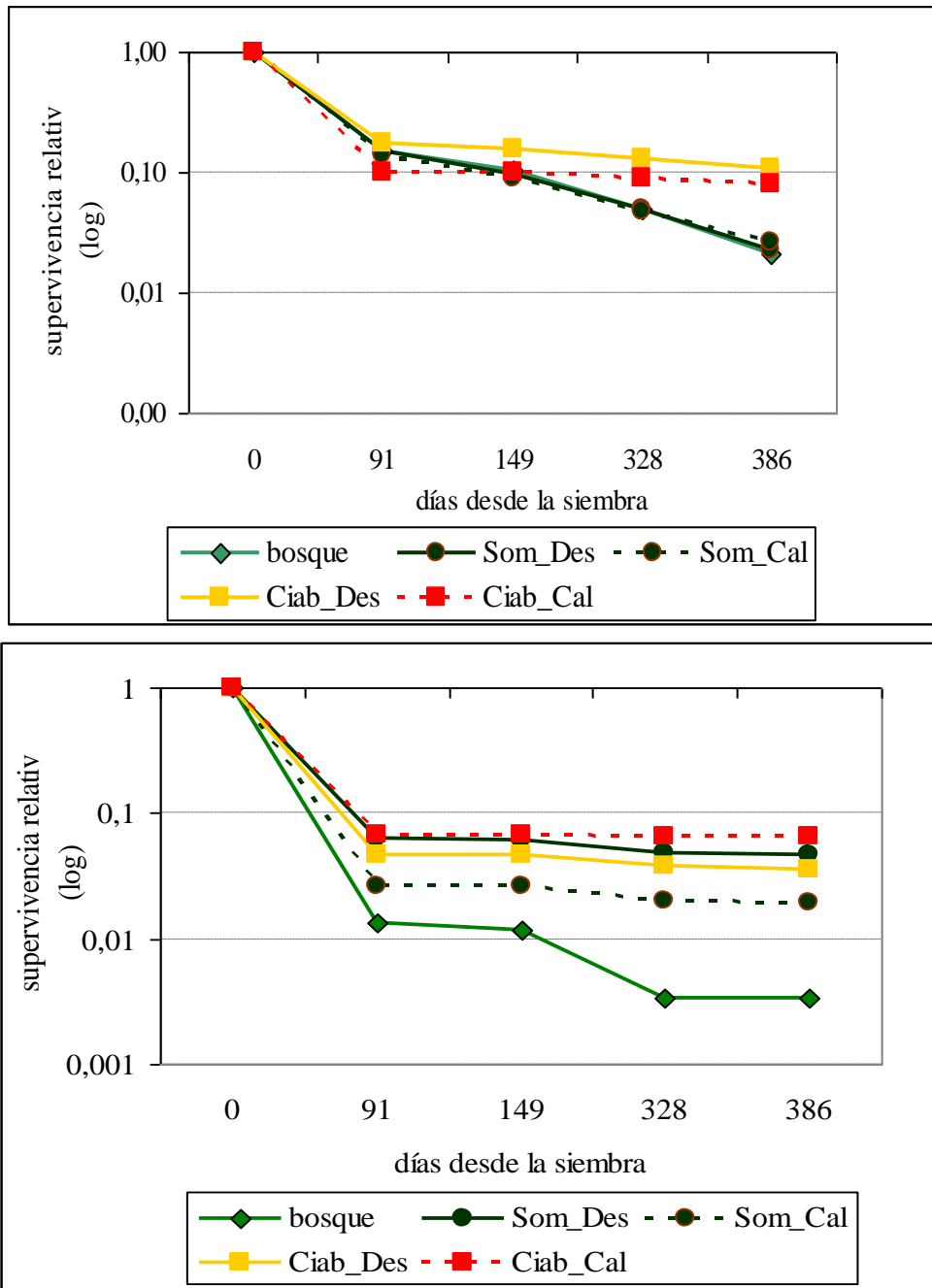


Fig.4.6. Variación de la abundancia relativa de juveniles supervivientes de *P. flexuosa* en los micrositios experimentales de Quebracho de la Legua, año (A) 2006 y (B) 2007. Referencias: Som_Des: sombra artificial sobre suelos recientemente descubiertos; Som_Cal: sombra artificial sobre suelos calcinados; Ciab_Des: cielo abierto sobre suelos recientemente descubiertos; Ciab_Cal: cielo abierto sobre suelos calcinados.

Al final del primer año de experimento (2006), la mayor supervivencia de plántulas y juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*, se registró en el sitio más árido considerado (Quebracho de la Legua), mientras que la mínima supervivencia se dió en Chancaní.

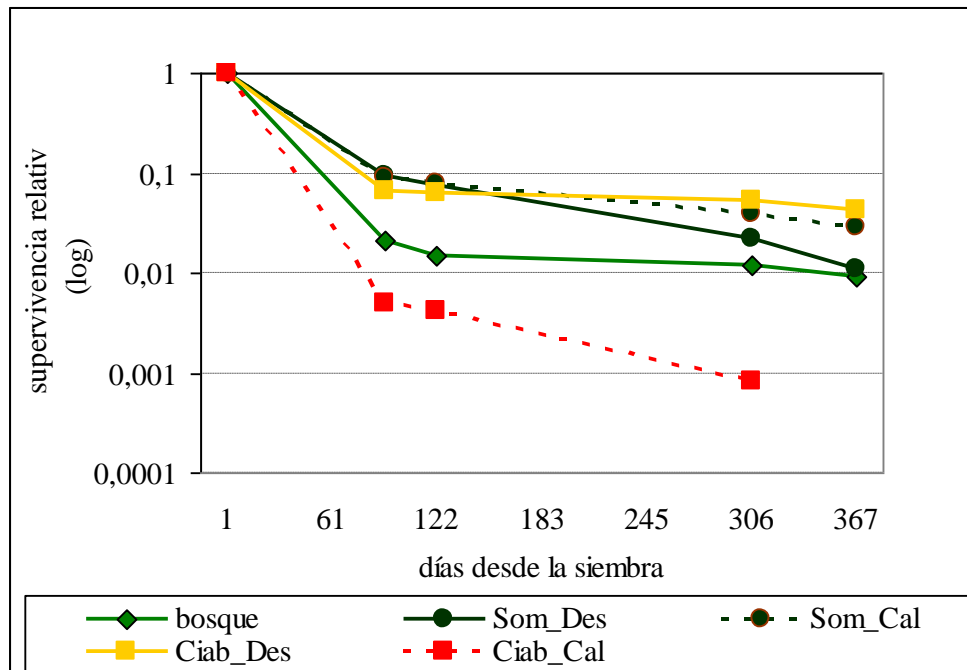


Fig.4.7. Supervivencia relativa de juveniles de *P. flexuosa* en los microsítios experimentales de Telteca, año 2007. Referencias: Som_Des: sombra artificial sobre suelos recientemente descubiertos; Som_Cal: sombra artificial sobre suelos calcinados; Ciab_Des: cielo abierto sobre suelos recientemente descubiertos; Ciab_Cal: cielo abierto sobre suelos calcinados

Efectos de los microsítios y sitios sobre el crecimiento de plántulas y juveniles

La biomasa y altura media de plántulas y juveniles de las especies arbóreas estudiadas disminuyeron a lo largo del gradiente de precipitaciones acumuladas anuales (Fig. 4.8 y 4.9), mostrando a los juveniles de *P. flexuosa* como más pequeños que los juveniles de la especie perennifolia.

Al año siguiente, sin embargo, la tendencia registrada resultó inversa. Para 2007, tanto la biomasa como la altura media de los juveniles de *P. flexuosa* aumentaron conforme

disminuyeron las precipitaciones acumuladas entre los tres sitios de trabajo. Se debe recordar que ese año fue particularmente seco para Chancaní y Quebracho de la Legua, y más elevada para Telteca (Tabla 4.3).

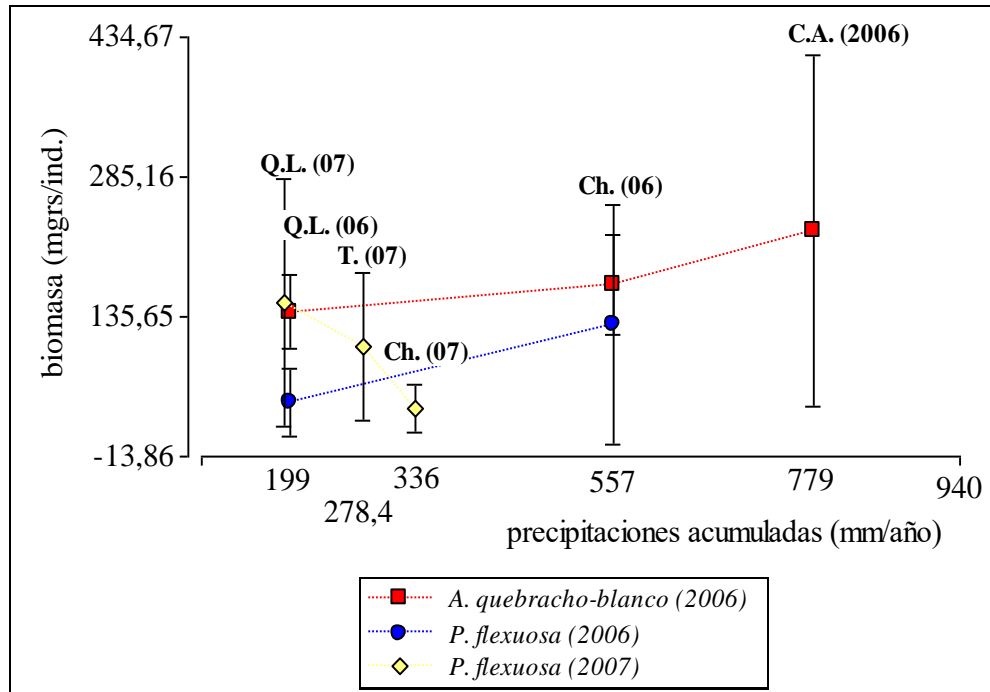


Fig. 4.8. Variación de la biomasa aérea media de las plántulas y juveniles (media y desvío estándar) de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* en el gradiente de precipitaciones acumuladas registradas en el año de control del experimento. Referencias: Q.L.- Quebracho de la Legua; T.- Telteca; Ch.- Chancaní; C.A. Colonia Alpina.

El peso específico de la parte aérea de la planta mostró comportamientos diferentes entre especies. Se observó incremento para *A. quebracho-blanco*, conforme disminuyeron las precipitaciones acumuladas a lo largo del gradiente, mientras que para *P. flexuosa*, esta variable se mostró independiente de las lluvias acumuladas en el año 2006 (Fig. 4.10). Cuando se compararon las dos especies en cada sitio, *A. quebracho-blanco* resultó tener mayor peso específico de la parte aérea de su planta en los sitios más áridos ($H = 150,94$; $p < 0,0001$). Al año siguiente (2007), más seco, el peso específico de la parte aérea de los juveniles de *P. flexuosa* aumentó con la reducción de las precipitaciones acumuladas, resultando mayor en Quebracho de la Legua.

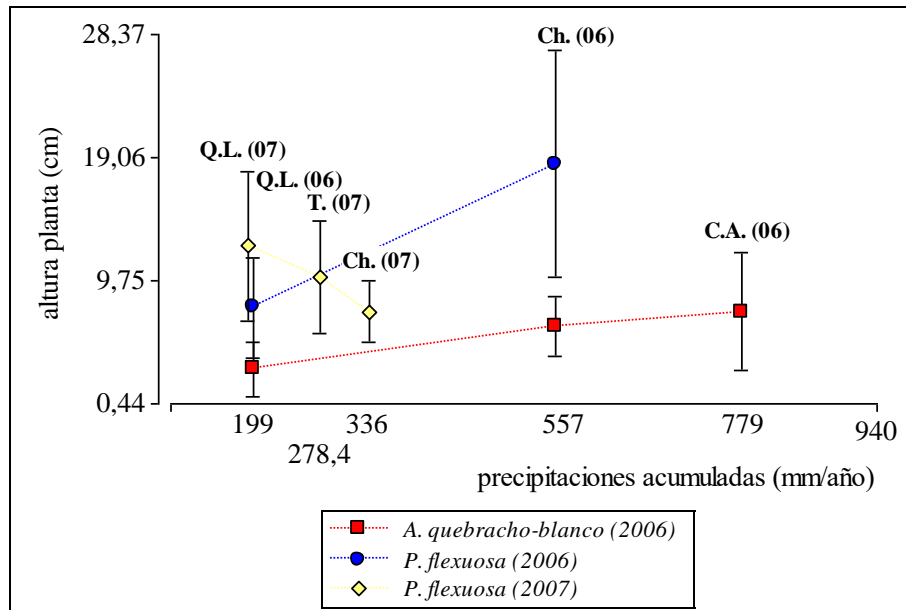


Fig. 4.9 Variación de la altura de la parte aérea de las plántulas y juveniles (media y desvío estándar) de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* en el gradiente de precipitaciones acumuladas registradas en el año de control del experimento. Referencias: Q.L.- Quebracho de la Legua; T.- Telteca; Ch.- Chancaní; C.A. Colonia Alpina.

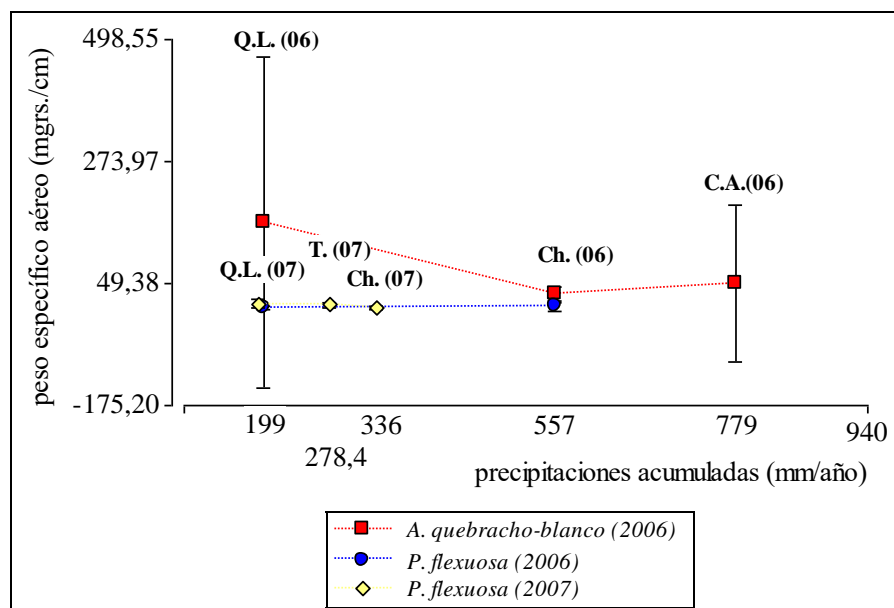


Fig. 4.10. Variación del peso específico de la parte aérea de las plántulas y juveniles (media y desvío estándar) de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* en el gradiente de precipitaciones acumuladas registradas en el año del experimento. Referencias: Q.L.- Quebracho de la Legua; T.- Telteca; Ch.- Chancaní; C.A. Colonia Alpina.

El peso específico de la raíz de los juveniles de ambas especies varió en función de la disminución de las precipitaciones acumuladas anuales, en forma similar a la biomasa y altura de la parte aérea de las plantas (Fig. 4.11). En el caso de *A. quebracho-blanco*, el mayor peso específico de la raíz principal se registró en el extremo más mésico del gradiente (Colonia Alpina. *Prosopis. flexuosa*, el peso específico mostró comportamiento inverso en los dos años. Para el primer año, de mayores precipitaciones en Chancaní y Quebracho de la Legua, el peso específico de la raíz disminuyó conforme lo hicieron las lluvias acumuladas. Para el segundo año, el peso aumentó, de manera marcada, con la reducción de las precipitaciones).

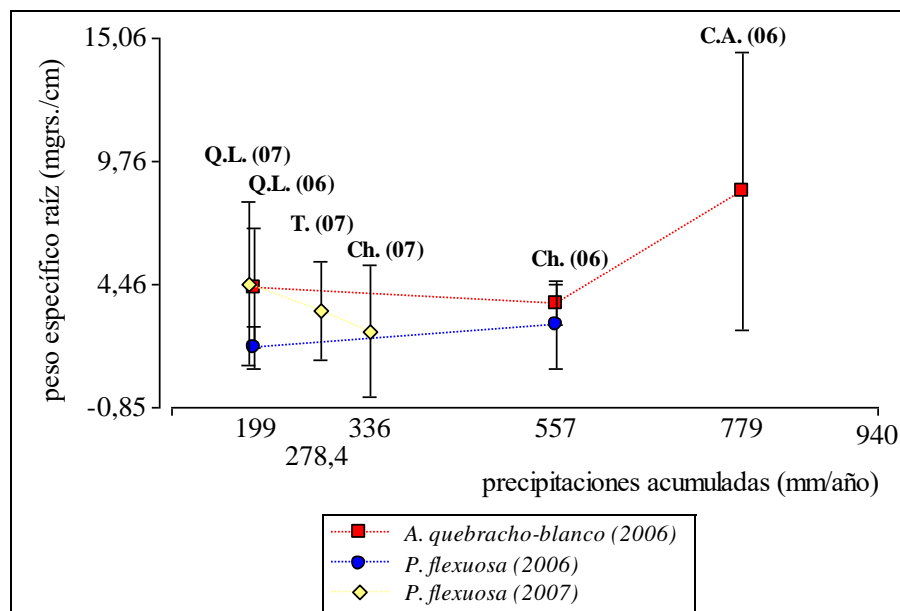


Fig. 4.11. Variación del peso específico de la raíz principal de plántulas y juveniles (media y desvío estándar) de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* en el gradiente de precipitaciones acumuladas registradas en el año del experimento. Referencias: Q.L.- Quebracho de la Legua; T.- Telteca; Ch.- Chancaní; C.A. Colonia Alpina.

Análisis del efecto de los micrositios sobre el crecimiento de plántulas y juveniles, por sitio

En el sitio más mésico del gradiente de precipitaciones acumuladas anuales, las plántulas y juveniles de *A. quebracho-blanco* que crecieron en los tratamientos sobre **suelos calcinado** fueron más pesadas ($H = 36,87$; $p < 0,0001$) y altas ($H = 25,84$; $p < 0,0001$) y de mayor peso específico de la raíz principal ($H = 40,74$; $p < 0,0001$) aunque con un potencial hídrico significativamente menor al del **bosque** ($H = 2,84$; $p = 0,09$ - Tabla

4.5). En cambio, los juveniles ubicados bajo el **bosque** (con y sin interferencia de plantas vecinas) tuvieron pesos específicos mayores de la parte aérea (aunque debido a la heterogeneidad de los datos, no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos - $H = 0,12$; $p = 0,72$) y menor peso específico de la raíz principal, ($H = 27,12$; $p < 0,0001$), aunque un potencial hídrico pre-alba de las plántulas y juveniles significativamente mayor ($H = 15,84$; $p = 0,0001$) que en otros micrositios.

En Chancaní, los juveniles más grandes se generaron bajo **sombra artificial**. Los más pesados fueron los del tratamiento **sombra artificial sobre suelo calcinado**, mientras que los más altos fueron los que crecieron **sobre suelos descubiertos** (Tabla 4.5). No se encontraron diferencias significativas entre los valores generados por los tratamientos sobre estas variables ($H < 0,61$; $p > 0,43$). Ni entre los pesos específicos aéreos y de raíz ($H < 1,46$; $p > 0,22$).

En el sitio más árido del gradiente de dispersión de la especie, los individuos que crecieron bajo el **bosque** fueron significativamente más pequeños (de menor biomasa y altura media; $H = 21,28$; $p < 0,0001$) que los que se encontraban en los tratamientos, (Tabla 4.5), pero de mayor peso específico medio aéreo ($H = 16,22$; $p = 0,0001$). El peso específico de la raíz principal de plántulas y juveniles, también fue significativamente menor en el **bosque** ($H = 11,32$; $p = 0,02$; Fig. 4.31). El potencial hídrico pre-alba mostró el efecto de los tratamientos ($H = 12,86$; $p = 0,01$). Al igual que en Colonia Alpina, las plántulas y juveniles de los micrositios con **sombra artificial** tuvieron los menores potenciales hídricos (Fig. 4.32) y se diferenciaron significativamente de los que crecieron en los micrositios establecidos a **cielo abierto** ($H = 8,53$; $p = 0,00$) y **bosque** ($H = 6,88$; $p = 0,08$).

En Chancaní, en el experimento realizado en el año 2006, los juveniles de *P. flexuosa*, del tratamiento **cielo abierto sobre suelo descubierta**, fueron los más pesados y altos, junto con los que crecieron en los micrositios con **sombra artificial** (sobre suelo descubierta y sobre suelo calcinado – Tabla 4.7). Sin embargo, dada la heterogeneidad de los datos obtenidos no fue posible encontrar diferencias significativas entre ellos o con él.

Tabla 4.5. Efecto de micrositios por sitio sobre el crecimiento de plántulas y juveniles de *A. quebracho-blanco*. Se presentan valores medios y desvío estandar*

| Sitio | Tratamiento | Biomasa (mgrs/ind.) | | Altura planta(cm) | | Peso específico raíz (mgrs./cm) | | Peso específico aéreo (mgrs./cm) | |
|-----------------------|--------------|------------------------|--------|--------------------|------|------------------------------------|------|-------------------------------------|--------|
| | | media | D.E. | media | D.E. | media | D.E. | media | D.E. |
| Colonia Alpina | Bosque | 107,87 ^b | 54,38 | 4,07 ^b | 1,72 | 5,03 ^b | 1,59 | 85,27 ^a | 277,04 |
| | bosqueC/raíz | 92,15 ^b | 52,54 | 3,73 ^b | 1,66 | 4,75 ^b | 1,38 | 61,85 ^a | 177,48 |
| | Ciab_Cal | 368,40 ^a | 245,10 | 10,62 ^a | 4,73 | 11,65 ^a | 6,94 | 34,51 ^a | 20,27 |
| | Ciab_Des | 270,09 ^a | 124,90 | 9,26 ^c | 3,24 | 9,67 ^a | 3,14 | 29,70 ^a | 11,26 |
| | Som_Cal | 342,83 ^a | 159,05 | 9,83 ^c | 4,29 | 12,37 ^a | 7,75 | 37,13 ^a | 13,45 |
| | Som_Des | 133,76 ^b | 62,98 | 7,25 ^c | 3,08 | 6,10 ^b | 2,12 | 20,80 ^a | 14,46 |
| Chancaní | Som_Cal | 196,73 ^a | 32,54 | 5,70 ^a | 0,50 | 3,78 ^a | 0,54 | 35,12 ^a | 9,36 |
| | Som_Des | 163,85 ^a | 55,39 | 6,36 ^a | 2,41 | 3,55 ^a | 0,91 | 28,85 ^a | 13,64 |
| Quebracho de la Legua | Bosque | 115,70 ^a | 29,26 | 1,17 ^a | 1,11 | 3,68 ^a | 1,02 | 305,73 ^a | 361,40 |
| | Ciab_Cal | 159,43 ^b | 65,60 | 3,97 ^b | 1,12 | 4,50 ^b | 1,00 | 41,36 ^b | 16,24 |
| | Ciab_Des | 137,44 ^b | 34,33 | 2,07 ^b | 1,64 | 4,47 ^b | 1,55 | 293,32 ^a | 433,87 |
| | Som_Cal | 145,27 ^b | 27,82 | 3,79 ^b | 1,79 | 4,39 ^b | 1,17 | 135,50 | 350,29 |
| | Som_Des | 148,62 ^b | 37,00 | 3,58 ^b | 2,45 | 4,62 ^b | 4,97 | 81,62 ^b | 94,94 |

*Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$)

Tabla 4.6. Efecto de microsítios por sitio sobre el crecimiento de plántulas y juveniles de *P. flexuosa*. Se presentan valores medios y desvío estandar*

| Año | Sitio | micrositio | Biomasa (mgrs/ind.) | | Altura planta(cm) | | Peso específico raíz (mgrs./cm) | | Peso específico aéreo (mgrs./cm) | |
|----------|-----------------------|------------|---------------------|--------------------|--------------------|-------------------|---------------------------------|--------------------|----------------------------------|-------------------|
| | | | media | D.E. | media | D.E. | media | D.E. | media | D.E. |
| 2006 | Chancaní | bosque | 40,70 ^a | 10,18 | 16,26 ^a | 8,55 | 1,23 ^a | 0,00 | 3,10 ^a | 2,25 |
| | | Ciab_Des | 196,00 ^a | 153,16 | 21,40 ^a | 8,96 | 4,34 ^a | 3,14 | 8,00 ^a | 4,94 |
| | | Som_Calc | 106,71 ^a | 133,65 | 16,27 ^a | 10,76 | 2,43 ^a | 1,50 | 5,16 ^a | 2,58 |
| | | Som_Des | 136,44 ^a | 125,41 | 19,44 ^a | 7,12 | 2,67 ^a | 1,84 | 7,63 ^a | 10,99 |
| | Quebracho de la Legua | bosque | 17,71 ^c | 9,58 | 5,48 ^c | 1,82 | 1,16 ^c | 0,33 | 3,16 ^a | 1,12 |
| | | Ciab_Calc | 63,73 ^a | 34,69 | 8,20 ^a | 2,96 | 2,12 ^a | 1,03 | 7,41 ^a | 1,93 |
| | | Ciab_Des | 45,04 ^b | 37,71 | 6,73 ^a | 2,24 | 1,99 ^a | 1,11 | 6,17 ^a | 2,89 |
| | | Som_Calc | 55,44 ^a | 41,54 | 9,99 ^a | 4,78 | 1,81 ^a | 0,67 | 4,94 ^b | 2,23 |
| | | Som_Des | 28,64 ^b | 29,37 | 8,27 ^a | 5,12 | 1,31 ^b | 0,73 | 2,96 ^c | 1,15 |
| | | Chancaní | bosque | 30,02 ^a | 13,51 | 7,83 ^a | 1,83 | 3,27 ^a | 3,94 | 3,73 ^a |
| Som_Cal | 32,30 ^a | | 17,81 | 6,03 ^a | 1,05 | 1,17 ^a | 0,30 | 5,27 ^a | 2,61 | |
| Som_Des | 108,50 ^a | | 0,00 | 12,80 ^b | 0,00 | 4,92 ^a | 0,00 | 8,48 ^a | 0,00 | |
| 2007 | Quebracho de la Legua | bosque | 124,64 ^b | 208,74 | 6,96 ^b | 2,62 | 5,93 ^b | 9,01 | 13,04 ^a | 16,95 |
| | | Ciab_Cal | 294,43 ^a | 190,22 | 12,74 ^a | 5,09 | 7,35 ^a | 4,62 | 21,23 ^b | 9,15 |
| | | Ciab_Des | 102,00 ^b | 63,09 | 9,82 ^b | 3,11 | 3,89 ^b | 1,89 | 10,22 ^a | 4,45 |
| | | Som_Cal | 122,27 ^b | 62,65 | 13,55 ^a | 5,50 | 3,41 ^c | 1,21 | 8,78 ^c | 2,81 |
| | | Som_Des | 143,00 ^b | 101,02 | 17,17 ^a | 6,71 | 3,42 ^c | 1,14 | 7,71 ^c | 2,25 |
| | | Telteca | Bosque | 51,23 ^b | 30,21 | 8,14 ^b | 3,53 | 3,41 ^a | 2,22 | 5,90 ^b |
| Ciab_Des | 158,53 ^a | | 78,45 | 12,58 ^a | 3,93 | 4,01 ^a | 1,98 | 12,28 ^a | 4,01 | |
| Som_Cal | 127,65 ^a | | 112,64 | 9,00 ^a | 5,66 | 1,00 ^a | 0,89 | 12,77 ^a | 4,49 | |

*Letras diferentes indican diferencias significativas (p < 0,05)

bosque ($H < 5,23$; $p < 0,15$). Al igual que las variables biomasa aérea y altura de la planta, los pesos específicos aéreo y de la raíz principal de juveniles de *P. flexuosa* fueron mayores en **cielo abierto suelo descubierto**, seguido de **sombra artificial suelo desmontado** y sobre **suelo calcinado**. En estos casos, tampoco fue posible detectar diferencias significativas entre los pesos específicos atribuibles a los micrositios ($H < 3,49$; $p > 0,32$).

En Quebracho de la Legua, en cambio, los juveniles de *P. flexuosa* de mayor tamaño fueron los establecidos sobre **suelos calcinados** ($H = 1,62$; $p = 0,20$). Los juveniles que crecían sobre **suelos descubiertos** también tuvieron mayor biomasa que el **bosque**, de los que se diferenciaron ($H = 5,40$; $p = 0,02$). Los micrositios tuvieron otro efecto sobre la altura de los juveniles de *P. flexuosa* (Tabla 4.7). Las plantas que crecieron con **sombra artificial**, tuvieron mayor altura (sobre suelos calcinados y suelos descubiertos), seguidos de los que crecieron en los micrositios **cielo abierto** (sobre suelos calcinados y suelos descubiertos), mostrando una diferente partición de la energía. Se encontraron diferencias significativas entre estos ($H = 6,37$; $p = 0,0116$), y con el bosque ($H = 13,45$; $P = 0,0002$). Además, los juveniles de *P. flexuosa* tuvieron pesos específicos aéreos medios significativamente diferentes ($H = 55,26$; $p < 0,0001$). Los micrositios que generaron juveniles de mayor peso específico aéreo fueron los **cielo abierto** (sobre suelos calcinados y suelos descubiertos) seguidos de los **sombra artificial sobre suelos calcinados** y **bosque**, que se diferenciaron entre sí ($H = 55,26$; $p < 0,0001$). Similar comportamiento tuvo la variable peso específico de la raíz principal, ya que los mismos micrositios que generaron juveniles de mayor peso específico aéreo fueron los sustentaron juveniles de mayor peso específico de la raíz principal. Esto es, **cielo abierto** sobre suelos calcinados y suelos descubiertos, y **sombra artificial sobre suelos calcinados**, que no se diferenciaron entre sí ($H = 0,25$; $P = 0,61$) pero sí, con el tratamiento **sombra artificial sobre suelos descubiertos** ($H = 14,68$; $p = 0,0001$). El bosque generó juveniles de menor peso específico ($H = 8,84$; $p = 0,0029$). El potencial hídrico pre-alba de los juveniles fue mayor en aquellos que se desarrollaron en los micrositios **cielo abierto sobre suelo descubierto** seguido de **sombra artificial sobre suelo descubierto** (Anexo, Tabla 4.1), sin diferencias significativas entre ellos ($H = 0,002$; $p = 0,96$), pero sí con el testigo y los otros tratamientos ($H = 9,09$; $p = 0,002$). Los menores valores se registraron en el micrositio

bosque que se diferenci6, a su vez, de los micrositios sobre **suelos calcinados** ($H = 3,30$; $p = 0,04$).

En Chancaní, y del mismo modo que en el a1o anterior, los micrositios **sombra artificial sobre suelos descubiertos** generaron los juveniles de *P. flexuosa* de mayor tama1o (mayor biomasa y mayor altura) y pesos específcos aéreo medio y de raíz (Tabla 4.7). Dada la gran heterogeneidad de datos y la escasa cantidad de individuos sobrevivientes, sólo se encontraron diferencias significativas para la variable altura ($H = 4,72$; $p = 0,05$).

En el sitio intermedio de precipitaciones acumuladas registradas en ese a1o, Telteca, los juveniles de mayor tama1o (más pesados y altos) y de mayores pesos específcos (aéreo y de raíz principal) fueron los del micrositio **cielo abierto sobre suelos descubiertos y sombra artificial sobre suelos calcinados** (Tabla 4.7). Las tres primeras variables permitieron diferenciar el efecto del tratamiento del efecto bosque ($H > 4,23$; $p < 0,03$). El potencial hídrico de juveniles de *P. flexuosa* fue menor en el micrositio a **cielo abierto sobre suelo calcinado** y en el **bosque**, aunque no se diferenciaron del resto de los tratamientos ($H = 8,10$; $p = 0,08$).

En Quebracho de la Legua, que se presentó como el sitio más árido en 2007, los juveniles que crecieron en **cielo abierto sobre suelos calcinados** fueron más pesados que los del **sombra artificial sobre suelos descubiertos y bosque** ($H = 12,05$; $p = 0,0005$; Tabla 4.7). Los juveniles más altos fueron los de **sombra artificial (suelos descubiertos y suelos calcinados)**; $H > 7,57$; $p < 0,005$). Los mayores pesos específcos, tanto de la parte aérea de los juveniles de *P. flexuosa*, como el de la raíz principal se lograron en los micrositios **cielo abierto sobre suelos calcinados** que se diferenci6 significativamente del **bosque y cielo abierto sobre suelos descubiertos** ($H = 15,16$; $p = 0,0001$). Se encontraron pesos específcos significativamente menores bajo los micrositios con **sombra artificial** ($H = 3,27$; $p = 0,07$). El potencial hídrico de los juveniles fue mayor en el **bosque**, que se diferenci6 significativamente de los otros tratamientos ($H = 7,05$; $p = 0,007$). El menor potencial hídrico se encontró en el micrositio **cielo abierto suelo calcinado** que se diferenci6 también de los otros micrositios ($H = 7,78$; $p = 0,005$).

DISCUSIÓN

Aspidosperma quebracho-blanco requiere de la facilitación para el establecimiento inicial (Barchuk *et al.*, 2005; Barchuk y Carranza, 2000) en un amplio rango de condiciones hídricas. La cobertura vegetal leñosa facilita la emergencia y la supervivencia en su primer año de vida y la intensidad de la interacción depende de la heterogeneidad y oportunidad en las precipitaciones. *Prosopis flexuosa*, en cambio, muestra un comportamiento dispar. En Chancaní, depende de la oferta de sombra, pero en los otros sitios de la transecta regional (Quebracho de la Legua y Telteca) parece ser más independiente de la cobertura ofrecida por plantas nodrizas.

Los años 2006 y 2007 fueron heterogéneos en cuanto a la precipitación acumulada en cada sitio de trabajo, siendo particularmente seco para Colonia Alpina, Chancaní y Quebracho de la Legua. La variabilidad ambiental brinda una oportunidad especial para estudiar como se modifican las relaciones de facilitación, tal como lo hicieran otros autores (Greenlee y Callaway, 1996; Valladares *et al.*, 2008). Además permite estudiar el mecanismo asociado en función de los cambios de estrés físico (Callaway y Walter, 1997) dado por la disponibilidad de agua.

Ambas especies, *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*, son aparentemente plásticas y pueden germinar en un amplio rango de condiciones hídricas, siempre y cuando el evento biológico esté asociado con un umbral de lluvias oportunas (Barchuk *et al.*, 2005). Según los registros, las lluvias acontecidas durante los primeros treinta días desde la siembra fueron exiguas (excepto en Colonia Alpina), ya que raramente superaron los 20 mm de agua caída. Además, las precipitaciones se presentaron en forma de eventos de poco volumen y no constituyeron un estímulo de agua importante que se corresponda con un pulso biológico para la emergencia. Al respecto, se señala que los ecosistemas áridos se caracterizan por precipitaciones acumuladas bajas, muy variables con un componente aleatorio importante (Matteucci y Colma, 1997). Esto es crucial para el funcionamiento de los ecosistemas y para los procesos biológicos que allí ocurren, como la regeneración de las poblaciones presentes ya que, cuando el agua es el factor limitante, es ésta la que determina el influjo de energía al sistema (Noy-Meir, 1973).

La emergencia y supervivencia media de plántulas y juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*, mostraron su máximo en los sitios más áridos del gradiente regional donde fueron sembradas. Este comportamiento, podría estar asociado a la mayor disponibilidad de agua en el suelo, ya que si bien se los caracteriza como de mayor déficit hídrico, la textura arenosa de los suelos y su menor temperatura media, significan un menor estrés físico y una respuesta biológica diferente a los pulsos de agua representados por las lluvias, en esa complejidad de factores representados por el ambiente (Ogle y Reynolds, 2004). En experiencias similares a esta, quedó demostrada la trascendencia del efecto de la textura del suelo sobre la regeneración de la especie perennifolia en los ambientes áridos, ya que la ocurrencia oportuna y suficiente de agua aseguraron el establecimiento de *A. quebracho-blanco* en combinación con un suelo de textura gruesa (Barchuk *et al.*, 2005). En el caso de *P. flexuosa*, se sabe que la germinación se asocia con las temperaturas típicas de la época estival, momento del año en el que se concentran las precipitaciones en el área de estudio y en los bosques del Chaco seco (Funes *et al.*, 2009). La supervivencia de los nuevos individuos emergidos, que formarán los bancos de juveniles se asocia, en cambio, a la ocurrencia de años lluviosos que permiten su crecimiento hasta que alcancen una fuente subterránea de agua (Villagra *et al.*, 2005). En el año 2007, más seco que el anterior, el establecimiento inicial de *P. flexuosa* fue menor. El máximo promedio se observó en el sitio más árido, que ese año acumuló precipitaciones equivalentes a un 85% superior al promedio histórico. Al respecto, se señala que la importancia de la regeneración y de sus mecanismos asociados, está fuertemente correlacionada con la variabilidad climática entre años (Kitzberger *et al.*, 2000), aunque *P. flexuosa* tiene la habilidad de germinar bajo condiciones de estrés hídrico (Cony y Trione, 1998) años lluviosos claramente favorecen este proceso. Resultados similares, se encontraron en el caso de *Austrocedrus chilensis*, en Patagonia, donde a pesar de la interacción observada entre temperatura y disponibilidad de agua para el establecimiento, claramente es esta última, el factor climático limitante (Daniels y Veblen, 2004).

En general, la emergencia y supervivencia de *A. quebracho-blanco* fue favorablemente afectada por la sombra artificial. Colonia Alpina fue la excepción, ya que los mayores valores promedio se observaron en los tratamientos sobre suelos con largo historial de uso (“calcinados”), tanto con sombra artificial como a cielo abierto, que simulan sitios libres de

interferencia de plantas leñosas. Al respecto, existen evidencias de que la cercanía a plantas vecinas podría obstaculizar el establecimiento y mantenimiento de un banco de juveniles, ya que un delicado balance entre las interacciones de facilitación-competencia ocurren en forma conjunta y cambiante. Según algunos autores, en años más secos, cuando el nivel de estrés físico se incrementa, la facilitación no es suficiente para asegurar el establecimiento de los nuevos individuos (Kitzberger *et al.*, 2000; Nuñez *et al.*, 2009). Variadas experiencias han demostrado que la canopia de las plantas nodrizas pueden, en años secos, como el de la experiencia de nodricismo llevada a cabo, dificultar la llegada de la lluvia al suelo, disminuyendo la lluvia efectiva y la disponibilidad de agua (Barchuk *et al.*, 2005; Tielbörger y Kadmon, 2000) o compitiendo a nivel de raíces (Holgren *et al.*, 1997; Michalet *et al.*, 2007).

En Chancaní, la emergencia y supervivencia de *A. quebracho-blanco* se vieron particularmente afectadas, ya que sólo hubo nuevas plantas en los micrositios con sombra (artificial y bosque), mostrando sus mayores valores en los micrositios con sombra artificial. En cambio, *P. flexuosa* registró emergencia en todas las situaciones, en los dos experimentos realizados (2006 y 2007), pero en coincidencia con la especie perennifolia el mayor establecimiento se dió en los micrositios con sombra artificial. La ocurrencia de lluvias escasas y eventuales, típicas de las zonas áridas (Noy-Meir, 1973) durante la emergencia de plántulas, podría ser la mayor limitante al éxito de la regeneración natural de ambas especies arbóreas (Callaway, 1995; Squeo *et al.*, 1999) en este sitio. Esto se suma a la interferencia de la canopia del bosque que reduce la llegada del agua al suelo (Tielbörger y Kadmon, 2000) modificando su flujo y evaporación (Breshears *et al.*, 1998) y a la textura del suelo que incide fuertemente sobre la disponibilidad de agua y por lo tanto, con el establecimiento de nuevas plantas. En experiencias similares, Barchuk *et al.*, (2005) demostraron que la textura del suelo incide fuertemente sobre el éxito de regeneración de *A. quebracho-blanco* ya que esta característica interactúa con la ocurrencia oportuna de lluvias para definir la disponibilidad de agua. Otros autores además consideran que el éxito de los procesos que llevan al establecimiento de nuevas plantas depende también del diferente comportamiento de las especies arbóreas debido a su estrategia de crecimiento (Chen *et al.*, 2009) y estrategia foliar (Reynolds *et al.*, 1999), en lo que Jones y Callaway (2007) llaman dependencia contextual de las interacciones.

En Quebracho de la Legua, la emergencia y la supervivencia de plántulas y juveniles de la especie perennifolia fueron mayores en los micrositios con sombra artificial. En el año 2007, de menor pluviosidad acumulada, *P. flexuosa* logró bancos de juveniles mayores a cielo abierto y en sombra artificial sobre suelos recientemente descubiertos. Esto demuestra que existen diferentes mecanismos asociados a la regeneración de esta especie. Similares resultados encontraron Barchuk y Díaz (2000) para otra especie de algarrobo (*P. chilensis*) en forestaciones experimentales de esta especie y *A. quebracho-blanco* realizadas en Chancaní. Allí, la especie caducifolia también se mostró independiente de la sombra, llegando a establecerse con mejor éxito fuera de la cobertura de las leñosas. Las discrepancias entre *P. flexuosa* y *A. quebracho-blanco* encontradas en Quebracho de la Legua, están basadas en las distintas estrategias foliares de las especies estudiadas. Las especies esclerófilas están adaptadas a ambientes pobres en recursos mientras que las caducifolias requieren una fertilidad acorde a la capacidad de renovación de sus hojas (Turner, 1994; Withford *et al.*, 1997; Gibson, 1998; Reynolds *et al.*, 1999; Wright y Westoby, 2002, Barchuk y Valiente-Banuet, 2006). Existen evidencias de que la sombra es el mecanismo de regeneración más importante para *A. quebracho-blanco*, dado su origen méxico y la gran superficie de sus cotiledones. La sombra disminuye la temperatura del aire y del suelo bajo su cobertura, mejorando las condiciones hídricas para la supervivencia de las nuevas plantas (Callaway, 1995; Barchuk *et al.*, 2005).

En el mismo sitio, el micrositio generado por la sombra natural, provista por arbustos y la densa canopia de los adultos conespecíficos, registró valores bajos de emergencia y supervivencia de plántulas. Al respecto, existen experiencias que demuestran que las canopias densas de algunos árboles que actúan como plantas nodrizas, reducen la disponibilidad de luz y temperatura necesarias para el establecimiento de otras especies sensibles (Zúñiga *et al.*, 2005). La sombra excesiva disminuye el flujo de fotones fotosintéticos que llegan a las nuevas plantas y de esta manera, reduce la actividad fotosintética (Altesor *et al.*, 1992). Además, la canopia densa puede actuar como un impedimento en la llegada del agua al suelo, máxime si las lluvias son de baja intensidad y pluviosidad, como las registradas durante los experimentos de nodricismo llevados a cabo. Al respecto, numerosos trabajos científicos avalan la relación existente entre variación del resultado de la facilitación y la variabilidad climática. Holmgren *et al.* (1997), por ejemplo

señalan que los efectos positivos y negativos de la presencia de la canopia de la planta nodriza, siempre ocurren simultáneamente, y que en años especialmente secos, la mortalidad bajo su cobertura prodría ser mayor que bajo sombra artificial (Barchuk *et al.*, 2005). En el caso de Quebracho de la Legua, a la escasez de las lluvias se le suma la existencia de un denso manto de herbáceas (Bromeliáceas) bajo la cubierta del bosque, que inhibirían el reclutamiento de los nuevos individuos (Greenlee y Callaway, 1996; Holmgren *et al.*, 1999; Espigares *et al.*, 2004).

El comportamiento más independiente de la sombra de *P. flexuosa*, en los sitios más árido de la transecta regional, está en contraposición a los antecedentes que señalan que necesita de plantas nodrizas para su establecimiento en zonas con mayores temperaturas (Barchuk y Carranza, 2000). Aunque diversos autores señalan su carácter de especie heliófila, porque su germinación es favorecida por la alta radiación solar (Vilela y Ravetta, 2000) y las mayores temperaturas, indicadoras del inicio de la estación lluviosa (Funes *et al.*, 2009), la relativa independencia de *P. flexuosa* con respecto a sus nodrizas se debe posiblemente a la menor temperatura de la región. Además, en Telteca en el año del experimento, se registraron precipitaciones superiores a la media histórica lo que favorecería la instalación de nuevas plantas. A similares conclusiones llegaron Kitzberger *et al.* (2000) cuando estudiaron la interacción entre variabilidad climática y el éxito de la regeneración de *Austrocedrus sp.* en Patagonia. Según estos autores, en años lluviosos y frescos, el establecimiento inicial de esta especie puede ocurrir bajo y entre plantas nodrizas, a cielo abierto, relajando su dependencia de la protección ofrecida por la planta beneficiadora.

El crecimiento acumulado de los juveniles refleja el efecto de la disponibilidad de agua proveniente de las lluvias ocurridas en el año de trabajo. La biomasa y la altura de la parte aérea de los juveniles de ambas especies arbóreas disminuyeron conforme se redujeron las precipitaciones acumuladas del año 2006, a lo largo del gradiente regional. Esto es una respuesta esperada por la menor disponibilidad de agua, pero la disminución fue mayor bajo la cobertura de plantas nodrizas (bosque) que en los micrositios a cielo abierto o bajo sombra artificial, lo que mostraría el efecto de los micositios. Al respecto, Holmgren *et al.* (1997) señalan que los efectos positivos y negativos de la cobertura de las plantas nodrizas

ocurren simultáneamente. La supervivencia y crecimiento de plántulas y juveniles de *A. quebracho-blanco* y de *P. flexuosa* son mayores bajo la sombra artificial que bajo plantas nodrizas en todo el gradiente de déficit hídrico en estudio. En el sitio méxico, se puso en evidencia la interferencia de la canopia del bosque y de su mantillo, sobre el crecimiento, al igual que en la emergencia y supervivencia de los nuevos individuos de *A. quebracho-blanco*. Así, en Colonia Alpina, los juveniles de mayor biomasa, altura y peso específico de la raíz principal se registraron sobre suelos calcinados, de larga historia de uso. Si bien la siembra fue acompañada por lluvias abundantes, el resto del año se presentó particularmente seco y esto, acompañado por la textura franca a franco-limosa del suelo, aumento el estrés físico en este sitio. Existen evidencias del efecto negativo de las plantas nodrizas sobre los procesos biológicos de las plantas beneficiadas, en respuesta a la variabilidad climática representada por la escasez de lluvias que quedan interceptadas por la cobertura de las plantas nodrizas (Kitzberger *et al.*, 2000; Tielbörger y Kadmon, 2000). De hecho, lo mismo sucede en los otros sitios del gradiente de distribución geográfica de la especie perennifolia. En Chancaní, son los micrositios con sombra artificial los que registraron los juveniles de mayor tamaño, aunque no fue posible diferenciar el efecto del tratamiento debido a la gran variabilidad de biomasa y alturas individuales. Estos resultados coinciden con los de experiencias anteriores, en las que se demostró que las plántulas de *A. quebracho-blanco* lograron en el noroeste de Córdoba, mayor tamaño creciendo bajo sombra artificial que bajo arbustos en los suelos de textura fina, cuando la disponibilidad hídrica dada por las precipitaciones fueron escasas (Barchuk *et al.*, 2005). La variabilidad en los tamaños de las plantas, según algunos autores es resultado de la variabilidad ambiental y del efecto de la facilitación, cuando los individuos se encuentran a densidad menores a las correspondientes a la mortalidad denso-dependientes (Chu *et al.*, 2009).

El mayor crecimiento acumulado de los juveniles de *P. flexuosa*, se registró en cielo abierto sobre suelos descubiertos en Chancaní (2006) y en Telteca (2007). Al año siguiente, de menor pluviosidad en Chancaní, los juveniles más grandes se encontraron bajo sombra artificial sobre suelos descubiertos, ya que no hubo supervivientes en los micrositios a cielo abierto. En Quebracho de la Legua, la mayor biomasa se logró sobre suelos calcinados en 2006, sin poder diferenciar efecto micrositio al año siguiente, salvo al bosque que siempre

sostuvo los individuos más pequeños. Esto demuestra por un lado una respuesta diferente, de esta especie, a las condiciones de estrés físico ambiental y, por el otro, que en años secos se evidencia la interferencia de la canopia del dosel leñoso y de la capa de mantillo del bosque sobre los nuevos individuos. Al respecto, cabe destacar que si bien existen evidencias de que *P. flexuosa* necesita de plantas nodrizas para su establecimiento inicial en el Chaco árido (Barchuk y Carranza, 2000), esta es una especie heliófila (Vilela y Raveta, 2000) con caracteres de pionera, que pierde sus hojas como forma de evadir la época de mayor déficit hídrico en el año. La mayor biomasa en micrositios a cielo abierto puede ser respuesta de la competencia de las raíces por el agua escasa, que suele presentarse bajo la cobertura de las plantas facilitadoras en los años secos y a la que muchos investigadores señalan como respuesta a la variabilidad ambiental (Kitzberger *et al.*, 2000; Barchuk *et al.*, 2005)

La menor disponibilidad de agua para el crecimiento, bajo las plantas nodrizas en los años o sitios más secos fue confirmada por los potenciales hídricos de los juveniles de ambas especies que crecieron bajo bosque. Según Nuñez *et al.* (2009), los cambios observados en los niveles de agua de las plantas podría ser explicado por la profundidad a la que las raíces están tomando agua, ya que altos potenciales indicarían que la planta beneficiada toma agua desde la misma profundidad que las plantas vecinas.

En los micrositios bosque, donde se percibió interferencia de la canopia de las leñosas adultas, se observaron aumentos en los pesos específicos de la raíz principal de los juveniles. El desdoblamiento de la energía neta de los juveniles entre crecimiento aéreo y de las raíces, pone en evidencia el esfuerzo de los juveniles para alcanzar las fuentes de agua alternativas a la lluvia, durante su establecimiento. En particular, el desarrollo inicial de las raíces responde a la disponibilidad limitada de agua, focalizando el crecimiento hacia la elongación y desarrollo de una gran superficie absorbente (Padilla *et al.*, 2007). Otros autores atribuyen la posibilidad de plántulas en sobrevivir en ambientes de alto estrés hídrico a su habilidad en acumular recursos en órganos bajo tierra versus sobre tierra, ya que este carácter está asociado a la habilidad de tomar recursos como el agua o nutrientes minerales (Lloret *et al.*, 1999).

El efecto de la facilitación sobre la supervivencia y el crecimiento de los juveniles de ambas especies difiere. Según las evidencias encontradas por varios investigadores, la diferente respuesta que presentan las variables que valoran la supervivencia y el crecimiento de plantas se debe a la distinta necesidad de recursos que necesitan los vegetales para los procesos biológicos implicados (Hastwell y Facelli, 2003) o las condiciones del ambiente, ya que la restricción de recursos guía a la competencia que restringe el crecimiento (Aguar *et al.*, 1992).

CONCLUSIONES

En esta tesis fue posible demostrar que las diferentes estrategias foliares de *A. quebracho-blanco* y de *P. flexuosa* se manifiestan en los mecanismos de facilitación que mejoran las posibilidades de regeneración de estas especies en los sitios más áridos del gradiente de precipitaciones acumuladas considerado en este estudio.

Se confirmó que la sombra es el mecanismo de regeneración más importante para *A. quebracho-blanco*, y que este mecanismo se mantiene en los sitios de menor disponibilidad de agua proveniente de las lluvias.

El mecanismo de regeneración natural de *P. flexuosa* “cambia” en el gradiente. En Chancaní, donde la temperatura media ambiente es mayor y los suelos son de textura más fina, la mayor supervivencia de juveniles se encontró bajo sombra artificial y bajo el bosque, en ambos años pluviométricamente diferentes. Esto demuestra que el mecanismo de regeneración más importante, allí, es la sombra. En Quebracho de la Legua y Telteca, con suelos de textura más gruesos y menor temperatura media ambiente, el comportamiento de la especie caducifolia cambió. En ambos sitios, *P. flexuosa* fue capaz de generar mayores bancos de juveniles a cielo abierto, mostrando que puede independizarse de la sombra. En Quebracho de la Legua, en el año más seco, se demostró el efecto de la variabilidad climática sobre el mecanismo de la interacción, ya que bajo mayor déficit hídrico cobró importancia la oferta sombra artificial para la formación de bancos de juveniles de esta especie.

El efecto de la facilitación sobre la supervivencia y el crecimiento de los juveniles difiere, debido a la distinta necesidad de recursos de los procesos biológicos implicados. Los juveniles de ambas especies que se desarrollaron bajo el dosel del bosque, en general fueron más pequeños, aunque de mayor peso específico de raíz principal, demostrando un desdoblamiento de la energía hacia el desarrollo de la raíz principal que permita alcanzar fuentes alternativas de agua.

En el extremo más árido del gradiente (Colonia Alpina) y en los micrositios bosque de los sitios más áridos, fue posible detectar interferencia por parte de la cubierta leñosa, sobre todo al acceso de agua, demostrado por el menor potencial hídrico pre-alba de los juveniles.

En concordancia con la hipótesis del gradiente de estrés de Bertness y Callaway (1994), se puede afirmar que la importancia de la facilitación incrementa junto con estrés ambiental originado en el déficit hídrico, mientras que la interferencia domina donde la disponibilidad de agua es mayor. Sin embargo, los resultados de esta tesis permiten confirmar que el gradiente de estrés no es unidimensional. Otros factores deben ser tenidos en cuenta, ya que su intervención modifica los resultados de la interacción. Así, la variabilidad climática intranual (representada por la ocurrencia de lluvias oportunas y biológicamente significativas) e interanual (representada por la variación entre años) y las estrategias y atributos de plantas nodrizas y beneficiadas deben ser incorporadas a los análisis, entre otros.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Abril A. y Noé L. 2007. Balance de carbono del suelo según el uso de la tierra en la región árida-semiárida central de Argentina. En: La captura de carbono en ecosistemas terrestres iberoamericanos. Gallardo Lancho J.F. (Ed.). Salamanca, España: 21- 37.
- Aguiar M. R.; Soriano A. and Sala O. E. 1992. Competition and facilitation in the recruitment of seedling in Patagonian steppe. *Functional Ecology* 6: 66- 70.
- Aguiar M. and Sala O. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Tree* 14 (7): 273- 277.
- Altesor A.; Ezcurra E. and Silva C. 1992. Changes in the photosynthetic metabolism during the early ontogeny of four cactus species. *Acta Oecologica* 13: 777– 785.
- Alvarez J. A., Villagra P. E., Cony M. A.; Cesca E. M. y Boninsegna J. A. 2006. Estructura y estado de conservación de los bosques de *Prosopis flexuosa* D.C. (Fabaceae,

- subfamilia: Mimosoideae) en el noreste de Mendoza (Argentina). *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 75- 87.
- Alvarez J. A. and Villagra P. E. 2009. *Prosopis flexuosa* DC. (Fabaceae: Mimosoideae). *Kurtziana* 35 (1): 49- 63.
- Armas Kulik C. 2004. Balance de la interacción entre plantas superiores en ambientes semiáridos: mecanismos y procesos. *Ecosistemas* 13 (3): 118- 122. Publicado en Internet, disponible en: <http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=47>. Activo: marzo 2010.
- Baraza E., Zamora R. and Hódar J. A. 2006. Conditional outcomes in plant/herbivore interactions: neighbours matter. *Oikos* 113: 148- 156.
- Barchuk A. y Carranza C. 2000. Plantas nodrizas en el establecimiento de *Prosopis flexuosa* en el Chaco árido. Reunión Nacional del Algarrobo. III Reunión Nacional de la Asociación Argentina de *Prosopis*. Mendoza: 54.
- Barchuk A. H. y Díaz M. P. 2000. Vigor de crecimiento y supervivencia de plantaciones de *Aspidosperma quebracho-blanco* y *Prosopis chilensis* en el Chaco Árido. *Revista de Ciencias Forestales Quebracho* n° 8: 17- 29.
- Barchuk A. H., Valiente-Banuet A. and Díaz M. P. 2005. Effects of shrubs and seasonal variability of rainfall on the establishment of *Aspidosperma quebracho-blanco* in two edaphically contrasting environments. *Austral Ecology* 30: 695- 705.
- Barchuk A. H.; Campos E. H.; Oviedo C. y Díaz M. P. 2006. Supervivencia y crecimiento de plántulas de especies leñosas del Chaco Árido sometidas a remoción de la biomasa aérea. *Ecología Austral* 16: 47- 61.
- Barchuk A. H. and Valiente-Banuet A. 2006.b. Comparative analysis of leaf angles and sclerophylly of *Aspidosperma quebracho-blanco* in a geographical gradient of water deficit. *Austral Ecology* 31: 882- 891.
- Barchuk A. H.; Iglesias M. R. and Boetto M. N. 2008. Spatial association of *Aspidosperma quebracho-blanco* juveniles with shrubs and conspecific adults in the Arid Chaco, Argentina. *Austral Ecology* 33: 775– 783.
- Barnes P.W. and Archer S. 1999. Tree-shrub interactions in a subtropical savanna parkland: competition or facilitation? *Journal of Vegetation Science* 10: 525- 536.
- Bertness M. D. and Callaway R. M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolutions* 9: 191- 193.
- Bravo-Mendoza M.; Espinoza Cantú A.; Castellanos Vargas I. y Cano Santana Z. 2007. Tamaño de *Neobuxbaumia texensis* y longitud de sus espinas apicales en un gradiente de luz bajo *Mimosa luisiana*, un arbusto nodriza. *Acta Botánica Mexicana* 79: 69- 80.
- Breshears D. D., Nyhan J. W., Heil C. E. and Wilcox B. P. 1998. Effects of woody plants on microclimate in a semiarid woodland: soil temperature and evaporation in canopy and intercanopy patches. *J. Plant Sci.* 159 (6): 1010- 1017.
- Bruno J. F.; Stachowicz J. J. and Bertness M. D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and evolution* 18 (3): 119- 125.
- Cabido M.; González C.; Acosta A. and Díaz S. 1993. Vegetation changes along a precipitation gradient in Central Argentina. *Vegetatio* 109: 5-14.
- Callaway R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306 – 349.
- Callaway R. M., DeLucia E. H., Moore D., Novak R. and Schlesinger W. H. 1996. Competition and facilitation: contrasting effects of *Artimisia tridentate* on deserts vs. montane pines. *Ecology* 77 (7): 2130- 2141.

- Callaway R. M. 1997. Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia* 112: 143- 149.
- Callaway R. M. and Walker L. R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78 (7): 1958- 1965.
- Campos C. and Ojeda R. A. 1997. [Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* \(Fabaceae\) seeds by desert mammals in Argentina](#). *Journal of Arid Environments* 35: 707 - 714.
- Carrillo-Garcia A.; Bashan Y. and Bethlenfalvay G. J. 2000. Resource-island soils and the survival of the giant cactus, cardon, of Baja California Sur. *Plant and Soil* 218: 207- 214.
- Castro Cepero V., Eyzaguirre Pérez R. y Ceroni Stuva A. 2006. Supervivencia de plántulas de *Melocactus peruvianus* Vaupel y *Haageocereus pseudomelanostele* subsp. *aureispinus* (Rauh and Backeberg) Ostolaza, en condiciones experimentales. Cerro Umarcata, Valle del Río Chillón, Lima. *Ecología Aplicada*, 5(1,2): 61- 66.
- Caylor K. K.; Shugart H. H., Dowty P. R. and Smith T. M. 2003. Tree spacing along the Kalahari transect in southern Africa. *Journal of Arid Environments* 54: 281– 296.
- Chen, S. Y.; Xu J.; **Maestre F. T.**; Chu C. J.; Wang G. and Xiao S. 2009. Beyond dual-lattice models: incorporating species traits when modeling the interplay between facilitation and competition along environmental severity gradients. *Journal of Theoretical Biology* 258: 266- 273. Publicado en Internet, disponible en: <http://www.escet.urjc.es/biodiversos/espa/personal/fernando/publicaciones/publicaciones.html> Activo: julio 2010.
- Chu Ch. J.; Weiner J.; Maestre F. T.; Xiao S.; Wang Y. S., Li Q.; Yuan J. L., Zhao L. Q.; Ren Z. W. and Wang G. 2009. Positive interactions can increase size inequality in plant populations. *Journal of Ecology* 97: 1401– 1407. Publicado en internet, disponible en: doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01562.x Activo: junio 2010.
- Connell J. and Slatyer R. O. 1977. Mechanisms of sucesión in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111 (982): 1119- 1144.
- Cony M. A. and Trione S. O. 1998. Inter- and intraspecific variability in *Prosopis flexuosa* and *P. chilensis*: seed germination under salt and moisture stress. [Journal of Arid Environments](#) 40 (3): 307- 317.
- Daly D. C. and Mitchell J. D. 2000. Lowland vegetation of tropical South America -- an overview. En: Lentz D., ed. *Imperfect Balance: Landscape Transformations in the pre-Columbian Americas*. Columbia University Press, New York: 391- 454.
- Daniels L. D. and Veblen T. T. 2004. Spatiotemporal influences of climate on altitudinal treeline in Northern Patagonia. *Ecology* 85(5): 1284– 1296.
- De Viana M. L. 1997. Distribución espacial de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en relación al espacio disponible y al banco de semillas *Rev. Biol. Trop.* 44 (3)/45 (1): 95- 103.
- Díaz M. P. y Demetrio C. G. B. 1998. Introducción a los modelos lineales generalizados. Su aplicación en las Ciencias Biológicas. Screen Editorial. Córdoba, Argentina. 105 pp.
- Di Rienzo J. A.; Casanoves F.; Balzarini M. G.; Gonzalez L.; Tablada M.; Robledo W. 2010. InfoStat versión 2010. Grupo InfoStat, F.C.A., Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Espigares T., López-Pintor A. and Rey Benayas J. M. 2004. Is the interaction between *Retama sphaerocarpa* and its understorey herbaceous vegetation always reciprocally

- positive? Competition-facilitation shift during *Retama* establishment. *Acta Oecologica* 26: 121- 128.
- Evans M., Hastings N. and Peacock B. 2000: Statistical distributions. John Wiley and Sons, Inc. pp 221.
- Fletcher, S. J. and M. Zupanski, 2007: Implications and impacts of transforming lognormal variables into normal variables in VAR. *Meteorologische Zeitschrift*, 16: 755- 765.
- Flores J.; Briones O.; Flores A.; Sánchez-Colón S. 2004. Effect of predation and solar exposure on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environments* 58: 1– 18.
- Franco A. C. and Nobel P. S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870- 886.
- Franco-Pizaña J., Fulbright T. E. and Gardiner D. T. 1995. Spatial relations between shrubs and *Prosopis glandulosa* canopies. *Journal of Vegetation Science* 6: 73- 78.
- Fulbright T. E.; Kuti J. O.; Tipton A. R. 1995. Effects of nurse plants canopy temperatures on shrub seed germination and seedling growth . *Acta Oecologica* 16: 621- 632.
- Funes G.; Díaz S. and Venier P. 2009. La temperatura como principal determinante de la germinación en especies del Chaco seco de Argentina. *Ecología Austral* 19: 129- 138.
- García D.; Zamora R.; Hódar J. A., Gómez J. A. M. and Castro J. 2000. Yew (*Taxus baccata* L.) regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biological Conservation* 95: 31- 38.
- Gibson A. 1998. Photosynthetic organs of desert plants. *BioScience* 48 (11): 911- 920.
- Greenlee J. T. and Callaway R. M. 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in Western Montana. *The American Naturalist* 148 (2): 386- 396.
- Gutiérrez J. 2001. Importancia de los arbustos leñosos en los ecosistemas de la IV Región. Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su conservación: Región de Coquimbo. Squeo F. A., Arancio G. y Gutiérrez J. R., Eds. Ediciones Universidad de La Serena, Chile 16: 253- 260.
- Gutiérrez J. R. y Squeo F. A. 2004. Importancia de los arbustos en los ecosistemas semiáridos de Chile. *Ecosistemas* 13 (1): 36- 45. Publicado en Internet, disponible en: <http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=159> Activo: diciembre 2005.
- Hanson P. J. and Weitzin J. F. 2000. Drought disturbance from climate change: responses of United States forests. *The Science of the Total Environment* 262: 205- 220.
- Hastwell G. T. and Facelli J. M. 2003. Different effects of shade-induced facilitation on growth and survival during the establishment of a chenopod shrub. *Journal of Ecology* 91: 941- 950.
- Holmgren M., Scheffer M. and Huston M. A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78 (7): 1966- 1975.
- Holmgren M.; Scheffer M.; Huston M. A. 1999. The Interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78 (7): 1966- 1975.
- Iglesias M. del R. 2010. Evaluación de la vegetación leñosa como depósito de carbono en un gradiente árido-semiárido argentino. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba. Argentina. 126 pp.
- Jones C. G. and Callaway R. M. 2007. The third party. *Journal of Vegetation Science* 18: 771- 776.
- Kefi, S., Rietkerk M., van Baalen M. and Loreau M.. 2007. Local facilitation, bistability and transitions in arid ecosystems. *Theoretical Population Biology* 71: 367- 379.

- Kefi S.; van Baalen M.; Rietkerk M. and Loreau M. 2008. Evolution of Local Facilitation in Arid Ecosystems. *The American Naturalist* 172 (1). E-Article. Publicado en Internet, disponible en: <http://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.-1086/588066> Activo: junio 2009.
- Kikvidze Z.; Khetsuriani L.; Kikodze D. and Callaway R. M. 2006. Seasonal shifts in competition and facilitation in subalpine plant communities of the central Caucasus. *Journal of Vegetation Science* 17: 77- 82.
- Kitzberger T., Steinaker D. and Verblen T. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81: 1914- 1924.
- Kos M. and Poschod P. 2007. Seeds use temperature cues to ensure germination under nurse-plant shade in xeric Kalahari savannah. *Annals of Botany* 1- 9.
- Latham R. E. 2003. Shrubland longevity and rare plant species in the northeastern United States. *Forest Ecology and Management* 185: 21- 39.
- León M. F. and Squeo F. A. 2004. Levantamiento hidráulico: la raíz del asunto. Fisiología ecológica en plantas. En: *Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas*. Cabrera H. M. (Ed.): 99- 109.
- Letourneau F. J., Andenmatten E. and Schlichter T. 2004. Effect of climatic conditions and tree size on *Austrocedrus chilensis*–shrub interactions in northern Patagonia. *Forest Ecology and Management* 191: 29– 38.
- López R. P. 2009. Los arbustos de la prepuna y su efecto sobre la composición de hierbas en función de la escala Ecología en Bolivia 44 (1): 5- 16. Publicado en Internet, disponible en: <http://www.scielo.org.bo/pdf/reb/v44n1/v44n1a02.pdf>. Activo: marzo 2010.
- Lloret F.; Casanovas C. and Peñuelas J. 1999. Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root:shoot ratio, seed size and water and nitrogen use. *Functional Ecology* 13: 210- 216.
- Maestre F. T., Bautista S. and Cortina J. 2003. Positive, negative and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 84: 3186- 3197.
- Maestre F. T. and Cortina J. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London B. Supplement* 271: S331–S333. Publicado en Internet, disponible en: doi:10.1098/rsbl.2004.0181. Activo: noviembre 2009.
- Maestre F. T.; Valladares F. and Reynolds J. F. 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology* 93: 748- 757.
- Matteucci S. D. y Colma A. 1997. Agricultura sostenible y ecosistemas áridos y semiáridos de Venezuela. *Interciencia* 22(3): 123- 130. Publicado en Internet, disponible en: [Http://www.interciencia.org.ve](http://www.interciencia.org.ve). Activo: Junio 2010.
- Mc Auliffe J. R. 1986. Herbivore-limited establishment of a Sonoran desert tree, *Cercidium microphyllum*. *Ecology* 67 (1): 276- 280.
- MCCullagh P. and Nelder J. 1989. *Generalized Linear Models*. Chapman and Hall. Londres. 511 pag.
- Méndez M.; Dorantes G.; Dzib G.; Argáez J. y Durán R. 2006. Germinación y establecimiento de plántulas de *Pterocereus gaumeri*, una cactácea rara y endémica de Yucatán, México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 79: 33- 41.
- Michalet R. 2007. Highlighting the multiple drivers of change in interactions along stress gradients. *New Phytologist* 173: 3– 6.

- Niering W. A., Whittaker R. H. and Lowe C. H. 1963. The Saguaro: A Population in Relation to Environment. *Science* 142: 15- 23.
- Nolasco H.; Vega_Villasante F. and Díaz-Rondero A. 1997. Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar irradiation levels. *Journal Arid Environ.* 36: 123- 132.
- Noy-Meir. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25- 51. Publicado en internet, disponible en: <http://links.jstor.org/sici?sici=00664162%281973%294%3C25%3ADEEAP%3E2.-0.CO%3B2-5> Activo: marzo 2009.
- Núñez C.; Raffaele S.; Núñez M. and Cuassolo F. 2009. When do nurse plant stop nursing? Temporal changes in water stress level in *Austrocedrus chilensis* growing between and outside shrubs. *Journal of Vegetation Science* 20: 104- 1071.
- Ogle K. and Reynolds J. F. 2004. Plant responses to precipitation in desert ecosystems: integrating functional types, pulses, thresholds and delays. *Oecologia* 141: 282- 294.
- Oviedo C. y Barchuk. A. H. 2006. Destino de los frutos de *Prosopis flexuosa* en la etapa post-dispersiva en el Chaco Árido. En: Libro de resúmenes de la XXII Reunión Argentina de Ecología, Córdoba-Argentina: 271.
- Padilla F. M.; Miranda J. de D. and Pugnaire F. 2007. Early root growth plasticity in seedlings of three Mediterranean woody species. *Plant and Soil* 296: 103- 113.
- Perroni Ventura Y. 2007. Islas de fertilidad en un ecosistema semiárido: nutrientes en el suelo y su relación con la diversidad vegetal. Tesis doctoral. Publicado en Internet, disponible en: <http://148.226.9.79:8080/dspace/bitstream/123456789/3989/3/24-845.pdf>. Activo: marzo 2010.
- Pugnaire F. I. and Lázaro R. 2000. Seed bank and understory species composition in a semiarid environment: the effect of shrub age and rainfall. *Annals of Botany* 86: 807- 813.
- Reynolds J. F., Virginia R. A., Kemp P. R., De Soyza A. G. and Tremmel Q. C. 1999. Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological Monographs* 69 (1): 69- 106.
- Rossi B. and Villagra P. E. 2003. Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understorey species in arid Argentina. *Journal of Vegetation Science* 14: 543- 550.
- Schade J. D. and Hobbie S. E. 2005. Spatial and temporal variation in islands of fertility in the Sonoran Desert. *Biogeochemistry* 73: 541- 553.
- Scholander P., Hammel H.; Bradstreet E. and Hemmingsen E. 1965. Sap pressure in vascular plants. Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science* 148: 339- 346.
- Servicio Meteorológico Nacional. 2009. Mapas normales (1961-2000). En Productos elaborados/Climatología. Publicado en Internet, disponible en: <http://www.smn.gov.ar/?mod=clima&id=65&clave=Media>. Activo: marzo 2009.
- Squeo F. A.; Olivares N.; Olivares S.; Pollastri A.; Aguirre E.; Aravena R.; Jorquera C. y Ehleringer J. R. 1999. Grupos funcionales en arbustos desérticos del Norte de Chile, definidos sobre la base de las fuentes de agua utilizadas. *Gayana Bot.* 56 (1): 1- 15.
- Stachowicz J. J. 2001. Mutualism, facilitation and the structure of ecological communities. *BioScience* 51 (3): 235- 246.
- StatSoft, Inc. 2005. STATISTICA (data analysis software system), version 7.1. www.statsoft.com.

- Steenberg W. F. and Lowe C. H. 1969. Critical factors during the first year of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro Nacional Monument. *Ecology* 50: 825- 834.
- Tielbörger K. and Kadmon R. 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81: 1544– 1553.
- Tirado Fernández R. 2003. Interacciones positivas entre plantas: Mecanismos y consecuencias. Tesis doctoral. *Revista Ecosistemas Año XII* (2): 1- 3.
- Titus J. H., Nowak R. S. and Smith S. D. 2002. Soil resource heterogeneity in the Mojave Desert. *Journal of Arid Environments* 52: 269- 292.
- Turner R. M.; Alcom S. M. and Booth J. A. 1966. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Bot. Gaz.* 127: 95- 102.
- Turner R. M.; Alcom S. M. and Olin G. 1969. Mortality of transplanted saguaro seedling. *Ecology* 50: 835- 844.
- Turner J. M. 1994. Sclerophylly: primarily protective? *Funct. Ecol.* 8: 669- 675.
- Valiente-Banuet A. and Ezcurra E. 1991. Shade as cause of association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961- 971.
- Valladares F.; Zaragoza-Castells J., Sánchez-Gómez D.; Matesanz D.; Alonso B.; Portsmouth A.; Delgado A. and Atkin O. K. 2008. Is shade beneficial for mediterranean shrubs experiencing periods of extreme drought and late-winter frosts? *Annals of Botany* 102: 923– 933.
- Vilela A. E. y Ravetta D. A. 2000. The effect of radiation on seedling growth and physiology in four species of *Prosopis* (Mimosaceae). *Journal of Arid Environments* 44(4): 415-423.
- Villagra P. E.; Marone L. and Cony M. A. 2002 a. Mechanisms affecting the fate of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae, Mimosoideae) seeds during early secondary dispersal in the Monte Desert, Argentina. *Austral-Ecology* 27 (4): 416-421.
- Villagra P. E., Morales M. S., Villalba R. and Boninsegna J. A. 2002 b. Dendroecología de los algarrobales de la zona árida argentina. En: IANIGLA, 30 años de investigación básica y aplicada en ciencias ambientales. Trombotto D. and Villalba R. (Ed.). Cliwarda. Mendoza, Argentina: 53-57.
- Villagra P.E., Villalba R. and Boninsegna J. A. 2005. Structure and growth rate of *Prosopis flexuosa* woodlands in two contrasting environments of the central Monte desert. *Journal of Arid Environments* 60: 187- 199.
- Whitford W. G., Anderson J and Rice P. M. 1997. Stemflow contribution to the 'fertile island' effect in creosotebush, *Larrea tridentate*. *Journal of Arid Environments* 35: 451- 457.
- Withgott J. 2000. Botanical Nursing. *BioScience* 50 (6): 479- 484.
- Wright I. J. and Westoby M. 2002. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist* 155: 403- 416.
- Yates C. J. and Broadhurst L. M. 2002. Assessing limitations on population growth in two critically endangered *Acacia* taxa. *Biological Conservation* 108: 13– 26.
- Zamora R., García-Fayos P. y Gómez-Aparicio L. 2004. Las interacciones planta-planta y planta animal en el contexto de la sucesión ecológica. En: Valladares, F. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, pp 371-393.

CONCLUSIONES GENERALES

En concordancia con la hipótesis del gradiente de estrés, en esta tesis fue posible demostrar que para *A. quebracho*-blanco, especie perennifolia, la importancia de la facilitación, como interacción positiva que aumenta la probabilidad de reclutamiento de nuevos individuos en las comunidades vegetales, incrementa junto con el estrés ambiental originado en el déficit hídrico, en una amplia transecta geográfica, mientras que la interferencia domina en el extremo de mayor disponibilidad de agua. Para *P. flexuosa*, especie caducifolia, en cambio, la facilitación parece perder importancia en el extremo árido de su distribución. Estos resultados se deben no sólo a la variación del recurso considerado para la definición lineal del gradiente, sino a la complejidad contextual que implica el ambiente donde se realizaron los estudios y a las estrategias que tienen ambas especies arbóreas para enfrentar o evadir el estrés de origen físico.

En el Capítulo 2, fue posible agrupar a las especies en tipos funcionales de plantas nodrizas, trascendiendo la clasificación taxonómica o estudios realizados de a pares de especies. Las especies leñosas que brindan la sombra protectora necesaria para el reclutamiento y supervivencia de juveniles (plantas nodrizas), se agruparon en diferentes tipos funcionales de plantas. Estos conjuntos cambiaron su composición específica y la abundancia relativa de sus componentes, o desaparecieron acompañando el ajuste de la vegetación a las crecientes condiciones de estrés hídrico. En particular, en esta tesis se demostró que las comunidades están constituidas por tipos funcionales, generados en función de la calidad de sombra ofrecida y de la isla de fertilidad que originan, mostrando heterogeneidad en el atributo sobresaliente que determina la estructura de la vegetación en cada sitio. No obstante ello, fue posible observar que a medida que aumenta el déficit hídrico disminuyó la abundancia relativa, hasta desaparecer, del grupo de árboles de hojas caducifolias de tamaño de lámina intermedio, dando lugar al dominio de arbustos con ese tipo de follaje. Mientras, en el extremo méxico del gradiente (Colonia Alpina, con déficit

hídrico de 100 mm/año) se agregó un tipo funcional de árboles de mayor altura, todos perennifolios.

La heterogeneidad ambiental típica de los ambientes de alto estrés hídrico se vio reflejada en la distribución espacial de las plantas leñosas. En el Capítulo 3 se demostró que los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*, así como los arbustos mantienen o tienden a mostrar una distribución espacial agregada a lo largo del gradiente, mientras que los árboles de mayor tamaño tienden a desagregarse y mostrar un patrón espacial regular.

Al analizar en conjunto las distribuciones espaciales, se demostró que existe asociación espacial positiva entre los juveniles de las especies arbóreas estudiadas y algunos de los tipos funcionales de plantas nodrizas. De la misma manera, se encontró asociación negativa entre los juveniles y los vacíos ecológicos a la escala de estudio seleccionada, lo que demuestra la existencia de facilitación entre juveniles y leñosas adultos. La asociación espacial es más intensa para *A. quebracho-blanco* conforme aumenta el déficit hídrico y menos intensa para *P. flexuosa*. Esto podría ser resultado por un lado, de la diferente estrategia foliar de estas especies como ajuste al estrés del ambiente físico y por el otro, que la calidad de la sombra ofrecida por la planta beneficiadora incide en la intensidad de la facilitación. Esto demuestra la importancia de incorporar estas características de las especies en los estudios del interjuego facilitación-competencia.

No obstante, asociarse con plantas nodrizas facilitadoras de la regeneración natural, los bancos de juveniles de ambas especies, variaron en tamaño en función del aumento del déficit hídrico. La regeneración de *A. quebracho-blanco* manifestó una estrecha dependencia de la oferta de sitios seguros por parte de plantas nodrizas, ya que el máximo tamaño del banco de juveniles coincide con la máxima asociación espacial con plantas protectoras, en el gradiente. En cambio, la regeneración de *P. flexuosa* se mostró más independiente de la facilitación, en los sitios más áridos, según los índices de asociación espacial media/sitio. En Telteca se evidenció la incidencia de la heterogeneidad de tipos de vegetación, aunque no se encontró asociación espacial positiva con los vacíos o microsítios a cielo abierto.

En cuanto al efecto diferencial de la facilitación sobre los procesos biológicos asociados a la regeneración natural, se evidenció interferencia de las plantas nodrizas sobre el crecimiento de las plantas beneficiadas, ya que el tamaño individual de los juveniles disminuye conforme aumenta el déficit hídrico en el gradiente. Esto podría ser resultado del efecto conjunto del déficit hídrico creciente, junto al de la sombra de las nodrizas, que enaltecen la supervivencia, si se la compara con las tasas de registradas en los espacios abiertos, pero que puede deprimir la tasa de crecimiento de los supervivientes, como evidencia de posibles restricciones de luz o competencia por agua o de la simultaneidad de las interacciones.

En el Capítulo 4, al explorar los mecanismos de regeneración para cada una de las especies estudiadas, *A. quebracho-blanco* y de *P. flexuosa*, se manifestaron diferencias originadas en las distintas estrategias foliares, principalmente en el extremo árido del gradiente de precipitaciones acumuladas. Así se demostró que la sombra es el mecanismo de regeneración más importante para *A. quebracho-blanco*, en los sitios de menor disponibilidad de agua proveniente de las lluvias, manteniéndose entonces en todo el gradiente de este estudio. En cambio, el mecanismo de regeneración natural de *P. flexuosa* cambia en el gradiente. En el extremo menos árido de su distribución geográfica (Chancaní), el mecanismo más importante es la sombra, a pesar del carácter helófilo y pionero de la especie. En el año más seco (2007), sólo se encontraron juveniles sobrevivientes bajo sombra artificial. Esto puede ser efecto de la mayor temperatura ambiente y la textura más fina de los suelos que enaltecen el déficit hídrico. En los sitios más áridos, de menor temperatura media y suelos más arenosos, *P. flexuosa* generó bancos de juveniles en micrositios a cielo abierto, aunque ante variabilidad climática interanual manifiesta en el año 2007, demostró la importancia de la sombra.

El mecanismo asociado al crecimiento de los juveniles difiere del que posibilita su mayor supervivencia. Si bien la sombra facilita la supervivencia de juveniles, en general estos individuos son más pequeños y de menor peso específico de la parte aérea de la planta.

NUEVAS LÍNEAS DE ESTUDIO:

Los resultados de esta tesis aportan acerca de los mecanismos de regeneración de especies arbóreas de distinta estrategia foliar, como uno de los caracteres adaptativos que les permiten sobrevivir como poblaciones en las regiones áridas.

Para la especie perennifolia, *A. quebracho-blanco*, la sombra es el mecanismo de regeneración más importante. La relativa independencia de *P. flexuosa* puede interpretarse como resultado de la complejidad de factores actuantes.

Se puso de manifiesto que la ocurrencia de lluvias oportunas y biológicamente significativas intervienen fuertemente en determinar el resultado de la interacción entre planta nodriza y juvenil beneficiado, inclinando el balance facilitación-competencia según la magnitud y frecuencia con que se manifiesten, en el período más lábil de la regeneración de las plantas (establecimiento inicial). De esta forma, se establece como una de las entidades que interviene en la complejidad contextual de las interacciones en estos ambientes.

En esta tesis, se demostró que los juveniles de *A. quebracho-blanco* se asocian en forma más intensa en el rango más árido del gradiente considerado con plantas nodrizas pertenecientes a tipos funcionales de arbustos de estrategias foliares diferentes; mientras que los juveniles de *P. flexuosa* se asocian positivamente con árboles y arbustos caducifolios y más laxamente con arbustos perennifolios. La identidad de las plantas nodrizas se considera otro componente de la complejidad contextual en la que se dan las interacciones entre plantas facilitadora y plántulas y juveniles beneficiados. Como entidad biológica y dada la heterogeneidad ambiental típica de estas regiones, la identidad del parche o agregado de plantas nodrizas y su disposición topográfica en relación a la trayectoria de la luz, se consideran de importancia, ya que los parches son diversos en su composición y disposición espacial.

Se debería estudiar como cambia el balance facilitación-competencia incluyendo la identificación del grupo de plantas que otorga la sombra protectora, a los nuevos individuos. Se postula, que la intensidad de la facilitación es mayor cuando los parches son mixtos, es decir, compuestos por arbustos perennifolios y caducifolios y cuando los primeros se disponen en el espacio brindando sombra que amortigua las altas temperaturas en las horas de mayor insolación, pero no constituyen un obstáculo para la llegada del agua de lluvia en la fase de germinación-emergencia de plántulas.

ANEXO

Tabla 3.1. Planilla de *counts* para el tipo funcional árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos del sitio Telteca, cuadrado de censo 1. Se marcan con fondo gris, las tres columnas que constituirán el archivo de entrada a SADIE, para el análisis de distribución espacial

| especie | abundancia | x | y | X | Y | count |
|-----------|------------|-------|-------|------|------|-------|
| algarrobo | 1 | 1,72 | 5 | 2,5 | 2,5 | 1 |
| chañar | 1 | 1,7 | 21,25 | 2,5 | 7,5 | 0 |
| chañar | 1 | 4,5 | 24,7 | 2,5 | 12,5 | 0 |
| chañar | 1 | 3,1 | 39 | 2,5 | 17,5 | 0 |
| chañar | 1 | 0,7 | 39,5 | 2,5 | 22,5 | 3 |
| chañar | 1 | 3,7 | 228,9 | 2,5 | 27,5 | 0 |
| | | | | 2,5 | 32,5 | 0 |
| | | | | 2,5 | 37,5 | 2 |
| | | | | 2,5 | 42,5 | 0 |
| | | | | 2,5 | 47,5 | 0 |
| chañar | 1 | 8,5 | 3,3 | 7,5 | 2,5 | 2 |
| chañar | 1 | 5,3 | 4,1 | 7,5 | 7,5 | 1 |
| chañar | 1 | 7,5 | 8,9 | 7,5 | 12,5 | 1 |
| chañar | 1 | 7,9 | 15 | 7,5 | 17,5 | 1 |
| chañar | 1 | 8,7 | 18,7 | 7,5 | 22,5 | 0 |
| chañar | 1 | 10 | 40,3 | 7,5 | 27,5 | 0 |
| chañar | 1 | 6,9 | 43,4 | 7,5 | 32,5 | 0 |
| algarrobo | 1 | 5,9 | 43,9 | 7,5 | 37,5 | 0 |
| | | | | 7,5 | 42,5 | 3 |
| | | | | 7,5 | 47,5 | 0 |
| chañar | 1 | 14,25 | 9,7 | 12,5 | 2,5 | 0 |
| algarrobo | 1 | 12,6 | 25 | 12,5 | 7,5 | 1 |
| chañar | 1 | 10,5 | 32,3 | 12,5 | 12,5 | 0 |
| chañar | 1 | 15 | 41,9 | 12,5 | 17,5 | 0 |
| chañar | 1 | 14,3 | 49,8 | 12,5 | 22,5 | 1 |
| | | | | 12,5 | 27,5 | 0 |
| | | | | 12,5 | 32,5 | 1 |
| | | | | 12,5 | 37,5 | 0 |
| | | | | 12,5 | 42,5 | 1 |
| | | | | 12,5 | 47,5 | 1 |
| chañar | 1 | 15,22 | 6 | 17,5 | 2,5 | 0 |
| algarrobo | 1 | 19,8 | 10,9 | 17,5 | 7,5 | 1 |
| chañar | 1 | 18,65 | 18,2 | 17,5 | 12,5 | 1 |
| chañar | 1 | 18,35 | 28,6 | 17,5 | 17,5 | 1 |
| chañar | 1 | 17,8 | 38,7 | 17,5 | 22,5 | 0 |
| algarrobo | 1 | 17,6 | 49,5 | 17,5 | 27,5 | 1 |
| | | | | 17,5 | 32,5 | 0 |
| | | | | 17,5 | 37,5 | 1 |
| | | | | 17,5 | 42,5 | 0 |
| | | | | 17,5 | 47,5 | 1 |
| chañar | 1 | 20,7 | 4,1 | 22,5 | 2,5 | 1 |
| chañar | 1 | 24,75 | 12,3 | 22,5 | 7,5 | 0 |

Tabla 3.1. Continuación. Planilla de *counts* para el tipo funcional árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos del sitio Telteca, cuadrado de censo 1. Se marcan con fondo gris, las tres columnas que constituirán el archivo de entrada a SADIE, para el análisis de distribución espacial

| especie | abundancia | x | y | X | Y | count |
|----------------|-------------------|----------|----------|----------|----------|--------------|
| chañar | 1 | 21,3 | 13,4 | 22,5 | 12,5 | 2 |
| chañar | 1 | 24,5 | 17 | 22,5 | 17,5 | 1 |
| chañar | 1 | 21,47 | 28,7 | 22,5 | 22,5 | 0 |
| | | | | 22,5 | 27,5 | 1 |
| | | | | 22,5 | 32,5 | 0 |
| | | | | 22,5 | 37,5 | 0 |
| | | | | 22,5 | 42,5 | 0 |
| | | | | 22,5 | 47,5 | 0 |
| algarrobo | 1 | 29,8 | 32,3 | 27,5 | 2,5 | 0 |
| algarrobo | 1 | 29,8 | 34,6 | 27,5 | 7,5 | 0 |
| chañar | 1 | 28,1 | 44,9 | 27,5 | 12,5 | 0 |
| | | | | 27,5 | 17,5 | 0 |
| | | | | 27,5 | 22,5 | 0 |
| | | | | 27,5 | 27,5 | 0 |
| | | | | 27,5 | 32,5 | 2 |
| | | | | 27,5 | 37,5 | 0 |
| | | | | 27,5 | 42,5 | 1 |
| | | | | 27,5 | 47,5 | 0 |
| algarrobo | 1 | 31,7 | 14,4 | 32,5 | 2,5 | 0 |
| algarrobo | 1 | 30,6 | 15,6 | 32,5 | 7,5 | 0 |
| chañar | 1 | 32,15 | 35,1 | 32,5 | 12,5 | 1 |
| chañar | 1 | 31 | 36,1 | 32,5 | 17,5 | 1 |
| chañar | | 34,45 | 49,3 | 32,5 | 22,5 | 0 |
| | | | | 32,5 | 27,5 | 0 |
| | | | | 32,5 | 32,5 | 0 |
| | | | | 32,5 | 37,5 | 2 |
| | | | | 32,5 | 42,5 | 0 |
| | | | | 32,5 | 47,5 | 1 |
| chañar | 1 | 39,3 | 18,6 | 37,5 | 2,5 | 0 |
| chañar | 1 | 36,5 | 23,2 | 37,5 | 7,5 | 0 |
| chañar | 1 | 35,2 | 38 | 37,5 | 12,5 | 0 |
| chañar | 1 | 38,5 | 45,6 | 37,5 | 17,5 | 1 |
| chañar | 1 | 38,7 | 46,5 | 37,5 | 22,5 | 1 |
| chañar | 1 | 37,7 | 48 | 37,5 | 27,5 | 0 |
| chañar | 1 | 39 | 49,5 | 37,5 | 32,5 | 0 |
| | | | | 37,5 | 37,5 | 1 |
| | | | | 37,5 | 42,5 | 0 |
| | | | | 37,5 | 47,5 | 4 |
| chañar | 1 | 44,2 | 8,6 | 42,5 | 2,5 | 0 |
| chañar | 1 | 41 | 20,8 | 42,5 | 7,5 | 1 |
| chañar | 1 | 41,1 | 43,6 | 42,5 | 12,5 | 0 |
| chañar | 1 | 41 | 44,4 | 42,5 | 17,5 | 0 |

Tabla 3.1. Continuación. Planilla de *counts* para el tipo funcional árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos del sitio Telteca, cuadrado de censo 1. Se marcan con fondo gris, las tres columnas que constituirán el archivo de entrada a SADIE, para el análisis de distribución espacial

| especie | abundancia | x | y | X | Y | count |
|----------------|-------------------|----------|----------|----------|----------|--------------|
| chañar | 1 | 41,1 | 45,2 | 42,5 | 22,5 | 1 |
| | | | | 42,5 | 27,5 | 0 |
| | | | | 42,5 | 32,5 | 0 |
| | | | | 42,5 | 37,5 | 0 |
| | | | | 42,5 | 42,5 | 2 |
| | | | | 42,5 | 47,5 | 1 |
| chañar | 1 | 47,5 | 15,4 | 47,5 | 2,5 | 0 |
| chañar | 1 | 49,2 | 16,6 | 47,5 | 7,5 | 0 |
| chañar | 1 | 45,6 | 44,2 | 47,5 | 12,5 | 0 |
| chañar | 1 | 46,9 | 44,2 | 47,5 | 17,5 | 2 |
| | | | | 47,5 | 22,5 | 0 |
| | | | | 47,5 | 27,5 | 0 |
| | | | | 47,5 | 32,5 | 0 |
| | | | | 47,5 | 37,5 | 0 |
| | | | | 47,5 | 42,5 | 2 |
| | | | | 47,5 | 47,5 | 0 |

Tabla 3.2. Índices de distribución espacial de los juveniles y adultos de *A. quebracho-blanco*, de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas y de los vacíos en Colonia Alpina (Santiago del Estero; déficit hídrico = 100mm/año). Cuadrado de censo 1.

| Tipos funcionales | Ia | Pa | v | Pa | Patrón |
|--|-----------|-----------|----------|-----------|---------------|
| <i>A. quebracho-blanco</i> adulto | 1,843 | <0,001 | 1,814 | <0,001 | agregado |
| <i>A. quebracho-blanco</i> juvenil | 1,217 | 0,100 | 1,184 | 0,115 | aleatorio |
| <i>A. quebracho-blanco</i> juvenil x 400 | 1,464 | 0,010 | 1,455 | 0,008 | agregado |
| árboles meso/microfanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 2,325 | <0,001 | 2,278 | <0,001 | agregado |
| árboles mesofanerófitos caducifolios mesofilos leguminosos | 1,553 | 0,005 | 1,548 | 0,006 | agregado |
| árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 1,427 | 0,015 | 1,578 | 0,003 | agregado |
| árboles microfanerófitos caducifolios microfilos no leguminosos | 1,395 | 0,024 | 1,336 | 0,029 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 2,773 | <0,001 | 2,651 | <0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 1,700 | 0,001 | 1,709 | 0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosos | 1,758 | 0,001 | 1,772 | 0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 1,604 | 0,002 | 1,571 | 0,003 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | 1,150 | 0,177 | 1,148 | 0,179 | aleatorio |
| vacíos | 0,856 | 0,800 | 0,847 | 0,822 | regular |

Tabla 3.3. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los juveniles de *A. quebracho-blanco* y sus adultos conespecíficos, los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los vacíos en Colonia Alpina (Santiago del Estero; déficit hídrico = 100mm/año). Cuadrado de censo 1.

| Juveniles | Tipos funcionales | χ | P | χ máximo | χ mínimo | Asociación |
|----------------------------|--|--------|--------|---------------|---------------|-------------|
| <i>A. quebracho-blanco</i> | <i>A. quebracho</i> adulto | -0,102 | 0,819 | 4,333 | -4,382 | no asociado |
| | árboles mesofanerófitos caducifolios | 0,046 | 0,337 | 2,088 | -2,196 | no asociado |
| | mesofilos leguminosos | | | | | |
| | árboles microfanerófitos caducifolios | -0,196 | 0,957 | 2,155 | -3,399 | disociado |
| | microfilos leguminosos | | | | | |
| | árboles microfanerófitos perennifolios | -0,552 | 0,704 | 3,366 | -5,101 | no asociado |
| | mesofilos esclerófitos | | | | | |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios | 0,021 | 0,376 | 3,449 | -6,066 | no asociado |
| | mesofilos no leguminosos | | | | | |
| | arbustos nanofanerofitos caducifolios | 0,033 | 0,299 | 3,692 | -5,582 | no asociado |
| | microfilos no leguminosos | | | | | |
| | arbustos nanofanerofitos perennifolios | -0,045 | 0,758 | 3,644 | -8,227 | no asociado |
| | mesofilos esclerófilos | | | | | |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios | -0,138 | 0,928 | 3,449 | -6,066 | no asociado |
| | microfilos esclerófilos | | | | | |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios | 0,299 | <0,001 | 1,313 | -2,718 | asociado |
| | microfilos leguminosos | | | | | |
| | vacíos | -0,198 | 0,98 | 0,976 | -1,496 | disociado |

Tabla 3.4. Índices de distribución espacial de los juveniles y adultos de *A. quebracho-blanco*, de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas y de los vacíos en Colonia Alpina (Santiago del Estero; déficit hídrico = 100mm/año). Cuadrado de censo 2.

| Tipos funcionales | Ia | Pa | v | Pa | Patrón |
|--|-----------|-----------|----------|-----------|---------------|
| <i>A. quebracho-blanco</i> adulto | 0,925 | 0,636 | 0,955 | 0,555 | aleatorio |
| <i>A. quebracho-blanco</i> juvenil x 100 | 1,035 | 0,358 | 1,037 | 0,380 | aleatorio |
| <i>A. quebracho-blanco</i> juvenil x 400 | 1,463 | 0,009 | 1,453 | 0,009 | agregado |
| árboles meso/microfanerófitos perennifolios esclerófilos | 0,971 | 0,501 | 0,952 | 0,557 | aleatorio |
| árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 1,911 | <0,001 | 1,911 | <0,001 | agregado |
| árboles microfanerofitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 0,978 | 0,481 | 0,957 | 0,559 | aleatorio |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios leguminosos micrófilos | 1,053 | 0,316 | 1,054 | 0,320 | aleatorio |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 1,319 | 0,033 | 1,262 | 0,048 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosos | 1,235 | 0,067 | 1,211 | 0,071 | aleatorio |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 1,675 | 0,001 | 1,630 | 0,007 | agregado |
| vacíos | 1,174 | 0,135 | 1,172 | 0,137 | aleatorio |

Tabla 3.5. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los juveniles de *A. quebracho-blanco* y sus adultos conespecíficos, los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los vacíos en Colonia Alpina (Santiago del Estero; déficit hídrico = 100mm/año). Cuadrado de censo 2.

| Juveniles | Tipos funcionales | χ | p | χ máximo | χ mínimo | Asociación |
|----------------------------|--|---------|--------|---------------|---------------|-------------|
| <i>A. quebracho-blanco</i> | <i>A. quebracho</i> adulto | -0,163 | 0,917 | 1,970 | -3,010 | no asociado |
| | árboles microfanerófitos caducifolios | -0,007 | 0,524 | 3,633 | -3,621 | no asociado |
| | microfilos leguminosos | | | | | |
| | árboles microfanerófitos perennifolios | -0,029 | 0,596 | 1,500 | -2,673 | no asociado |
| | mesofilos esclerófilos | | | | | |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios | -0,090 | 0,915 | 3,270 | -4,495 | no asociado |
| | mesófilos no leguminosos | | | | | |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios | -0,160 | 0,961 | 0,940 | -1,945 | disociado |
| | microfilos leguminosos | | | | | |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios | 0,067 | 0,170 | 3,398 | -5,990 | no asociado |
| | microfilos no leguminosos | | | | | |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios | -0,032 | 0,710 | 5,146 | -7,779 | no asociado |
| | mesofilos esclerófilos | | | | | |
| | vacíos | -0,3081 | 0,9992 | 2,119 | -3,039 | disociado |

Tabla 3.6. Índices de distribución espacial de los juveniles y adultos de *A. quebracho-blanco* y de *P. flexuosa*, de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas y de los vacíos en la reserva Chancaní (N.O. de Córdoba; déficit hídrico = 450mm/año). Cuadrado de censo 1.

| Tipos funcionales | Ia | Pa | v | Pa | Patrón |
|---|-----------|-----------|----------|-----------|---------------|
| <i>A. quebracho-blanco</i> adulto* | 1,243 | 0,069 | 1,253 | 0,059 | aleatorio |
| <i>A. quebracho-blanco</i> juvenil x 100 | 1,241 | 0,079 | 1,153 | 0,150 | aleatorio |
| <i>A. quebracho-blanco</i> juvenil x 400 | 1,473 | 0,007 | 1,465 | 0,007 | agregado |
| <i>P. flexuosa</i> adulto | 1,579 | 0,003 | 1,586 | 0,002 | agregado |
| <i>P. flexuosa</i> juvenil x 100 | 2,058 | <0,001 | 1,997 | <0,001 | agregado |
| <i>P. flexuosa</i> juvenil x 400 | 2,275 | <0,001 | 2,268 | <0,001 | agregado |
| árboles microfanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 1,259 | 0,072 | 1,263 | 0,075 | aleatorio |
| árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 1,973 | <0,001 | 1,807 | <0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 3,260 | <0,001 | 2,891 | <0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 1,973 | <0,001 | 1,807 | <0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosos | 2,080 | <0,001 | 2,058 | <0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 1,664 | <0,001 | 1,655 | 0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | 1,314 | 0,177 | 1,673 | 0,146 | aleatorio |
| vacíos | 1,164 | 0,121 | 1,157 | 0,139 | aleatorio |

*Sólo se registra a *A. quebracho-blanco*, como árbol perennifolio en este cuadrado de censo

Tabla 3.7. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* y, sus adultos conoespecíficos, los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y vacíos en la reserva Chancaní (N.O. de Córdoba; déficit hídrico = 450mm/año). Cuadrado de censo 1.

| Juveniles | Tipos funcionales | χ | p | χ máximo | χ mínimo | Asociación |
|--|---|---------------------------|--------|---------------|---------------|-------------|
| <i>A. quebracho-blanco</i> | <i>A. quebracho-blanco</i> adulto | 0,272 | 0,003 | 4,728 | -6,32 | asociado |
| | árboles microfanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | -0,0209 | 0,5716 | 1,235 | -2,609 | no asociado |
| | árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | -0,0026 | 0,5058 | 3,1 | -4,309 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 0,0535 | 0,1772 | 7,14 | -8,152 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 0,1092 | 0,0292 | 4,278 | -6,582 | asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosos | -0,2163 | 0,9996 | 4,712 | -6,23 | disociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 0,0534 | 0,1886 | 7,211 | -7,125 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | 0,1601 | 0,0011 | 7,765 | -1,024 | asociado |
| | vacíos | -0,2153 | 0,9998 | 2,405 | -4,063 | disociado |
| | <i>P. flexuosa</i> | <i>P. flexuosa</i> adulto | 0,272 | 0,003 | 4,095 | -4,89 |
| árboles microfanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | | 0,176 | 0,0777 | 1,235 | -2,069 | no asociado |
| árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | | 0,0352 | 0,3706 | 4,095 | -4,89 | no asociado |
| | | | | | | |

Tabla 3.7. Continuación. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* y, sus adultos conespecíficos, los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y vacíos en la reserva Chancaní (N.O. de Córdoba; déficit hídrico = 450mm/año). Cuadrado de censo 1.

| Juveniles | Tipos funcionales | χ | p | χ máximo | χ mínimo | Asociación |
|--------------------|---|---------|--------|---------------|---------------|--------------|
| <i>P. flexuosa</i> | árboles microfanerófitos perennifolios esclerófilos* | -0,179 | 0,9657 | 2,604 | -3,946 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | -0,001 | 0,506 | 5,648 | -6,725 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 0,104 | 0,335 | 5,648 | -6,725 | no asociado |
| | arbustos nanofanerofitos caducifolios microfilos no leguminosos | -0,44 | 0,806 | 4,712 | -6,23 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 0,216 | 0,0005 | 7,211 | -7,125 | asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | 0,1601 | 0,0011 | 7,765 | -1,024 | asociado |
| | vacíos | -0,9675 | 0,9375 | 5,648 | -6,725 | no asociado* |

*Sólo se registra a *A. quebracho-blanco*, como árbol perennifolio en este cuadrado de censo

Tabla 3.8. Índices de distribución espacial de los juveniles y adultos de *A. quebracho-blanco* y de *P. flexuosa*, de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas y de los vacíos en la reserva Chancaní (N.O. de Córdoba; déficit hídrico = 450mm/año). Cuadrado de censo 2.

| Tipos funcionales | Ia | Pa | v | Pa | Patrón |
|---|-----------|-----------|----------|-----------|---------------|
| <i>A. quebracho-blanco</i> adulto | 2,120 | 0,001 | 2,137 | 0,001 | agregado |
| <i>A. quebracho-blanco</i> juvenil x 100 | 1,518 | 0,008 | 1,487 | 0,007 | agregado |
| <i>A. quebracho-blanco</i> juvenil x 400 | 2,441 | <0,001 | 1,998 | <0,001 | agregado |
| <i>P. flexuosa</i> adulto | 1,008 | 0,403 | 1,008 | 0,411 | aleatorio |
| <i>P. flexuosa</i> juvenil x 100 | 0,866 | 0,822 | 0,899 | 0,732 | aleatorio |
| <i>P. flexuosa</i> juvenil x 400 | 0,919 | 0,666 | 0,923 | 0,653 | aleatorio |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 2,919 | <0,001 | 2,919 | <0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 2,086 | <0,001 | 2,086 | <0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosos | 1,230 | 0,102 | 1,241 | 0,094 | aleatorio |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | 1,746 | <0,001 | 1,782 | 0,008 | agregado |
| vacíos | 1,174 | 0,135 | 1,172 | 0,137 | aleatorio |

Tabla 3.9. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* y sus adultos conoespecíficos, los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los vacíos en la reserva Chancaní (N.O. de Córdoba; déficit hídrico = 450mm/año). Cuadrado de censo 2.

| Juveniles | Tipos funcionales | χ | p | χ máximo | χ mínimo | Asociación |
|----------------------------|---|----------|---------|---------------|---------------|-------------|
| <i>A. quebracho-blanco</i> | <i>A. quebracho-blanco</i> adulto* | 0,4943 | <0,001 | 3,742 | -4,672 | asociado |
| | árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | -0,01476 | 0,891 | 4,207 | -3,84 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | -0,0565 | 0,863 | 10,97 | -8,725 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 0,0473 | 0,184 | 10,97 | -8,725 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosos | 0,001 | 0,099 | 1,115 | -1,726 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | -0,593 | 0,868 | 7,997 | -7,809 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | 0,069 | 0,080** | 10,002 | -10,458 | no asociado |
| | vacíos | 0,1698 | 0,001 | 4,54 | -6,651 | asociado |
| <i>P. flexuosa</i> | <i>P. flexuosa</i> adulto | 0,192 | 0,035 | 1,826 | -2,897 | asociado |
| | árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 0,124 | 0,144 | 3,08 | -3,739 | no asociado |
| | árboles microfanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | -0,179 | 0,962 | 2,604 | -3,946 | disociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | -0,763 | 0,141 | 7,997 | -7,809 | no asociado |

* Sólo se registra a *A. quebracho-blanco*, como árbol perennifolio en este cuadrado de censo

** valores cercanos al límite de aceptación de la hipótesis nula de no asociación, establecido en Materiales y métodos

Tabla 3.9. Continuación. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* y sus adultos conespecíficos, los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los vacíos en la reserva Chancaní (N.O. de Córdoba; déficit hídrico = 450mm/año). Cuadrado de censo 2.

| Juveniles | Tipos funcionales | χ | p | χ máximo | χ mínimo | Asociación |
|--------------------|---|--------|--------|---------------|---------------|-------------|
| <i>P. flexuosa</i> | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 0,275 | <0,001 | 4,176 | -6,442 | asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosos | 0,041 | 0,16 | 1,115 | -1,77 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | -0,051 | 0,763 | 10,002 | -10,458 | no asociado |
| | vacíos | -0,855 | 0,838 | 1,694 | -2,728 | no asociado |

Tabla 3.10. Índices de distribución espacial de los juveniles y adultos de *A. quebracho-blanco* y de *P. flexuosa*, de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas y de los vacíos en la reserva Chancaní (N.O. de Córdoba; déficit hídrico = 450mm/año). Cuadrado de censo 3.

| Tipos funcionales | Ia | Pa | v | Pa | Patrón |
|---|-----------|-----------|----------|-----------|---------------|
| <i>A. quebracho-blanco</i> adulto* | 1,005 | 0,414 | 0,990 | 0,456 | aleatorio |
| <i>A. quebracho-blanco</i> juvenil x 100 | 1,100 | 0,230 | 1,027 | 0,355 | aleatorio |
| <i>A. quebracho-blanco</i> juvenil x 400 | 1,363 | 0,024 | 1,325 | 0,029 | agregado |
| <i>P. flexuosa</i> adulto | 1,063 | 0,288 | 1,067 | 0,287 | aleatorio |
| <i>P. flexuosa</i> juvenil x 100 | 1,303 | 0,047 | 1,307 | 0,044 | agregado |
| <i>P. flexuosa</i> juvenil x 400 | 1,303 | 0,053 | 1,307 | 0,051 | agregado |
| árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 1,822 | <0,001 | 1,754 | <0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos, no leguminosos | 1,011 | 0,402 | 1,008 | 0,417 | aleatorio |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos, leguminosos | 1,199 | 0,094 | 1,165 | 0,115 | aleatorio |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos, no leguminosos | 1,663 | 0,001 | 1,664 | 0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos, esclerófilos | 1,554 | 0,003 | 1,565 | 0,005 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | 1,135 | 0,155 | 1,125 | 0,157 | aleatorio |
| vacíos | 0,983 | 0,478 | 0,980 | 0,471 | aleatorio |

*Sólo se registra a *A. quebracho-blanco*, como árbol perennifolio en este cuadrado de censo

Tabla 3.11. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* y sus adultos conespecíficos, los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los vacíos en la reserva Chancaní (N.O. de la provincia de Córdoba; déficit hídrico = 450mm/año). Cuadrado de censo 3.

| Juveniles | Tipos funcionales | χ | p | χ máximo | χ mínimo | Asociación | |
|---|--|---|---------|---------------|---------------|-------------|----------|
| <i>A. quebracho-blanco</i> | <i>A. quebracho-blanco</i> adulto* | -0,163 | 0,936 | 1,263 | -2,618 | no asociado | |
| | árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 0,008 | 0,473 | 1,536 | -2,383 | no asociado | |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 0,062 | 0,208 | 1,26 | -4,376 | no asociado | |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 0,092 | 0,081** | 3,159 | -3,158 | no asociado | |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosos | -0,165 | 0,958 | 3,79 | -4,641 | disociado | |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | -0,131 | 0,984 | 5,18 | -7,084 | disociado | |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | 0,288 | <0,001 | 2,932 | -4,159 | asociado | |
| | vacíos | -0,074 | 0,870 | 1,755 | -4,035 | no asociado | |
| | <i>P. flexuosa</i> | <i>P. flexuosa</i> adulto | 0,292 | 0,004 | 1,919 | -2,658 | asociado |
| | | árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 0,239 | 0,015 | 6,231 | -4,139 | asociado |
| árboles microfanerófitos perennifolios esclerófilos* | | 0,044 | 0,322 | 1,263 | -2,618 | no asociado | |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | | 0,1 | 0,378 | 2,19 | -3,659 | no asociado | |

* Sólo se registra a *A. quebracho-blanco*, como árbol perennifolio en este cuadrado de censo

** valores cercanos al límite de aceptación de la hipótesis nula de no asociación, establecido en Materiales y métodos

Tabla 3.11. Continuación. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* y sus adultos conespecíficos, los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los vacíos en la reserva Chancaní (N.O. de la provincia de Córdoba; déficit hídrico = 450mm/año). Cuadrado de censo 3.

| Juveniles | Tipos funcionales | χ | p | χ máximo | χ mínimo | Asociación |
|--------------------|--|--------|-------|---------------|---------------|-------------|
| <i>P. flexuosa</i> | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 0,239 | 0,015 | 6,231 | -4,139 | asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosos | 0,045 | 0,175 | 3,79 | -4,641 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 0,0339 | 0,220 | 5,18 | -7,084 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | -0,007 | 0,586 | 2,19 | -3,659 | no asociado |
| | vacíos | 0,011 | 0,391 | 2,19 | -3,659 | no asociado |

*Sólo se registra a *A. quebracho-blanco*, como árbol perennifolio en este cuadrado de censo

Tabla 3.12. Índices de distribución espacial de los juveniles y adultos de *A. quebracho-blanco* y de *P. flexuosa*, de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas y de los vacíos en la reserva Quebracho de la Legua (N.O. de la provincia de San Luis; déficit hídrico = 550mm/año). Cuadrado de censo 1.

| Tipos funcionales | Ia | Pa | v | Pa | Patrón |
|---|-----------|-----------|----------|-----------|---------------|
| <i>A. quebracho-blanco</i> adulto* | 0,835 | 0,880 | 0,841 | 0,869 | regular |
| <i>A. quebracho-blanco</i> juvenil x 100 | 0,921 | 0,645 | 0,922 | 0,657 | aleatorio |
| <i>A. quebracho-blanco</i> juvenil x 100 | 0,921 | 0,648 | 0,926 | 0,626 | aleatorio |
| <i>P. flexuosa</i> adulto | 0,776 | 0,961 | 1,322 | 0,045 | regular |
| <i>P. flexuosa</i> juvenil x 100 | 0,937 | 0,600 | 1,063 | 0,313 | aleatorio |
| <i>P. flexuosa</i> juvenil x 400 | 0,924 | 0,629 | 1,241 | 0,087 | aleatorio |
| árboles microfanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 1,352 | 0,031 | 1,334 | 0,039 | agregado |
| árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 1,004 | 0,421 | 1,007 | 0,421 | aleatorio |
| árboles o arbustos áfilos leguminosos | 1,320 | 0,029 | 1,321** | 0,030 | aleatorio |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 1,408 | 0,015 | 1,392** | 0,018 | aleatorio |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 0,964 | 0,536 | 0,975 | 0,503 | aleatorio |
| Arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosos | 0,843 | 0,873 | 0,842 | 0,868 | regular |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 1,729 | <0,001 | 1,724 | 0,007 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | 1,508 | 0,004 | 1,508 | 0,005 | agregado |
| vacíos | 1,017 | 0,391 | 2,031 | <0,001 | aleatorio |

*Sólo se registra a *A. quebracho-blanco*, como árbol perennifolio en este cuadrado de censo

** Valores cercanos al límite de aceptación del valor de v (*cluster*) de patrón de distribución espacial agregado, establecido en Materiales y métodos

Tabla 3.13. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* y sus adultos conespecíficos, los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los vacíos en la reserva Quebracho de la Legua (N.O. de la provincia de San Luis; déficit hídrico = 550mm/año). Cuadrado de censo 1.

| Juveniles | Tipos funcionales | χ | P | χ máximo | χ mínimo | Asociación |
|----------------------------|---|--------|--------|---------------|---------------|--------------|
| <i>A. quebracho-blanco</i> | <i>A. quebracho-blanco</i> adulto | -0,018 | 0,559 | 1,382 | -2,16 | no asociado |
| | árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 0,03 | 0,4 | 2,719 | -2,909 | no asociado |
| | árboles microfanerófitos mesofilos caducifolios no leguminosos | 0,03 | 0,4 | -2,05 | 1,627 | no asociado |
| | árboles microfanerófitos microfilos caducifolios no leguminosos | 0,034 | 0,396 | -2,05 | 1,627 | no asociado |
| | árboles microfanerófitos perennifolios esclerófilos | 0,035 | 0,381 | 1,382 | -2,16 | no asociado |
| | árboles o arbustos nanofanerófitos áfilos | -0,064 | 0,761 | 3,839 | -5,455 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosas | 0,029 | 0,331 | 0,922 | -2,092 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 0,108 | 0,067* | 2,719 | -2,909 | no asociado* |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosas | 0,049 | 0,317 | 0,938 | -2,499 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 0,064 | 0,254 | 4,452 | -5,667 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | 0,075 | 0,146 | 5,712 | -7,754 | no asociado |
| | vacíos | -0,658 | 0,902 | 1,085 | -1,681 | no asociado |

* Valores cercanos al límite de aceptación de la hipótesis nula de no asociación, establecido en Materiales y métodos

Tabla 3.13. Continuación. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* y sus adultos conespecíficos, los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los vacíos en la reserva Quebracho de la Legua (N.O. de la provincia de San Luis; déficit hídrico = 550mm/año). Cuadrado de censo 1.

| Juveniles | Tipos funcionales | χ | P | χ máximo | χ mínimo | Asociación |
|--------------------|---|--------|-------|---------------|---------------|-------------|
| <i>P. flexuosa</i> | <i>P. flexuosa</i> adulto | 0,262 | 0,037 | 0,991 | -1,09 | asociado |
| | árboles microfanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 0,135 | 0,144 | 1,03 | -2,798 | no asociado |
| | árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 0,266 | 0,031 | 1,607 | -2,05 | asociado |
| | árboles microfanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | -0,04 | 0,603 | 1,119 | -1,905 | no asociado |
| | árboles o arbustos áfilos leguminosos | 0,055 | 0,283 | 1,085 | -1,681 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | -0,075 | 0,844 | 1,085 | -1,681 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | -0,024 | 0,624 | 2,719 | -2,909 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosas | 0,128 | 0,113 | -2,499 | 0,938 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | -0,120 | 0,836 | 1,085 | -1,681 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | -0,006 | 0,534 | 1,085 | -1,681 | no asociado |
| | vacíos | -0,381 | 0,998 | 0,922 | -2,082 | no asociado |

Tabla 3.14. . Índices de distribución espacial de los juveniles y adultos de *A. quebracho-blanco* y de *P. flexuosa*, de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas y de los vacíos en la reserva Quebracho de la Legua (N.O. de la provincia de San Luis; déficit hídrico = 550mm/año). Cuadrado de censo 2.

| Tipos funcionales | Ia | Pa | N | Pa | Patrón |
|---|-----------|-----------|----------|-----------|---------------|
| <i>A. quebracho-blanco</i> adulto* | 0,994 | 0,446 | 0,996 | 0,441 | aleatorio |
| <i>A. quebracho-blanco</i> juvenil x 100 | 1,849 | <0,001 | 1,755 | <0,001 | agregado |
| <i>A. quebracho-blanco</i> juvenil x 400 | 2,452 | <0,001 | 2,442 | <0,001 | agregado |
| <i>P. flexuosa</i> adulto | 1,314 | 0,043 | 1,110 | 0,236 | aleatorio |
| <i>P. flexuosa</i> juvenil x 100 | 1,072 | 0,277 | 1,038 | 0,328 | aleatorio |
| <i>P. flexuosa</i> juvenil x 400 | 1,240 | 0,084 | 1,161 | 0,153 | aleatorio |
| árboles microfanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 1,384 | 0,025 | 1,384 | 0,201 | aleatorio |
| árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 3,081 | <0,001 | 2,899 | <0,001 | agregado |
| árboles o arbustos áfilos leguminosos | 2,536 | <0,001 | 2,469 | <0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 2,032 | <0,001 | 2,047 | <0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 3,081 | <0,001 | 2,899 | <0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosos | 1,500 | 0,008 | 1,514 | 0,007 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 2,773 | <0,001 | 2,078 | <0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | 1,916 | <0,001 | 1,794 | 0,005 | agregado |
| vacíos | 2,021 | <0,001 | 2,031 | <0,001 | agregado |

*Sólo se registra a *A. quebracho-blanco* como árboles microfanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos

Tabla 3.15. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* y sus adultos conespecíficos, los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los vacíos en la reserva Quebracho de la Legua (N.O. de la provincia de San Luis; déficit hídrico = 550mm/año). Cuadrado de censo 2.

| Juveniles | Tipos funcionales | χ | p | χ máximo | χ mínimo | Asociación | |
|----------------------------|---|--|--------|---------------|---------------|-------------|-------------|
| <i>A. quebracho-blanco</i> | <i>A. quebracho- blanco</i> adulto* | 0,165 | 0,0712 | 2,259 | -4,613 | no asociado | |
| | árboles microfanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 0,427 | <0,001 | 5,895 | -7,73 | asociado | |
| | árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 0,219 | 0,025 | 2,259 | -4,613 | asociado | |
| | árboles o arbustos áfilos leguminosos | 0,312 | <0,001 | 7,475 | -8,93 | asociado | |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios leguminosos | 0,439 | <0,001 | 10,263 | -9,658 | asociado | |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 0,042 | 0,243 | 5,895 | -7,73 | no asociado | |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosos | 0,432 | <0,001 | 6,273 | -8,130 | asociado | |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 0,262 | <0,001 | 7,613 | -7,656 | asociado | |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | 0,206 | <0,001 | 4,873 | -6,083 | asociado | |
| | vacíos | -0,316 | 0,999 | 5,284 | -5,293 | disociado | |
| | <i>P. flexuosa</i> | <i>P. flexuosa</i> adulto | 0,539 | <0,001 | 1,935 | -3,842 | asociado |
| | | árboles microfanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | -0,040 | 0,624 | -2,271 | 1,444 | no asociado |

*Sólo se registra a *A. quebracho-blanco* como árboles microfanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos

Tabla 3.15. Continuación. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* y sus adultos conespecíficos, los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los vacíos en la reserva Quebracho de la Legua (N.O. de la provincia de San Luis; déficit hídrico = 550mm/año). Cuadrado de censo 2.

| Juveniles | Tipos funcionales | χ | p | χ máximo | χ mínimo | Asociación |
|--------------------|--|--------|--------|---------------|---------------|-------------|
| <i>P. flexuosa</i> | árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 0,371 | <0,001 | -2,271 | 1,444 | asociado |
| | árboles microfanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos* | 0,035 | 0,388 | 1,119 | -1,905 | no asociado |
| | árboles o arbustos áfilos leguminosos | 0,003 | 0,481 | 2,449 | -3,147 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 0,510 | 0,173 | 2,449 | -3,147 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 0,052 | 0,168 | 2,449 | -3,147 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosos | 0,028 | 0,308 | 1,429 | -4,310 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 0,044 | 0,204 | 2,449 | -3,147 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | 0,024 | 0,332 | 4,873 | -3,147 | no asociado |
| | vacíos | 0,015 | 0,410 | 2,449 | -3,147 | no asociado |

*En este cuadrado, sólo se registra a *A. quebracho-blanco* como árboles microfanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos

Tabla 3.16. Índices de distribución espacial de los juveniles y adultos de *A. quebracho-blanco* y de *P. flexuosa*, de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas y de los vacíos en la reserva Quebracho de la Legua (N.O. de la provincia de San Luis; déficit hídrico = 550mm/año). Cuadrado de censo 3.

| Tipos funcionales | Ia | Pa | v | Pa | Patrón |
|--|-------|-------|---------|--------|-----------|
| <i>A. quebracho-blanco</i> adulto* | 0,801 | 0,942 | 0,799 | 0,946 | regular |
| <i>A. quebracho-blanco</i> juvenil x 100 | 1,257 | 0,070 | 1,247 | 0,0695 | aleatorio |
| <i>A. quebracho-blanco</i> juvenil x 400 | 1,290 | 0,044 | 1,283** | 0,051 | aleatorio |
| <i>P. flexuosa</i> adulto | 1,101 | 0,242 | 0,932 | 0,615 | aleatorio |
| <i>P. flexuosa</i> juvenil x 100 | 1,042 | 0,333 | 0,918 | 0,639 | aleatorio |
| <i>P. flexuosa</i> juvenil x 400 | 1,165 | 0,145 | 1,021 | 0,379 | aleatorio |
| árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 1,239 | 0,079 | 1,218 | 0,097 | aleatorio |
| árboles o arbustos áfilos leguminosos | 1,561 | 0,003 | 1,560 | 0,003 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 1,639 | 0,001 | 1,649 | 0,002 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 1,402 | 0,014 | 1,336 | 0,027 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosos | 1,212 | 0,111 | 1,213 | 0,113 | aleatorio |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 1,440 | 0,011 | 1,794 | 0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | 1,442 | 0,012 | 1,362** | 0,02 | aleatorio |
| vacíos | 1,037 | 0,339 | 1,038 | 0,326 | aleatorio |

*Sólo se registra a *A. quebracho-blanco* como árboles microfanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos

**Valores cercanos al límite de aceptación del valor de v (*cluster*) de patrón de distribución espacial agregado, establecido en Materiales y métodos

Tabla 3.17. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* y sus adultos conespecíficos, los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los vacíos en la reserva Quebracho de la Legua (N.O. de la provincia de San Luis; déficit hídrico = 550mm/año). Cuadrado de censo 3.

| Juveniles | Tipos funcionales | χ | p | χ máximo | χ mínimo | Asociación | |
|----------------------------|---|--|--------|---------------|---------------|---------------|-------------|
| <i>A. quebracho-blanco</i> | <i>A. quebracho-blanco</i> adulto* | -0,109 | 0,842 | 1,116 | -1,704 | no asociado | |
| | árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | -0,252 | 0,993 | 1,710 | -2,799 | disociado | |
| | árboles o arbustos áfilos leguminosos | -0,034 | 0,695 | 4,432 | -6,226 | no asociado | |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | -0,149 | 0,946 | 2,975 | -3,284 | no asociado | |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 0,0138 | 0,429 | 4,288 | -4,948 | no asociado | |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosos | -0,126 | 0,932 | 1,474 | -2,950 | no asociado | |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 0,053 | 0,188 | 7,211 | -7,125 | no asociado | |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | 0,06 | 0,177 | 7,344 | -7,137 | no asociado | |
| | vacíos | -0,111 | 0,941 | 1,919 | -2,961 | no asociado** | |
| | <i>P. flexuosa</i> | <i>P. flexuosa</i> adulto | -0,481 | 0,999 | 1,115 | -1,966 | disociado |
| | | árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | -0,005 | 0,527 | 1,603 | -3,122 | no asociado |

*En este cuadrado, sólo se registra a *A. quebracho-blanco* como árboles microfanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos

Tabla 3.17. Continuación. Índice de asociación, promedio y extremos, entre los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* y sus adultos conespecíficos, los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los vacíos en la reserva Quebracho de la Legua (N.O. de la provincia de San Luis; déficit hídrico = 550mm/año). Cuadrado de censo 3.

| Juveniles | Tipos funcionales | χ | p | χ máximo | χ mínimo | Asociación |
|--------------------|---|--------|-------|---------------|---------------|-------------|
| <i>P. flexuosa</i> | árboles microfanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos* | 0,147 | 0,076 | 1,116 | -1,704 | no asociado |
| | árboles o arbustos áfilos leguminosos | -0,225 | 0,999 | 1,948 | -3,794 | disociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | -0,265 | 0,999 | 1,948 | -3,794 | disociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | -0,209 | 0,999 | 4,288 | -4,948 | disociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios microfilos no leguminosos | 0,080 | 0,172 | 1,948 | -3,794 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 0,216 | 0,001 | 1,948 | -3,794 | asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | 0,215 | 0,001 | 7,344 | -7,137 | asociado |
| | vacíos | 0,142 | 0,030 | 1,948 | -3,794 | asociado |

*En este cuadrado, sólo se registra a *A. quebracho-blanco* como árboles microfanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos

Tabla 3.18. Índices de distribución espacial de los juveniles y adultos de *A. quebracho-blanco* y de *P. flexuosa*, de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas y los vacíos en la reserva Bosques de Telteca (N.E. de la provincia de Mendoza; déficit hídrico = 800 mm/año). Cuadrado de censo 1.

| Tipos funcionales | Ia | Pa | v | Pa | Patrón |
|---|-----------|-----------|----------|-----------|---------------|
| <i>P. flexuosa</i> adulto | 0,824 | 0,893 | 0,819 | 0,903 | regular |
| <i>P. flexuosa</i> juvenil x 100 | 0,846 | 0,848 | 0,839 | 0,762 | regular |
| <i>P. flexuosa</i> juvenil x 400 | 0,829 | 0,831 | 0,819 | 0,821 | regular |
| árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | 1,022 | 0,367 | 1,028 | 0,343 | aleatorio |
| arbustos nanofanerófitos áfilos no leguminosos | 1,541 | 0,005 | 1,560 | 0,005 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios mesófilos no leguminosos | 2,428 | <0,001 | 2,247 | <0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios mesófilos esclerófilos | 1,968 | <0,001 | 1,958 | <0,001 | agregado |
| vacíos | 2,484 | <0,001 | 2,481 | <0,001 | agregado |

Tabla 3.19. Índice de asociación, promedio y extremos entre los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* y sus adultos conespecíficos, los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los vacíos en la reserva Bosques de Telteca (N.E. de la provincia de Mendoza; déficit hídrico = 800 mm/año). Cuadrado de censo 1.

| Juveniles | Tipos funcionales | χ | P | χ máximo | χ mínimo | Asociación |
|--------------------|--|--------|--------|---------------|---------------|-------------|
| <i>P. flexuosa</i> | <i>P. flexuosa</i> adulto | 0,417 | <0,001 | 0,861 | -1,849 | asociado |
| | árboles microfanerófitos caducifolios | 0,203 | 0,034 | 0,995 | -1,222 | asociado |
| | microfilos leguminosos | | | | | |
| | arbustos nanofanerófitos áfilos no leguminosos | -0,050 | 0,843 | 2,338 | -3,585 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | -0,007 | 0,551 | 1,014 | -1,210 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 0,042 | 0,188 | 4,673 | -7,632 | no asociado |
| | vacíos | 0,160 | 0,363 | 1,014 | -1,214 | no asociado |

Tabla 3.20. Índices de distribución espacial de los juveniles y adultos de *A. quebracho-blanco* y de *P. flexuosa*, de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas y los vacíos en la reserva Bosques de Telteca (N.E. de la provincia de Mendoza; déficit hídrico = 800 mm/año). Cuadrado de censo 2

| Tipos funcionales | Ia | Pa | v | Pa | Patrón |
|---|-------|--------|--------|--------|-----------|
| <i>P. flexuosa</i> adulto | 1,124 | 0,197 | 1,141 | 0,145 | aleatorio |
| <i>P. flexuosa</i> juvenil x 100 | 1,421 | 0,014 | 1,378* | 0,020 | aleatorio |
| <i>P. flexuosa</i> juvenil x 400 | 2,013 | <0,001 | 2,001 | <0,001 | agregado |
| árboles microfanerófitos caducifolios microfilos | | | | | |
| leguminosos | 1,571 | 0,003 | 1,484 | 0,007 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos áfilos no leguminosos | 1,073 | 0,250 | 1,073 | 0,259 | aleatorio |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos | | | | | |
| no leguminosos | 1,468 | 0,007 | 1,474* | 0,007 | aleatorio |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos | | | | | |
| esclerófilos | 1,118 | 0,179 | 1,118 | 0,176 | aleatorio |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos | | | | | |
| esclerófilos | 1,167 | 0,156 | 1,159 | 0,176 | aleatorio |
| vacíos | 1,267 | 0,041 | 1,264* | 0,043 | aleatorio |

* Valores cercanos al límite de aceptación del valor de *v* (*cluster*) de patrón de distribución espacial agregado, establecido en Materiales y métodos

Tabla 3.21. Índice de asociación, promedio y extremos entre los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* y sus adultos conespecíficos, los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los vacíos en la reserva Bosques de Telteca (N.E. de la provincia de Mendoza; déficit hídrico = 800 mm/año). Cuadrado de censo 2.

| Juveniles | Tipos funcionales | χ | P | χ máximo | χ mínimo | Asociación |
|--------------------|--|--------|--------|---------------|---------------|-------------|
| <i>P. flexuosa</i> | <i>P. flexuosa</i> adulto | -0,217 | 0,984 | 2,046 | -3,23 | disociado |
| | árboles microfanerófitos caducifolios microfilos leguminosos | -0,29 | 0,999 | 3,11 | -3,922 | disociado |
| | arbustos nanofanerófitos áfilos no leguminosos | -0,062 | 0,819 | 4,455 | -4,888 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | -0,031 | 0,705 | 2,177 | -4,888 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 0,0401 | 0,278 | 2,177 | -4,888 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | -0,485 | 0,999 | 1,504 | -3,809 | disociado |
| | vacíos | -0,114 | 0,9842 | 2177,000 | -4,888 | disociado |

Tabla 3.22. Índices de distribución espacial de los juveniles y adultos de *A. quebracho-blanco* y de *P. flexuosa*, de los tipos funcionales de plantas leñosas potenciales nodrizas y los vacíos en la reserva Bosques de Telteca (N.E. de la provincia de Mendoza; déficit hídrico = 800 mm/año). Cuadrado de censo 3.

| Tipos funcionales | Ia | Pa | v | Pa | Patrón |
|--|-----------|-----------|----------|-----------|---------------|
| <i>P. flexuosa</i> adulto* | 1,113 | 0,215 | 1,109 | 0,218 | aleatorio |
| <i>P. flexuosa</i> juvenil x 100 | 2,258 | <0,001 | 2,128 | <0,001 | agregado |
| <i>P. flexuosa</i> juvenil x 400 | 2,860 | <0,001 | 2,772 | <0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos áfilos no leguminosos | 2,506 | <0,001 | 2,070 | <0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 2,057 | <0,001 | 2,074 | <0,001 | agregado |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | 1,121 | 0,203 | 1,029 | 0,355 | aleatorio |
| arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | 1,082 | 0,266 | 1,066 | 0,303 | aleatorio |
| vacíos | 2,035 | <0,001 | 2,049 | <0,001 | agregado |

*Sólo se registra a *P. flexuosa* como árbol caducifolio microfilo leguminoso

Tabla 3.23. Índice de asociación, promedio y extremos entre los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa* y sus adultos conespecíficos, los distintos tipos funcionales de plantas potenciales nodrizas y los vacíos en la reserva Bosques de Telteca (N.E. de la provincia de Mendoza Luis; déficit hídrico = 800 mm/año). Cuadrado de censo 3.

| Juveniles | Tipos funcionales | χ | p | χ máximo | χ mínimo | Asociación |
|--------------------|--|--------|---------|---------------|---------------|-------------|
| <i>P. flexuosa</i> | <i>P. flexuosa</i> adulto* | 0,144 | 0,083** | 3,668 | -5,889 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos áfilos no leguminosos | 0,350 | <0,01 | 5,531 | -6,111 | asociado |
| | arbustos nanofanerófitos caducifolios mesofilos no leguminosos | 0,457 | 0,0001 | 6,532 | -5,532 | asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios mesofilos esclerófilos | -0,056 | 0,786 | 7,749 | -8,922 | no asociado |
| | arbustos nanofanerófitos perennifolios microfilos esclerófilos | 0,245 | 0,083** | 1,8 | -3,533 | no asociado |
| | vacíos | -0,025 | 0,657 | 7,749 | -8,922 | no asociado |

*Sólo se registra a *P. flexuosa* como árbol caducifolio microfilo leguminoso

*valores cercanos al límite de aceptación de la hipótesis nula de no asociación, establecido en Materiales y métodos

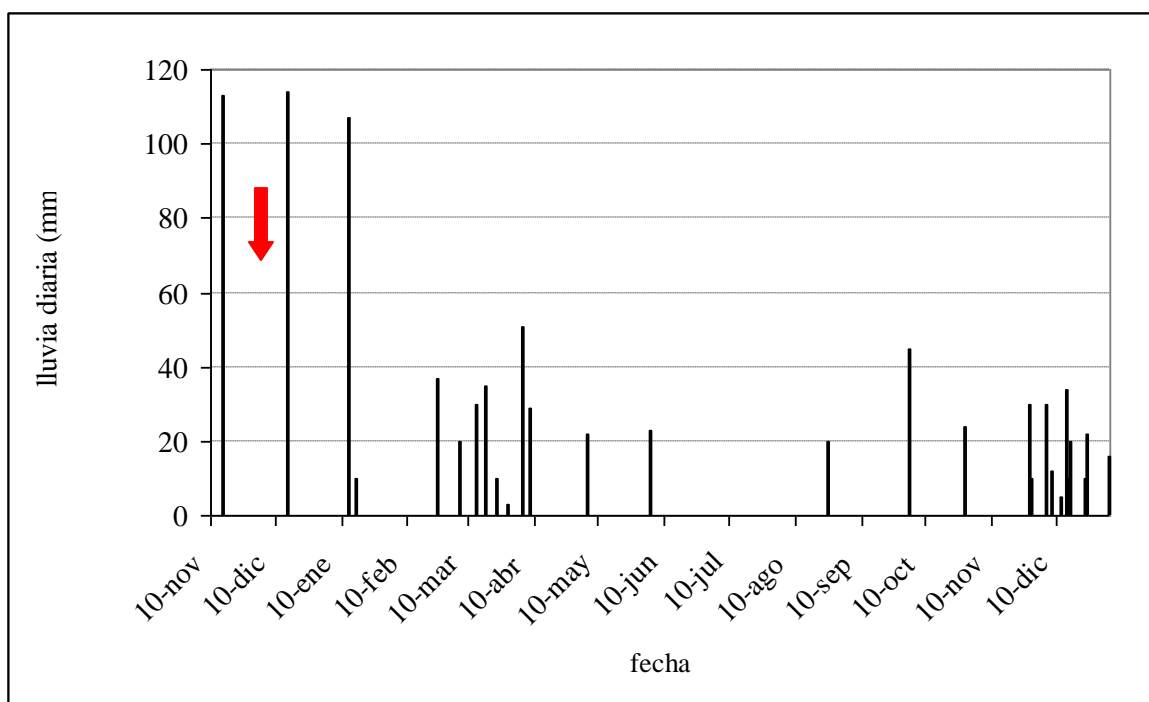


Fig. 4.1. Lluvias diarias ocurridas en el sitio Colonia Alpina durante el año de control del experimento de nodricismo de *A. quebracho-blanco*. Se destacan las precipitaciones registradas durante la emergencia de las plántulas (2006)

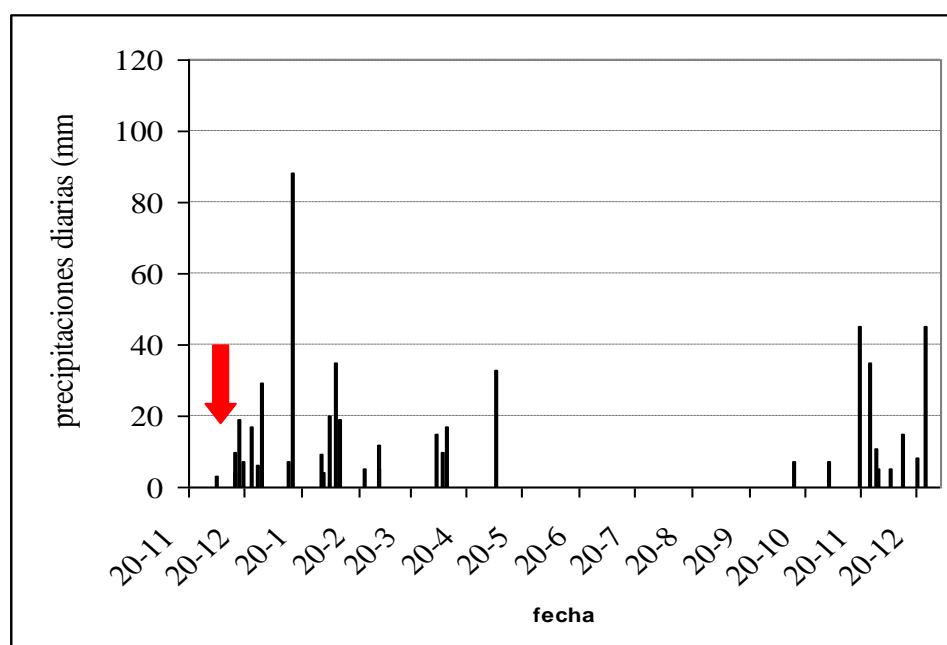


Fig. 4.2. Lluvias diarias ocurridas en el sitio Chancaní, durante el año 2006. Se destacan las precipitaciones registradas durante la emergencia de las plántulas.

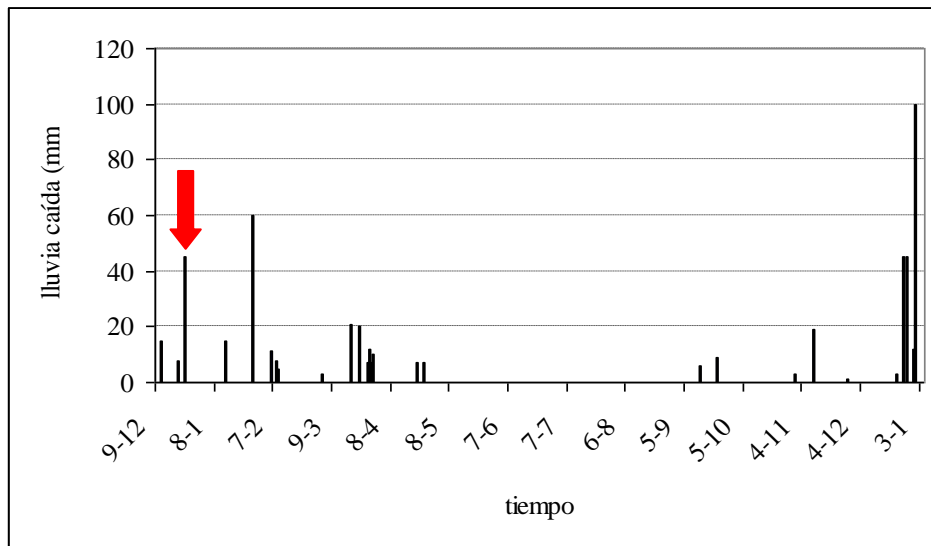


Fig. 4.3. Lluvias diarias ocurridas en el sitio Chancaní, durante el año 2007. Se destacan las precipitaciones registradas durante la emergencia de las plántulas.

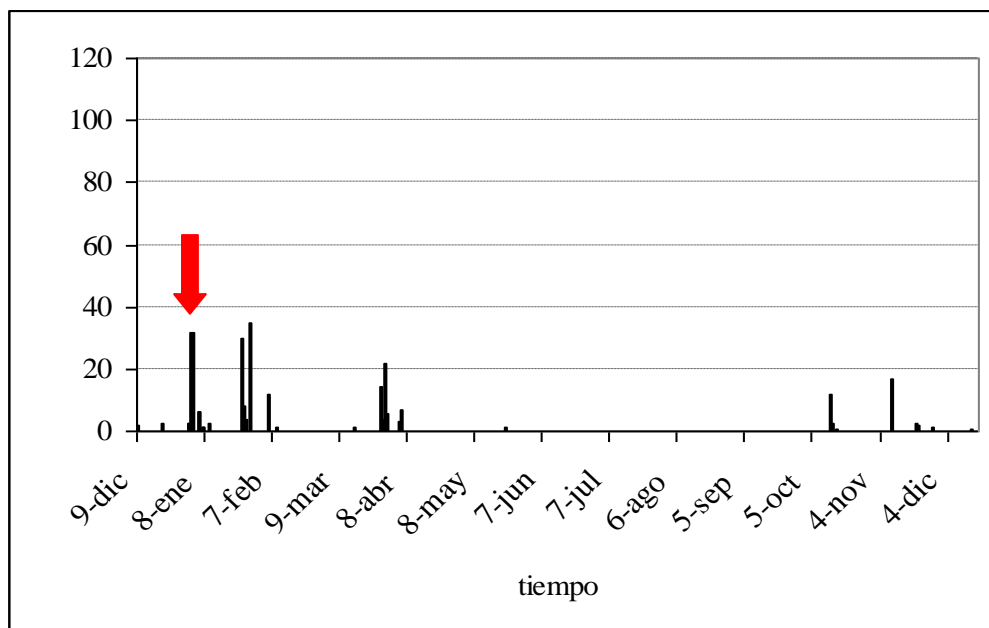


Fig. 4.4. Lluvias diarias ocurridas en el sitio Telteca, durante el año 2007. Se destacan las precipitaciones registradas durante la emergencia de las plántulas.

Tabla 4.1. Efecto de los micrositos y sitios sobre el potencial hídrico pre-alba de los juveniles de *A. quebracho-blanco* y *P. flexuosa*. Se informa valor medio, desvío estándar, máximo y mínimo.

| Año | Especie | Sitio | Trat. | Potencial hídrico medio (MPa) | D.E. | Máx. | Mín. |
|------|----------------------------|-----------------------|--------------|-------------------------------|------|------|------|
| 2006 | <i>A. quebracho-blanco</i> | Colonia | bosque | 4,7 | 0,54 | 4,3 | 5,5 |
| | | | bosqueC/raíz | 4,63 | 0,63 | 4 | 5,5 |
| | | Alpina | Ciab_Cal | 2,18 | 0,24 | 2 | 2,5 |
| | | | Ciab_des | 3,05 | 0,99 | 1,7 | 4 |
| | | | Som_Cal | 2,5 | 0,16 | 2,3 | 2,7 |
| | | | Som_Des | 3,35 | 0,48 | 2,7 | 3,8 |
| | | Quebracho de la Legua | bosque | 5,17 | 0,58 | 4,5 | 5,5 |
| | | | Ciab_Cal | 4,43 | 0,43 | 4 | 5 |
| | | | Ciab_Des | 5,5 | 0,87 | 4,5 | 6 |
| | | | Som_Cal | 3,76 | 0,46 | 3 | 4,4 |
| | <i>P. flexuosa</i> | Quebracho de la Legua | Som_Des | 3,78 | 0,50 | 3,4 | 4,35 |
| | | | bosque | 2,8 | 1,61 | 1 | 4,1 |
| | | | Ciab_Cal | 3,84 | 0,88 | 2,5 | 4,75 |
| | | | Ciab_Des | 5,31 | 1,10 | 4,2 | 6,5 |
| | | Som_Cal | 4,6 | 1,28 | 3,5 | 6 | |
| | | Som_Des | 5,32 | 1,04 | 4,4 | 6,5 | |
| 2007 | <i>P. flexuosa</i> | Quebracho de la Legua | bosque | 2,86 | 0,30 | 2,5 | 3,3 |
| | | | Ciab_Cal | 2,02 | 0,18 | 1,7 | 2,2 |
| | | | Ciab_Des | 2,45 | 0,31 | 2 | 2,7 |
| | | | Som_Cal | 2,48 | 0,18 | 2,2 | 2,7 |
| | | | Som_Des | 2,5 | 0,29 | 2,1 | 3 |
| | | | bosque | 4,23 | 1,62 | 2,5 | 5,7 |
| | | Telteca | Ciab_Cal | 3,88 | 0,88 | 3,25 | 4,5 |
| | | | Ciab_Des | 5,33 | 0,72 | 4,25 | 6,2 |
| | | | Som_Cal | 5,67 | 1,10 | 3,5 | 6,5 |
| | | | Som_Des | 6,1 | 0,14 | 6 | 6,2 |