

ECOLOGÍA DE LA SENESCENCIA FOLIAR EN PLANTAS DE ECOSISTEMAS ÁRIDOS

Lic. María Victoria Campanella

Directora: Dra. Mónica Beatriz Bertiller



Tesis de Doctorado
Universidad Nacional del Comahue
Centro Regional Universitario Bariloche
- 2009 -

Un día, estaba yo ocupado en esta operación cuando comenzó a llover, primero unas gotas gruesas y espaciadas, luego con fuerza e insistencia. Creí conveniente retirarme y así protegerme en el establo de la burra, pero la voz de mi abuelo me detuvo a mitad del camino: "Trabajo que se empieza, se termina, la lluvia moja, pero no parte los huesos". Era cierto. Volví a empujar la horqueta y, sin prisas, sin precipitaciones, como un buen trabajador, terminé la tarea. Estaba chorreando, pero feliz.

José Saramago, Las pequeñas memorias.

A Alejandro

Agradecimientos

A mi directora Mónica Bertiller, al FONCyT y CONICET por darme la oportunidad de doctorarme.

A Mónica Bertiller por sus incalculables aportes.

Al proyecto BID 1728/OC-AR PICT-02 Nro. 08-11131 por el financiamiento y al CENPAT por darme lugar de trabajo.

A Fermín Sarasa por permitirme el acceso a su estancia.

A Analía Carrera y Claudia Sain por enseñarme las técnicas de laboratorio y ayudarme en cuanto lo necesité.

A mis compañeros de oficina Gustavo Pazos, Victoria Rodríguez y Dariana Vargas por su compañía y por despejarme dudas varias.

A Alicia Toyos, Lina Videla, Estela Cortes, Marcela Nabte, Any Beeskow, Fortuna y Ramón González, Laura Moreno, Cecilia Larreguy, Paulita Riccardi, Gaby Massaferrero y a mis hermanos por estar presentes de una u otra forma en el transcurso de estos años.

A la flia de Alejandro por brindarme contención cuando fui a realizar los cursos de postgrado a Bs. As.

A mis padres que me enseñaron que en el trabajo además de pasión se necesita una buena dosis de esfuerzo y perseverancia.

A Alejandro que me acompañó a lo largo de estos años brindándome compañía, estímulo, aliento y más. Gracias por soportar mis numerosas crisis y ser mi mano de obra calificada en los muestreos de las hojas senescentes en pie.

A mis jurados de tesis, Ana María Cingolani, María Elena Fernández y Roberto A. Distel, porque sus comentarios mejoraron este manuscrito.

Resumen

La senescencia foliar es un proceso importante en la dinámica del mantillo superficial del suelo y la circulación de los nutrientes en los ecosistemas. Distintas especies vegetales construyen diferentes tipos de hojas dependiendo de sus estrategias de asignación de carbono y conservación de nitrógeno. Es probable que estas estrategias se traduzcan en diferencias en la cantidad y calidad del mantillo foliar aportado al suelo. Por ello, el objetivo de esta tesis es analizar los patrones de senescencia foliar y producción de mantillo de especies de pastos perennes, arbustos caducifolios y arbustos siempre-verdes del Monte patagónico y sus interrelaciones con los patrones de asignación de C y conservación de N. La hipótesis general de trabajo postuló que la temporalidad, cantidad y calidad del mantillo foliar que producen las especies que coexisten en un ambiente árido se asocia a los patrones de asignación de C y conservación de N. Se seleccionaron doce especies dominantes de las tres formas de vida de plantas (pastos perennes, arbustos siempre-verdes y arbustos caducifolios) y se analizaron los atributos relevantes en las estrategias de asignación de C y de conservación de N, y en la senescencia. Posteriormente, se evaluaron las interrelaciones entre los atributos. Las estrategias de asignación de C de las especies se caracterizaron a través de la masa por unidad de área foliar (MFA), la longevidad y la concentración de metabolitos secundarios (lignina y fenoles solubles) en las hojas verdes; mientras que las estrategias de conservación de N se caracterizaron a través de la reabsorción de N. Para evaluar la senescencia se analizó la variación temporal del proceso de senescencia y de la biomasa de hojas caídas y la calidad del mantillo foliar producido. No se encontró relación entre la eficiencia de reabsorción de N y los

compuestos secundarios pero sí entre la eficiencia de reabsorción de N y la concentración de N en las hojas verdes. Se observó que los patrones de caída del mantillo se relacionaron con las características de las hojas verdes. Las especies con hojas poco longevas y bajos valores de MFA y compuestos secundarios presentaron un pulso masivo de caída de mantillo foliar asociado con la estación seca. En cambio, la caída del mantillo foliar de las especies con hojas longevas y altos valores de MFA y compuestos secundarios ocurrió más gradualmente. Asimismo, la producción anual de mantillo estuvo asociada positivamente con el índice de área foliar y la cobertura interna del canopeo. Los resultados de esta tesis revelan que existe una amplia variación entre las especies en la calidad y cantidad de mantillo que producen y que esta variación se relaciona con las estrategias de asignación de C y conservación de N. Sin embargo, no se identificaron patrones de estos atributos propios de cada forma de vida. Por el contrario, especies de distintas formas de vida mostraron solapamiento de estas características entre ellas. En conclusión, la diversidad de estrategias de las especies de plantas características del Monte patagónico se vieron reflejadas en los patrones de caída de mantillo y en los atributos de las hojas senescentes, por lo cual podrían ejercer un control especie-específico sobre las pérdidas, la liberación y el ciclado del N ya sea a través del aporte de una reducida masa de mantillo foliar con concentraciones elevadas de N fácilmente descomponible por los microorganismos del suelo o de una masa grande de mantillo recalcitrante a la descomposición con altas concentraciones de compuestos secundarios (lignina o fenoles solubles).

Abstract

Leaf litterfall is a major pathway for nutrient return to the soil. Species may differ in leaf-litter chemistry and in the quantity and timing of leaf litterfall depending on their intrinsic characteristics, particularly, those related to carbon allocation and nitrogen conservation strategies. The goal of this thesis was to analyze leaf litterfall patterns of dominant perennial grasses and shrubs (evergreen and deciduous) in the Patagonian Monte and their relationships with C allocation and N conservation strategies. The general hypothesis stated that the timing, quality and quantity of leaf litter produced by coexisting species in arid ecosystems are associated with the patterns of C allocation and N conservation. Twelve representative species of the three dominant life forms (evergreen shrubs, deciduous shrubs and perennial grasses) were selected and the attributes relevant in relation to the strategies of C allocation, N conservation, and senescence were evaluated. Further, the relationships among attributes were analyzed. C allocation strategies were characterized measuring mass per unit of leaf area, leaf longevity and concentration of secondary compounds (lignin and soluble phenols) in green leaves. N resorption efficiency was assessed to describe N conservation strategies. Senescence was evaluated by the temporal variation of leaf senescence and the mass and quality of leaf litterfall produced. N resorption efficiency was not related to the concentration of secondary metabolites but it was associated with N concentration in green leaves. The patterns of leaf litterfall were related to the attributes of green leaves. Species with short-lived leaves (low values of LMA and secondary compounds) produced a pulse of massive leaf litterfall on the dry season. In contrast, in species with long-lived leaves leaf litterfall occurred gradually during the year. Moreover, the annual

leaf-litterfall was positively related to plant traits such as leaf area index and internal plant cover. Results showed high variation in the quantity and quality of leaf litterfall among species and this variation were related to C allocation and N conservation strategies, irrespective of life forms. In conclusion, the diversity of species plant strategies in the Patagonian Monte was reflected in the patterns of leaf litterfall and in the attributes of senescent leaves. Accordingly, this could indicate a species-specific control on the losses, release and cycling of N through the contribution of low leaf litterfall mass with high N concentration and high decomposability or high recalcitrant leaf litterfall mass with high concentration of secondary compounds (lignin or soluble phenols).

Índice general

Agradecimientos.....	iv
Resumen.....	v
Abstract.....	vii
Índice general.....	ix
Índice de figuras.....	xi
Índice de tablas.....	xv
Capítulo 1: Introducción general	
1.1. Introducción.....	2
1.1.1. Objetivo general.....	6
1.1.2. Objetivos específicos.....	6
1.1.3. Hipótesis general.....	7
1.1.4. Hipótesis específicas (H).....	7
1.2. Descripción del área de estudio.....	8
1.3. Descripción de las especies de estudio.....	11
Capítulo 2: Variables climáticas y fenología	
2.1. Introducción.....	23
2.2. Materiales y métodos.....	24
2.2.1. Registro climático.....	24
2.2.2. Patrones fenológicos.....	25
2.2.3. Relaciones entre las variables climáticas y algunas fases fenológicas.....	25
2.3. Resultados.....	26
2.3.1. Registro climático.....	26
2.3.2. Patrones fenológicos.....	27
2.3.2.1. Arbustos siempre-verdes.....	27
2.3.2.2. Arbustos caducifolios.....	30
2.3.2.3. Pastos perennes.....	31
2.3.3. Relaciones entre las variables climáticas y algunas fases fenológicas.....	33
2.4. Discusión.....	35
Capítulo 3: Atributos foliares	
3.1. Introducción.....	41
3.2. Materiales y métodos.....	45
3.2.1. Hojas verdes.....	45
3.2.2. Hojas senescentes.....	46
3.2.3. Análisis químicos en hojas verdes y senescentes.....	47
3.2.4. Análisis estadísticos.....	47
3.3. Resultados.....	49
3.3.1. Covariación entre los atributos de las hojas.....	49
3.3.2. Atributos de las hojas verdes de las especies y formas de vida...55	
3.3.3. Atributos de las hojas senescentes de las especies y formas de vida.....	64

3.3.4. Eficiencia de reabsorción de N de las especies y formas de vida.....	70
3.4. Discusión.....	73

Capítulo 4: Senescencia foliar

4.1. Introducción.....	80
4.2. Materiales y métodos.....	82
4.2.1. Características estructurales de las especies estudiadas.....	82
4.2.2. Recolección del mantillo producido.....	83
4.2.3. Cálculo de la gradualidad en la caída del mantillo.....	85
4.2.4. Análisis estadísticos.....	86
4.3. Resultados.....	87
4.3.1. Características estructurales de las especies estudiadas.....	87
4.3.2. Variación intra-anual en la producción de mantillo foliar.....	88
4.3.3. Variación de la producción media anual de mantillo foliar entre especies.....	96
4.3.4. Variación inter-anual en la producción de mantillo foliar.....	97
4.3.5. Masa de hojas senescentes en pie.....	99
4.3.6. Gradualidad en la caída del mantillo.....	101
4.3.7. Interrelaciones entre los atributos foliares y la senescencia.....	103
4.3.7.1. Gradualidad en la caída del mantillo vs. longevidad foliar.....	103
4.3.7.2. Producción anual de mantillo foliar vs. longevidad foliar.....	103
4.3.7.3. Relación entre la producción anual de mantillo y las características estructurales de las especies estudiadas.....	104
4.3.7.4. Producción anual de mantillo foliar vs. concentración de N en las hojas senescentes.....	105
4.3.7.5. Relaciones entre el conjunto de atributos foliares y del mantillo.....	106
4.4. Discusión.....	108

Capítulo 5: Discusión general

5.1. Discusión final.....	114
5.2. Conclusiones.....	117
5.3. Bibliografía general	118

Índice de figuras

Figura 1.1. Ubicación del área de estudio en el extremo austral de la Provincia Fitogeográfica del Monte.....	10
Figura 1.2. Vista del matorral abierto de <i>Larrea divaricata</i> y <i>Stipa spp.</i> en la Estancia San Luis.....	11
Figura 1.3. Vista de una rama de <i>C. avellanadae</i>	12
Figura 1.4. Vista de una rama de <i>C. erinacea</i> subsp. <i>hystrix</i>	13
Figura 1.5. Vista de una rama en flor de <i>L. nitida</i>	14
Figura 1.6. Vista de una rama con frutos de <i>L. divaricata</i>	14
Figura 1.7. Vista de una rama en flor de una planta masculina de <i>A. lampa</i>	15
Figura 1.8. Vista general de una planta de <i>P. alpataco</i>	16
Figura 1.9. Vista de una rama de <i>P. globosum</i>	17
Figura 1.10. Vista general de una planta con frutos verdes de <i>L. chilense</i>	18
Figura 1.11. Vista de una rama en flor de una planta de <i>B. spinosa</i>	18
Figura 1.12. Vista general de una planta de <i>N. tenuis</i>	19
Figura 1.13. Vista general de una planta de <i>J. speciosa</i>	20
Figura 1.14. Vista general de una planta de <i>P. ligularis</i>	21
Figura 2.1. Temperaturas máxima, media y mínima mensuales y precipitación mensual correspondientes al período de estudio.....	27
Figura 2.2. Evolución fenológica de las especies de arbustos siempre-verdes durante los tres años de muestreo en los dos sitios de estudio.....	29
Figura 2.3. Evolución fenológica de las especies de arbustos caducifolios durante los tres años de muestreo en los dos sitios de estudio.....	31
Figura 2.4. Evolución fenológica de las especies de pastos perennes durante los tres años de muestreo en los dos sitios de estudio.....	32
Figura 2.5. Ordenamiento de los valores de las variables climáticas y del crecimiento vegetativo de las especies estudiadas en función de los dos primeros componentes del ACP.....	34

Figura 2.6. Ordenamiento de los valores de las variables climáticas y de la senescencia foliar de las especies estudiadas en función de los dos primeros componentes del ACP.....	35
Figura 3.1. Relaciones de la longevidad foliar con la MFA, la concentración de lignina y la concentración de fenoles solubles en las hojas verdes.....	50
Figura 3.2. Relaciones de la eficiencia de reabsorción de N con la MFA, las concentraciones de lignina y fenoles solubles en las hojas verdes y la longevidad foliar.....	52
Figura 3.3. Relaciones de la eficiencia de reabsorción de N con las concentraciones de N, lignina y fenoles solubles en las hojas senescentes.....	53
Figura 3.4. Relación de la concentración de N en las hojas verdes con la concentración de N en las hojas senescentes y la eficiencia de reabsorción de N...54	54
Figura 3.5. Concentración de N en las hojas verdes de las formas de vida de plantas en los dos años de estudio.....	55
Figura 3.6. Concentración de N en las hojas verdes de las especies de cada forma de vida en los dos años de estudio.....	57
Figura 3.7. Concentración de fenoles solubles en las hojas verdes de las formas de vida de plantas en los dos años de estudio.....	58
Figura 3.8. Concentración de fenoles solubles en las hojas verdes de las especies de cada forma de vida.....	59
Figura 3.9. Concentración de lignina en las hojas verdes de las formas de vida de plantas.....	60
Figura 3.10. Concentración de lignina en las hojas verdes de las especies de cada forma de vida.....	61
Figura 3.11. Masa por unidad de área foliar (MFA) de las hojas verdes de las formas de vida de plantas.....	62
Figura 3.12. Masa por unidad de área foliar (MFA) de las hojas verdes de las especies de cada forma de vida de plantas.....	63
Figura 3.13. Concentración de N en las hojas senescentes de las formas de vida de plantas.....	65
Figura 3.14. Concentración de N en las hojas senescentes de las especies de cada forma de vida de plantas.....	66
Figura 3.15. Concentración de fenoles solubles en las hojas senescentes de las formas de vida de plantas.....	67

Figura 3.16. Concentración de fenoles solubles en las hojas senescentes de las especies de cada forma de vida de plantas.....	68
Figura 3.17. Concentración de lignina en las hojas senescentes de las formas de vida de plantas en los dos años de estudio.....	69
Figura 3.18. Concentración de lignina en las hojas senescentes de las especies de cada forma de vida.....	70
Figura 3.19. Eficiencia de reabsorción de N de las formas de vida de plantas en los dos años de estudio.....	71
Figura 3.20. Eficiencia de reabsorción de N de las especies de cada forma de vida en los dos años de estudio.....	72
Figura 4.1. Producción mensual de mantillo foliar de los arbustos siempre-verdes <i>Chuquiraga avellanedae</i> y <i>C. erinacea</i> subsp. <i>hystrix</i>	90
Figura 4.2. Producción mensual de mantillo foliar de los arbustos siempre-verdes <i>Larrea nitida</i> y <i>Larrea divaricata</i>	91
Figura 4.3. Producción mensual de mantillo foliar del arbusto siempre-verde <i>Atriplex lampa</i>	92
Figura 4.4. Producción mensual de mantillo foliar de los arbustos caducifolios <i>Prosopis alpataco</i> y <i>Prosopidastrum globosum</i>	93
Figura 4.5. Producción mensual de mantillo foliar de los arbustos caducifolios <i>Lycium chilense</i> y <i>Bougainvillea spinosa</i>	94
Figura 4.6. Producción mensual de mantillo foliar de los pastos perennes <i>Nassella tenuis</i> y <i>Jarava speciosa</i>	95
Figura 4.7. Producción mensual de mantillo foliar del pasto perenne <i>Poa ligularis</i>	96
Figura 4.8. Masa de hojas senescentes en pie de las especies de arbustos siempre-verdes en las cuatro estaciones del año: verano (febrero), otoño (mayo), invierno (agosto) y primavera (noviembre).....	99
Figura 4.9. Masa de hojas senescentes en pie de las especies de arbustos caducifolios en las cuatro estaciones del año: verano (febrero), otoño (mayo), invierno (agosto) y primavera (noviembre).....	100
Figura 4.10. Masa de hojas senescentes en pie de las especies de pastos perennes en las cuatro estaciones del año: verano (febrero), otoño (mayo), invierno (agosto) y primavera (noviembre).....	101

Figura 4.11. Mantillo acumulado durante un ciclo anual y P3 de las especies de las distintas formas de vida.....	102
Figura 4.12. Relación entre la longevidad foliar y la gradualidad en la caída del mantillo (P3).....	103
Figura 4.13. Relación entre la producción anual de mantillo foliar y la longevidad foliar.....	104
Figura 4.14. Relación entre la producción anual de mantillo foliar y la cobertura interna del canopy y el índice de área foliar.....	105
Figura 4.15. Relación entre la producción anual de mantillo foliar y el N en las hojas senescentes con inclusión y exclusión de <i>P. alpataco</i>	106
Figura 4.16. Ordenamiento de los atributos foliares y las especies (coeficientes de carga) con respecto a los dos primeros ejes del ACP.....	107

Índice de tablas

Tabla 3.1. Longevidad foliar y máxima longevidad foliar de las especies de cada forma de vida.....	64
Tabla 4.1. Altura de las plantas, área y cobertura interna del canopeo e índice de área foliar de las especies de cada forma de vida.....	89
Tabla 4.2. Producción anual de mantillo en los tres años para las especies de las distintas formas de vida.....	98

Capítulo 1

Marco teórico, objetivos e hipótesis de la tesis.
Descripción del área de estudio y
las especies focales

1.1. Introducción

Las plantas son un componente importante de los ecosistemas. Éstas, además de ser los productores primarios, ejercen un fuerte control sobre los ciclos de los nutrientes, en especial el del nitrógeno (N). El N es uno de los elementos más importantes para el crecimiento y desarrollo de las plantas. Prácticamente todo el N del suelo se encuentra en forma orgánica y la liberación de iones inorgánicos depende de la actividad de los descomponedores (Swift et al. 1979, Coleman et al. 1983). Las plantas terrestres absorben el N mayoritariamente en forma inorgánica (iones nitrato y amonio) del suelo a través de sus raíces (Lambers et al. 2000). Antes de la abscisión foliar, las plantas reabsorben aproximadamente el 50% del N de sus hojas durante el proceso denominado senescencia (Chapin III 1980, Aerts 1996). La reutilización y removilización del N es una estrategia que minimiza las pérdidas de este nutriente a través del mantillo, ya que los nutrientes removilizados están fácilmente disponibles para otros usos (como son la formación de semillas, hojas u órganos de reserva), haciendo a las especies menos dependientes de los nutrientes del suelo. Esto último le confiere a la planta una ventaja competitiva y mejora su éxito reproductivo en ambientes pobres en recursos (May & Killingbeck 1992).

La cantidad y calidad del mantillo foliar que se incorpora al suelo juega un papel relevante en los procesos de descomposición y mineralización de la materia orgánica y en la circulación de los nutrientes en los ecosistemas (Lambers et al. 2000, Aerts & Chapin III 2000). La cantidad y calidad de mantillo foliar que vuelve al suelo depende de los diferentes tipos de hojas que construyen las plantas en función de sus estrategias de asignación de carbono (C) y conservación de nutrientes. Por ello es importante el estudio de las interrelaciones entre las estrategias de

asignación de C y de conservación de nutrientes en las hojas y los patrones de senescencia y producción de mantillo foliar que caracterizan a las distintas formas de vida de las plantas en distintos ecosistemas. Es de esperar que una alta diversidad funcional, relacionada con un uso eficiente de los recursos entre las especies que coexisten en un ambiente (Chesson et al. 2004), conlleve a una alta diversidad en los patrones de producción y calidad del mantillo.

Las estrategias de las plantas pueden definirse como un conjunto de atributos seleccionados bajo ciertas presiones ambientales que determinan su capacidad para utilizar los recursos del ambiente (Grime 1974, Schulze 1982, Golluscio 2005). En los sistemas áridos las especies presentan distintas estrategias que les permiten tolerar o evitar la sequía y conservar el N u otros nutrientes. Dichas estrategias incluyen el reposo vegetativo durante los períodos críticos para el crecimiento, el acceso a reservas externas estables de agua a través de sistemas radicales profundos, la formación de hojas longevas densas con cutículas gruesas, una alta eficiencia de reabsorción de N, y un bajo requerimiento de este nutriente (Bertiller et al. 1991, Golluscio & Sala 1993, Carrera et al. 2000, Golluscio et al. 2005).

La construcción de distintos tipos de hojas, con diferente longevidad y con variados mecanismos de conservación de nutrientes y de tiempos de residencia de éstos en ellas, representa un compromiso de costos y beneficios dependiendo de la disponibilidad de recursos, las condiciones climáticas, y los disturbios a los que están sometidas las plantas (Noodén 2004, Kikuzawa & Ackerly 1999). En un extremo están aquellas especies de rápido crecimiento que construyen hojas poco longevas con alta tasa fotosintética, área foliar específica y concentración de N (Aerts & Chapin III 2000, Westoby et al. 2002). En el otro extremo están las especies

de lento crecimiento que invierten menos en el aparato fotosintético y más en defensas (taninos y fenoles) y en tejidos de soporte (Chabot & Hicks 1982, Coley 1988). Estas estructuras de defensa y soporte están asociadas a altos costos de producción los que generalmente son compensados con una mayor longevidad y menor tasa de recambio foliar (Westoby et al. 2002, Wright et al. 2002, Kikuzawa 2004).

La presencia de compuestos fenólicos en hojas densas y longevas puede conducir a la precipitación de las proteínas antes de su hidrólisis reduciendo así la reabsorción de nutrientes (Aerts & Chapin III 2000). Los compuestos fenólicos no sólo pueden afectar la reabsorción foliar sino que también tienen efectos negativos sobre las tasas de descomposición del mantillo (Carrera et al. 2005, Vargas et al. 2006). Estos efectos se deben a la capacidad de los metabolitos secundarios para precipitar proteínas y/o acoplarse y desactivar enzimas microbianas, a sus efectos tóxicos sobre los microorganismos o bien a la incapacidad de estos últimos de romper las cadenas carbonadas complejas (Harborne 1998, Aerts & Chapin III 2000, Hättenschwiler & Vitousek 2000, Lambers et al. 2000). Por ello, las estructuras mecánicas y químicas de las hojas que actúan como defensas anti-hebívoro o contra el estrés hídrico o de nutrientes también protegen al mantillo foliar del ataque de los organismos del suelo desacelerando su descomposición y el ciclado de los nutrientes (Takeda et al. 1987, Cornelissen & Thompson 1997).

En los ecosistemas de la Patagonia, los arbustos y pastos perennes son las formas de vida dominantes y presentan rasgos estructurales y funcionales bien diferenciados (Sala et al. 1989, Bertiller et al. 1991). Por un lado, los pastos y los arbustos que componen la vegetación del Monte presentan estrategias diferentes en

relación con el uso del agua (Fischer & Turner 1978). Los arbustos tienen raíces superficiales y profundas (de más de 3 m de profundidad), desarrollan su actividad fenológica en relación con el aumento estacional de las temperaturas, independientemente de si se trata de un año húmedo o seco. Por su parte, los pastos tienen raíces más superficiales (hasta 1,5 m de profundidad) y desarrollan su actividad fenológica durante el período húmedo (Bertiller et al. 1991, Rodríguez et al. 2007). Igualmente, ambas formas biológicas presentan diferentes estrategias de conservación de N. En los pastos perennes, los mecanismos de conservación de N se relacionan con altas eficiencias de reabsorción de este nutriente, mientras que en los arbustos siempre-verdes esos mecanismos se asocian con un menor requerimiento de este nutriente que se manifiesta en una menor concentración de N en las hojas verdes y en menores tasas de reabsorción de N (Carrera et al. 2000, 2003). Sin embargo, estos autores hallaron que, a pesar de la menor concentración de N en las hojas verdes de los arbustos siempre-verdes, el mantillo foliar producido por esta forma de vida fue más rico en N que el de los pastos perennes. Esos resultados sugieren que los compuestos secundarios en las hojas longevas de los arbustos siempre-verdes interferirían en la reabsorción de N. Asimismo, Aerts & Chapin III (2000) enfatizaron la necesidad de profundizar los estudios acerca de los controles que actúan sobre la reabsorción de N durante la senescencia de las hojas y, en particular, en lo relativo al efecto de los compuestos secundarios sobre la eficiencia de reabsorción de N.

En relación con las necesidades arriba mencionadas, en esta tesis se analizará la covariación de los atributos foliares y su asociación con la eficiencia de reabsorción de N incluyendo un número mayor de especies con un rango de

variación de los atributos foliares mayor que los estudiados por Carrera et al. (2000, 2003), y se analizarán las interrelaciones entre estos atributos y los patrones de senescencia foliar y producción de mantillo. Este aspecto es novedoso ya que, en general, se sabe muy poco sobre la producción de mantillo foliar de los pastos perennes, arbustos y otras formas de vida en el Monte y en otros ecosistemas áridos del mundo, a pesar de su importancia en el control de los procesos de descomposición y mineralización de la materia orgánica (Vitousek 1984, Wardle et al. 2004).

1.1.1. Objetivo general

Analizar las estrategias de asignación de C y conservación de N de especies de pastos perennes, arbustos caducifolios y arbustos siempre-verdes del Monte patagónico y sus interrelaciones con los patrones de senescencia foliar y producción de mantillo.

1.1.2. Objetivos específicos

- 1- Analizar los atributos relevantes en la estrategia de asignación de C (densidad foliar, longevidad foliar, y concentración de metabolitos secundarios (fenoles solubles y lignina) en hojas verdes).
- 2- Analizar los atributos relevantes en la estrategia de conservación de N (eficiencia de reabsorción de N).
- 3- Analizar los atributos relevantes en la senescencia (variación temporal del proceso de senescencia y de la biomasa de hojas caídas y la calidad del mantillo foliar).

4- Analizar las interrelaciones entre las variables arriba mencionadas.

1.1.3. Hipótesis general

La temporalidad, cantidad y calidad del mantillo foliar que producen las especies que coexisten en un ambiente árido se asocia a los patrones de asignación de C y conservación de N.

1.1.4. Hipótesis específicas (H)

H1: La longevidad de las hojas se correlaciona positivamente con la MFA y la concentración de metabolitos secundarios.

H2: La eficiencia de reabsorción de N se correlaciona negativamente con la longevidad, MFA y concentración de metabolitos secundarios de las hojas verdes.

H3: La concentración de metabolitos secundarios y de N en las hojas senescentes se correlaciona negativamente con la eficiencia de reabsorción de N.

H4: Los arbustos siempre-verdes presentan mayor longevidad foliar, MFA y concentración de compuestos secundarios en las hojas verdes y menor eficiencia de reabsorción de N durante la senescencia foliar que los pastos y arbustos caducifolios.

H5: La senescencia de las hojas poco longevas se manifiesta en un evento masivo anual durante la estación seca, mientras que la de las hojas longevas ocurre en eventos de pequeña magnitud repartidos a lo largo del ciclo anual.

H6: Los pastos perennes y los arbustos caducifolios muestran un evento masivo de senescencia foliar mientras que los arbustos siempre-verdes muestran eventos de senescencia de pequeña magnitud repartidos a lo largo del ciclo anual. La producción anual de mantillo foliar es mayor en los pastos perennes y en los arbustos caducifolios que en los arbustos siempre-verdes.

1.2. Descripción del área de estudio

El área de estudio (Monte patagónico) se ubica en el extremo NE de la provincia del Chubut que corresponde a la porción austral de la Provincia Fitogeográfica del Monte, la cual ocupa 42.000 km² (Soriano 1950) (Figura 1.1). La cobertura vegetal aérea del Monte patagónico oscila entre 20-40% y muestra una clara estructura de parches isodiamétricos formados por arbustos altos, subarbustos y pastos perennes, que alternan con áreas de tamaño variable que carecen de cobertura vegetal o bien están colonizadas por matas aisladas de pastos perennes o subarbustos (Bisigato & Bertiller 1997, Bertiller & Bisigato 1998) (Figura 1.2). La vegetación predominante se definió como la estepa de *Larrea divaricata* y *Stipa* spp. (Soriano 1948, Beeskow et al. 1987) y se encuentra constituida por un estrato alto (1-3 m) dominado por *Larrea divaricata*, *Condalia microphylla* Cav., *Schinus johnstonii* Barl., *Chuquiraga erinacea* D. Don subsp. *hystrix* (Don) C. Ezcurra, *Lycium chilense* Miers ex Bert. y *Bougainvillea spinosa* (Cav) Heim.; un estrato arbustivo intermedio (0,5-1,2 m) representado por *Atriplex lampa* Gill. Ex Moq. y *Chuquiraga avellanadae* L.; y un estrato bajo (0,1-0,5 m) dominado por subarbustos como *Junellia seriphioides* (Gillies & Hook.) Mold., *Nassauvia fuegiana* (Speg.) Cabr. y *Acantholippia seriphioides* (A. Gray) Mold.; y por pastos perennes como *Nassella tenuis* (Phil.)

Barkworth, *Jarava speciosa* (Trin. & Rupr.) Peñailillo y *Poa ligularis* Nees ap. Steud. Esta estructura de parches de vegetación presenta una alta heterogeneidad horizontal y vertical constituyendo uno de los caracteres distintivos más relevantes de los ecosistemas del Monte patagónico (Bertiller et al. 2004).

En el área de estudio la temperatura media anual es de 13,4° C y la precipitación media anual es de 237,67 mm (período 1994-2007). En estos ambientes, la dinámica del agua presenta un patrón temporal y espacial caracterizado por la alternancia de períodos húmedos (invierno-primavera) y secos (verano) y por la diferenciación entre las distintas profundidades. El pico de humedad en el suelo de las capas superficiales (0-30cm) ocurre en invierno, mientras que en las capas profundas (>30 cm) ocurre en primavera (Coronato & Bertiller 1997). Asimismo, los fuertes vientos predominantes del oeste son un rasgo característicos del clima de la región (Coronato 1995). De acuerdo a la clasificación norteamericana (Soil Survey Staff 1998), los suelos corresponden a un complejo de Petrocálcidos y Haplocálcidos típicos (del Valle 1998).

Dentro del área de estudio (42° - 44° S y 64° - 68° O), se seleccionaron dos sitios de aproximadamente 2 ha localizados en la estancia "San Luis" ubicada al noroeste de la ciudad de Puerto Madryn (Figura 1.1). Los dos sitios se encuentran en áreas planas y distan entre sí aproximadamente 5 km, compartiendo las características del clima, suelo y vegetación arriba mencionadas. Ambos sitios se ubicaron dentro de cuadros de pastoreo (carga histórica de 0,11-0,14 ovinos ha⁻¹) en áreas alejadas de las aguadas donde estudios anteriores indicaron que la presión de pastoreo es baja (Bisigato & Bertiller 1997). Esta selección de los sitios permitió minimizar el posible efecto de la herbivoría sobre las especies preferidas por los

herbívoros. Adicionalmente, las matas de pastos bajo estudio fueron protegidas por jaulas (Capítulo 4). En algunos casos, a pesar de estas precauciones algunas ramas de arbustos seleccionadas para la medición de la longevidad foliar aparecieron quebradas o despuntadas pero no se pudo identificar si la causa del daño fue el ramoneo por los herbívoros o los fuertes vientos que caracterizan a la región. En esos casos, los datos correspondientes a esas ramas fueron eliminados del análisis.

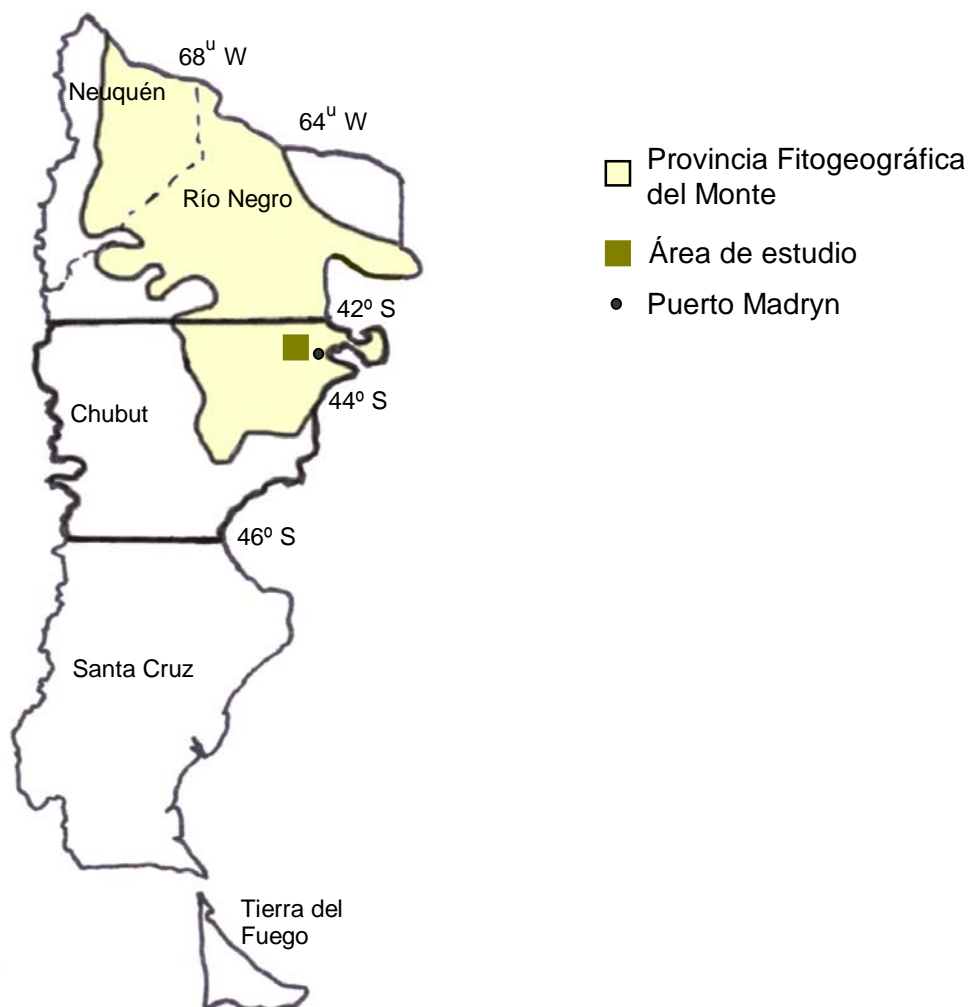


Figura 1.1. Ubicación del área de estudio en el extremo austral de la Provincia Fitogeográfica del Monte.



Figura 1.2. Vista del matorral abierto de *Larrea divaricata* y *Stipa spp.* (Soriano 1948, Beeskow et al. 1987) en la Estancia San Luis.

1.3. Descripción de las especies de estudio

Para este estudio se seleccionaron 12 especies que son dominantes dentro de cada una de las formas de vida de plantas más comunes (pastos perennes y arbustos) y son características de parches de vegetación disturbados y no disturbados de los ecosistemas del Monte patagónico (Bisigato & Bertiller 1997). Estas especies presentan atributos morfo-funcionales diferenciales (hábito de crecimiento, caducidad de las hojas, asociación con simbiontes, etc.) dentro y entre las formas de vida. Las especies son:

1- Arbustos siempre-verdes: *Chuquiraga avellanadae*, *C. erinacea* subsp. *hystrix*, *Larrea nitida*, *L. divaricata* y *Atriplex lampa*.

2- Arbustos caducifolios de verano: *Prosopis alpataco* Phil., *Prosopidastrum globosum* (Gillies ex Hook. & Arn) Burkart., *Lycium chilense* y *Bougainvillea spinosa*.

3- Pastos perennes: *Nasella tenuis*, *Jarava speciosa* y *Poa ligularis*.

A continuación se describen brevemente la distribución y los atributos morfológicos más relevantes de las especies estudiadas según Cabrera 1953, Soriano 1956, Correa (1971, 1978, 1984, 1988, 1999) y Bertiller et al. 1991. La nomenclatura científica corresponde a Barkworth (1990), Zuloaga & Morrone (1999) y Peñailillo (2002).

Arbustos siempre-verdes:

Chuquiraga avellanedae (Asteraceae)

Es un arbusto de 0,5 a 1,5 m de altura característico de la Provincia Fitogeográfica Patagónica pero que es abundante en la porción austral de la Provincia Fitogeográfica del Monte en su contacto con la Provincia Fitogeográfica Patagónica. Tiene raíces profundas de más de 1 m. Posee hojas alternas sésiles de 12-35 x 6-15 mm, bastante densas y coriáceas, enteras, engrosadas en el margen, trinervadas, laxamente sedoso-pubescentes o glabras en ambas caras. Su forma es ovalado-lanceolada o elíptico-lanceolada, aguda con tres espinas, una en el ápice y 2 axilares cortas de 1-6 mm.



Figura 1.3. Vista de una rama de *C. avellanedae*.

Chuquiraga erinacea subsp. *hystrix* (Asteraceae)

Este arbusto, que se denominaba anteriormente *Chuquiraga hystrix* D. Don, alcanza 1 m de altura y se extiende en la Provincia Fitogeográfica del Monte y en el N de la Provincia Fitogeográfica Patagónica. Las raíces alcanzan los 1,5 -1,7 m de profundidad. Las hojas son alternas, con vaina corta y lámina abierta de 17-30 x 1,5-3 mm, rígidas, coriáceas, de forma lineal-subuladas, con márgenes enteros involutos, laxamente seríceo-pubescentes o glabras en el envés y lanuginosas en el haz con una espina en el ápice.



Figura 1.4. Vista de una rama de *C. erinacea* subsp. *hystrix*.

Larrea nitida (Zygophyllaceae)

Es un arbusto de ramas abiertas muy resinoso característico de la porción central y sur de la Provincia Fitogeográfica del Monte. Las hojas son subsésiles de 7-13 x 3,5-5 mm, 5-8 yugadas. Los folíolos son sésiles, asimétricos, de forma oblonga con base ensanchada de 2-4 x 1-2 mm, los bordes son ciliados y tiene pelos adpresos esparcidos en la lámina, más o menos glabrescentes. Posee estípulas de 1-3 mm, carnosas de color rojizo, subtriangulares, agudas y pubescentes.



Figura 1.5. Vista de una rama en flor de *L. nitida*.

Larrea divaricata (Zygophyllaceae)

Es un arbusto de hasta 3 m de alto, de tallos leñosos, cilíndricos y ramas jóvenes pubescentes, característico de la Provincia Fitogeográfica del Monte. Es una especie con desarrollo radical profundo (3 m de profundidad). Las hojas poseen dos folíolos subsésiles con un pequeño mucrón central. Sus folíolos, de 7-15 x 2,5-4,5 mm, están poco soldados y son divergentes, oblongo-agudos y pubescentes.



Figura 1.6. Vista de una rama con frutos de *L. divaricata*.

Atriplex lampa (Chenopodiaceae)

Es un arbusto dioico, característico de las Provincias Fitogeográficas del Monte y Patagónica. Su altura promedio es de aproximadamente 1,5 m, es de color amarillento o ceniciento. Tiene un sistema radical profundo de más de un metro. Sus hojas, de 10-30 mm, son subsésiles o pecioladas, de forma oblonga pinnatipartida, plegada sobre el nervio central y con el eje arqueado y algunas veces son enteras y planas.



Figura 1.7. Vista de una rama en flor de una planta masculina de *A. lampa*.

Arbustos caducifolios:

Prosopis alpataco (Fabaceae)

Es un arbusto característico de la Provincia Fitogeográfica del Monte, tiene entre 0,2 a 3 metros de altura y abarca un espacio de hasta 10 m de diámetro. Las ramas principales son subterráneas, horizontales, de las cuales emergen las ramas aéreas erectas y flexuosas. Las ramas tienen espinas de 0,3 a 6 cm, axilares, geminadas, 1-nodales, a veces solitarias o miembros de un par desigual. Las hojas son 2-yugadas

con pinnas de 3-14 cm, 9-17-yugadas, con folíolos de 0,5 -1,7 cm x 0,9 -1,5 mm sub-coriáceos, lineares y distantes. Es una especie fijadora de N.



Figura 1.8. Vista general de una planta de *P. alpataco*.

Prosopidastrum globosum (Fabaceae)

Es un arbusto de 1 a 2 m de altura endémico de la región occidental argentina, característico la Provincia Fitogeográfica del Monte. Tiene ramas verdes, angulosas, con nervios emergentes y el ápice atrofiado o sub-espinoso. Las estípulas son espinosas y recurvadas de 1-4 mm. Las hojas son bipinnadas, pequeñas, pinnas 2-4, generalmente 3-yugadas. Los folíolos tienen forma elíptica u oblonga de 2,5-5 x 0,8-1,3 mm.



Figura 1.9. Vista de una rama de *P. globosum*.

Lycium chilense (Solanaceae)

Es un arbusto de 0,5-2 m de altura, característico de la porción austral de la Provincia Fitogeográfica del Monte y de la Provincia Fitogeográfica Patagónica. Su sistema radical penetra hasta el metro de profundidad, concentrando la mayor densidad de raíces en el primer medio metro. Posee tallos de color castaño o ceniciento, pubescentes con algunos pelos glandulares. Las hojas son sésiles o cortamente pecioladas membranáceas de 3-35 x 2-8 mm, de forma elíptica y a veces linear-espatuladas y al igual que los tallos poseen pelos glandulares.



Figura 1.10. Vista general de una planta con frutos verdes de *L. chilense*.

Bougainvillea spinosa (Nyctaginaceae)

Es un arbusto espinoso de 1-3 metros de altura, característico de la Provincia Fitogeográfica del Monte. Tiene raíces profundas de más de un metro. Las hojas son angostamente espatuladas o sublineares, glabras o glabrescentes, apenas carnosas de 1-3,5 cm x 2-5 mm.



Figura 1.11. Vista de una rama en flor de una planta de *B. spinosa*.

Pastos perennes:

Nassella tenuis (Poaceae)

Esta especie, denominada anteriormente *Stipa tenuis* Phil., es un pasto grácil no punzante de 15 - 40 cm de altura y sensible al pastoreo. Se distribuye mayormente en las Provincias Fitogeográficas Pampeana y del Monte alcanzando también la Provincia Fitogeográfica Patagónica. Las raíces son superficiales (0,4 - 0,5 m de profundidad). Las cañas, que tienen de 2 a 4 nudos, son glabras o a veces pilosas debajo de los nudos. Las hojas tienen vainas de color amarillo pajizo, las basales a veces algo violadas, glabras o con pelos cortos en el margen. Las lígulas son pilosas con pelos no apretados de 1 mm siendo muy cortas las basales y largas las superiores. En la mata quedan retenidas las hojas muertas de los años anteriores.



Figura 1.12. Vista general de una planta de *N. tenuis*.

Jarava speciosa (Poaceae)

Esta especie, denominada anteriormente *Stipa speciosa* Trin. and Rupr., es un pasto cespitoso rígido de 30-60 cm de altura y de 12-25 cm de diámetro característico de las Provincias Fitogeográficas del Monte y Patagónica. Es una especie que también

se encuentra en América del Norte. Las raíces son profundas (1-1,2 m de profundidad). Las cañas tienen de 2 a 4 nudos, son glabras y a veces puberulentas o pubescentes debajo de los nudos. Las hojas tienen las vainas basales de color ladrillo o rosadas, pilosas en la base y ciliadas en los márgenes. Las lígulas son breves o muy breves truncadas, membráceas y ciliadas en los márgenes. Es una especie poco sensible a la presión de pastoreo, con porciones de la mata muerta en pie.



Figura 1.13. Vista general de una planta de *J. speciosa*.

Poa ligularis (Poaceae)

Es una especie característica de las Provincias Fitogeográficas del Monte, del Espinal y Patagónica. Es un pasto perenne dioico y subbulboso en su base. Tiene un sistema radical que alcanza los 0,9-1 m de profundidad y en el área de estudio es una de las especies preferidas por los herbívoros domésticos. Las cañas tienen de 3 a 4 nudos con las vainas normalmente muy ásperas al tacto. La lígula es lisa de 8-18 mm de color blanquecino. Las hojas tienen la lámina más o menos rígida de 10-20

cm x 1-2 mm con la cara adaxial pubescente y la cara abaxial retorso-escabrosa, muy áspera.



Figura 1.14. Vista general de una planta de *P. ligularis*.

Capítulo 2

Condiciones climáticas del período de estudio y
patrones fenológicos de las
especies

2.1. Introducción

La fenología es “el estudio del tiempo de ocurrencia de los eventos biológicos, las causas de estos períodos considerando las fuerzas bióticas y abióticas, y la interrelación entre las fases de la misma o diferentes especies” (Lieth 1974). Los ciclos vegetativos y reproductivos son el resultado de procesos de selección y adaptación de las especies a su ambiente y el estudio de la ocurrencia de éstos en el tiempo es esencial para incrementar el conocimiento del funcionamiento de las plantas en los ecosistemas naturales (Akpo 1997). Sólo aquellas plantas que alcanzan a reproducirse bajo condiciones limitantes de recursos en el tiempo y espacio pueden desarrollar poblaciones estables y competitivas. La variedad de patrones fenológicos, de formas de crecimiento, de tasas y modos de aprovechamiento de los recursos disponibles, de respuestas frente a las perturbaciones, o de relaciones con los organismos circundantes, origina la diversidad funcional existente en las comunidades vegetales (Chesson et al. 2004). En consecuencia, la fenología es un componente más de las estrategias de las plantas en relación con su persistencia en el medio en que viven (Ackerly 2004, Milla Gutiérrez 2005).

En las zonas áridas, el agua es uno de los factores abióticos más importantes para el crecimiento de las plantas y el inicio de las fases fenológicas (Beatley 1974). Plantas con distinta fenología son el resultado de la habilidad de las raíces para adquirir el agua a distintas profundidades del suelo o en distintos momentos del año y de la habilidad de la parte aérea para tolerar el estrés hídrico (Bertiller et al. 1991, Golluscio et al. 2005). Estudios previos en estos ecosistemas revelan que los pastos y los arbustos que componen la vegetación del Monte presentan estrategias

diferentes en relación con el uso del agua. Los arbustos, que pueden tener tanto raíces superficiales como raíces profundas (de más de 3 m de profundidad), desarrollan su actividad fenológica en general desacoplada de las precipitaciones y en muchos casos en relación con el aumento estacional de las temperaturas. Por su parte, los pastos tienen raíces más superficiales (hasta 1,5 m de profundidad) y desarrollan su actividad fenológica durante el período húmedo (Bertiller et al. 1991, Rodríguez et al. 2007).

El objetivo de este capítulo es describir las condiciones ambientales durante el período en que se desarrollaron los estudios de campo y proveer información comparativa general sobre la temporalidad de los distintos eventos fenológicos (crecimiento vegetativo, crecimiento reproductivo y senescencia) que apunte a obtener evidencia en relación con la Hipótesis general (HG):

HG: La temporalidad, cantidad y calidad del mantillo foliar que producen las especies que coexisten en un ambiente árido se asocia a los patrones de asignación de C y conservación de N.

2.2. Materiales y Métodos

2.2.1. Registro climático

Se contó con una estación climática automática próxima a los dos sitios de estudio mediante la cual se registraron los datos de precipitación mensual. Los datos de temperatura máxima y mínima mensuales se obtuvieron con termómetros de mercurio.

2.2.2. Patrones fenológicos

Se seleccionaron al azar 5 individuos de cada especie (*Chuquiraga avellanadae*, *C. erinacea* subsp. *hystrix*, *Larrea nitida*, *L. divaricata* y *Atriplex lampa* (arbustos siempre-verdes), *Prosopis alpataco*, *Prosopidastrum globosum*, *Lycium chilense* y *Bougainvillea spinosa* (arbustos caducifolios de verano) y *Nasella tenuis*, *Jarava speciosa* y *Poa ligularis* (pastos perennes)) en cada sitio de estudio. Se siguió mensualmente su evolución fenológica durante tres años consecutivos (Septiembre 2004 – Agosto 2007). En cada fecha de muestreo se registraron todos los estadios fenológicos presentes en cada individuo seleccionado.

Los estadios fenológicos observados fueron cinco: 1- crecimiento vegetativo: se refiere a la producción de yemas vegetativas, de hojas nuevas y su expansión; 2- floración: abarca desde la emergencia de los botones florales e inflorescencias hasta la dispersión de polen y la fecundación; 3- fructificación: comprende desde el inicio de la formación de los frutos hasta su maduración y dispersión de semillas; 4- reposo vegetativo con o sin hojas verdes: se refiere a la ausencia de producción de hojas nuevas y su expansión y 5- senescencia foliar: presencia de hojas amarillas/pajizas sin signos de deterioro. Las fases fenológicas fueron modificadas de Bertiller et al. (1991).

2.2.3. Relaciones entre las variables climáticas y algunas fases fenológicas

Para relacionar las variables climáticas (precipitación y temperatura mensuales) con los eventos fenológicos (crecimiento vegetativo y senescencia foliar) se realizó análisis de componentes principales (ACP) por evento fenológico. Se seleccionaron estos dos eventos porque son los más importantes en relación con los objetivos del

proyecto. La matriz incluyó 26 variables (datos fenológicos de las 12 especies en los 2 sitios más 2 variables climáticas: temperatura y precipitación) y 36 repeticiones por variable que correspondieron a las observaciones de cada uno de los 36 meses de muestreo. En el caso de los datos fenológicos se incluyeron los promedios mensuales de los porcentajes de cada fase fenológica de cada especie en cada sitio, y en el caso de los datos climáticos se incluyeron la precipitación y la temperatura media mensuales.

2.3. Resultados

2.3.1. Registro climático

La lluvia anual acumulada y su distribución estacional difirió entre los 3 años de muestreo. A pesar de que las mayores precipitaciones se registraron en los meses de invierno, ocurrieron eventos marcados de lluvia en diciembre de 2005 (verano) y marzo de 2007 (otoño). Los años 2004 y 2005 presentaron relativamente baja precipitación (185,39 y 204,99 mm; respectivamente) mientras que el año 2006 fue un año con lluvia promedio (241,53 mm) tomando en cuenta que la precipitación media anual es de 237,67 mm (serie 1994-2007). En julio de 2006 se registró la mayor precipitación mensual de todo el período. En la mayoría de los meses la precipitación mensual del período estudiado fue menor a la precipitación media mensual histórica (serie 1994-2007), a excepción de julio, agosto y diciembre de 2005, julio y agosto de 2006 y marzo 2007 (Figura 2.1.). La temperatura media de los tres años fue de 13,84 ° C. La temperatura máxima osciló entre 19 ° y 45,5 ° C y la mínima entre -15.5 ° y 3 ° C.

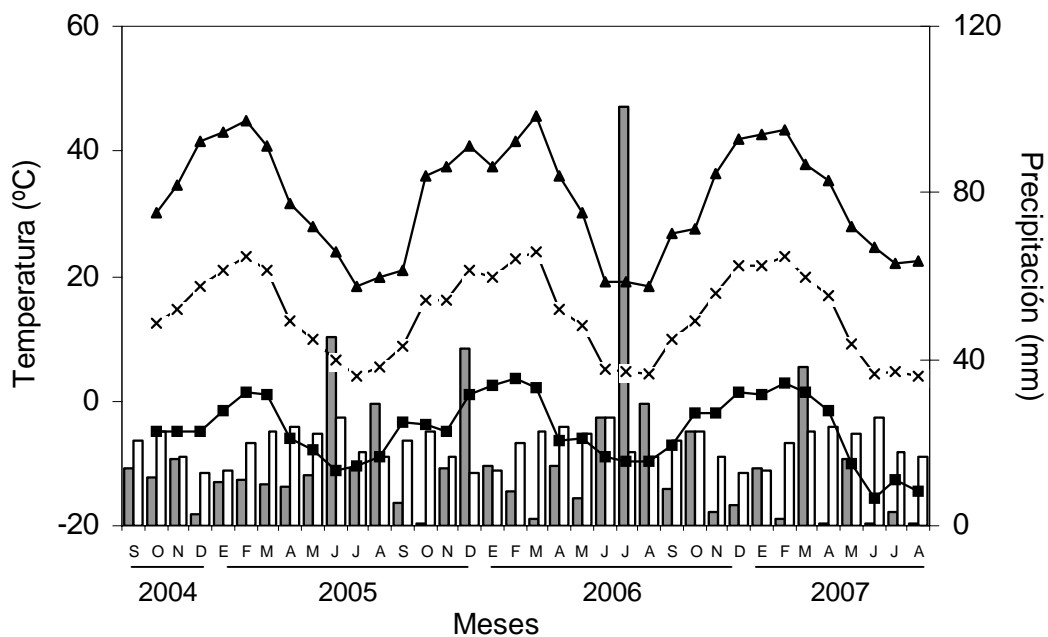


Figura 2.1. Temperaturas máxima (línea negra con triángulos), media (línea gris con cruces) y mínima mensuales (línea negra con cuadrados) y precipitación mensual (barras grises) correspondientes al período de estudio. Las barras blancas corresponden a la precipitación media mensual correspondiente a la serie 1994-2007.

2.3.2. Patrones fenológicos

2.3.2.1. Arbustos siempre-verdes

En general, los patrones fenológicos de los dos sitios de estudio fueron similares entre sí y entre los 3 años (Figura 2.2 a-e). A excepción de *A. lampa* que en el tercer año sólo fructificó en el sitio 1; y en el segundo año se observó un mayor porcentaje de plantas con frutos en ese mismo sitio con respecto al sitio 2 (Figura 2.2 e). De los arbustos siempre-verdes sólo las especies del género *Chuquiraga* presentaron un período de reposo vegetativo, coincidiendo con los meses de menores temperaturas (Figuras 2.2 a y b). Las especies restantes mostraron actividad vegetativa a lo largo de todo el año (Figuras 2.2 c, d y e). El período de crecimiento reproductivo, en

todas las especies, fue en primavera-verano. El período más corto de crecimiento reproductivo lo presentó *A. lampa*, en las restantes especies la reproducción se extendió hasta fines de verano. Las especies del género *Larrea* presentaron el período de fructificación más extenso (Figuras 2.2 c y d). Las plantas de todas las especies tuvieron hojas senescentes recientes en la mayor parte del año.

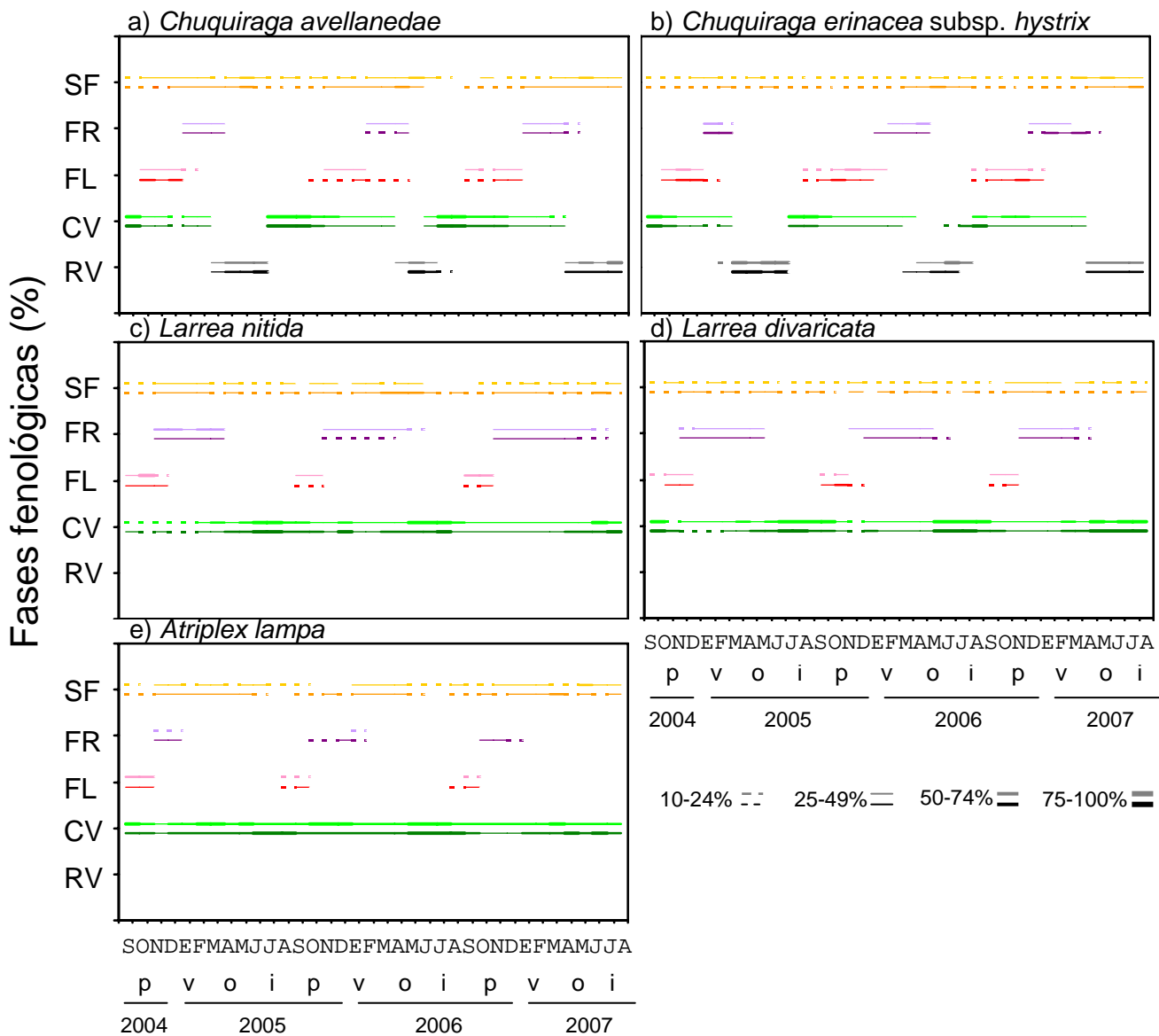


Figura 2.2. Evolución fenológica de las especies de arbustos siempre-verdes durante los tres años de muestreo en los dos sitios de estudio. Las barras de color más oscuro (abajo) corresponden al sitio 1 y las barras de color más claro (arriba) al sitio 2. El grosor de las líneas indica el porcentaje de plantas en cada fenofase. Fases fenológicas: SF = senescencia foliar, FR = fructificación, FL = floración, CV = crecimiento vegetativo, RV = reposo vegetativo. Estaciones: p = primavera, v = verano, o = otoño, i = invierno.

2.3.2.2. Arbustos caducifolios

Las especies de arbustos caducifolios presentaron patrones fenológicos disímiles entre los dos sitios de estudio y entre años (Figura 2.3 a-d). El período de crecimiento vegetativo en *L. chilense* y *B. spinosa* fue anterior al de *P. alpataco* y *P. globosum*. El período de crecimiento reproductivo, en todas las especies, fue en primavera-verano. Dentro de los arbustos caducifolios, *L. chilense* fue la primera especie en florecer y fructificar (Figura 2.3 c). En *P. alpataco* se produjo la senescencia temprana de las hojas al comienzo de la brotación del segundo año. Las plantas volvieron a brotar pero en ese año no se produjeron frutos. El porcentaje de fructificación en el tercer año fue mayor en el sitio 1 que en el sitio 2 (Figura 2.3 a). *Prosopidastrum globosum* no fructificó el primer año en el sitio 1 pero en el segundo año presentó un mayor porcentaje de fructificación en este sitio en relación con el sitio 2 (Figura 2.3 b). *Lycium chilense*, en el segundo y tercer año de estudio, produjo dos cohortes de hojas, extendiendo el período de crecimiento vegetativo. Asimismo, esta especie presentó dos picos de senescencia foliar en esos años. Además, exhibió dos picos de producción de flores y frutos en el segundo año. Esta especie no produjo frutos el primer año en el sitio 2. *Bougainvillea spinosa* tuvo dos picos de producción de hojas en el tercer año donde también se observaron dos picos de senescencia. Al fin del tercer período de estudio sólo algunas plantas de esta especie habían entrado en reposo vegetativo. Esta especie no presentó crecimiento reproductivo durante el primer año (Figura 2.3 d). Los picos de senescencia foliar se produjeron en verano en *L. chilense*, *B. spinosa* y *P. globosum* y en otoño en *P. alpataco*.

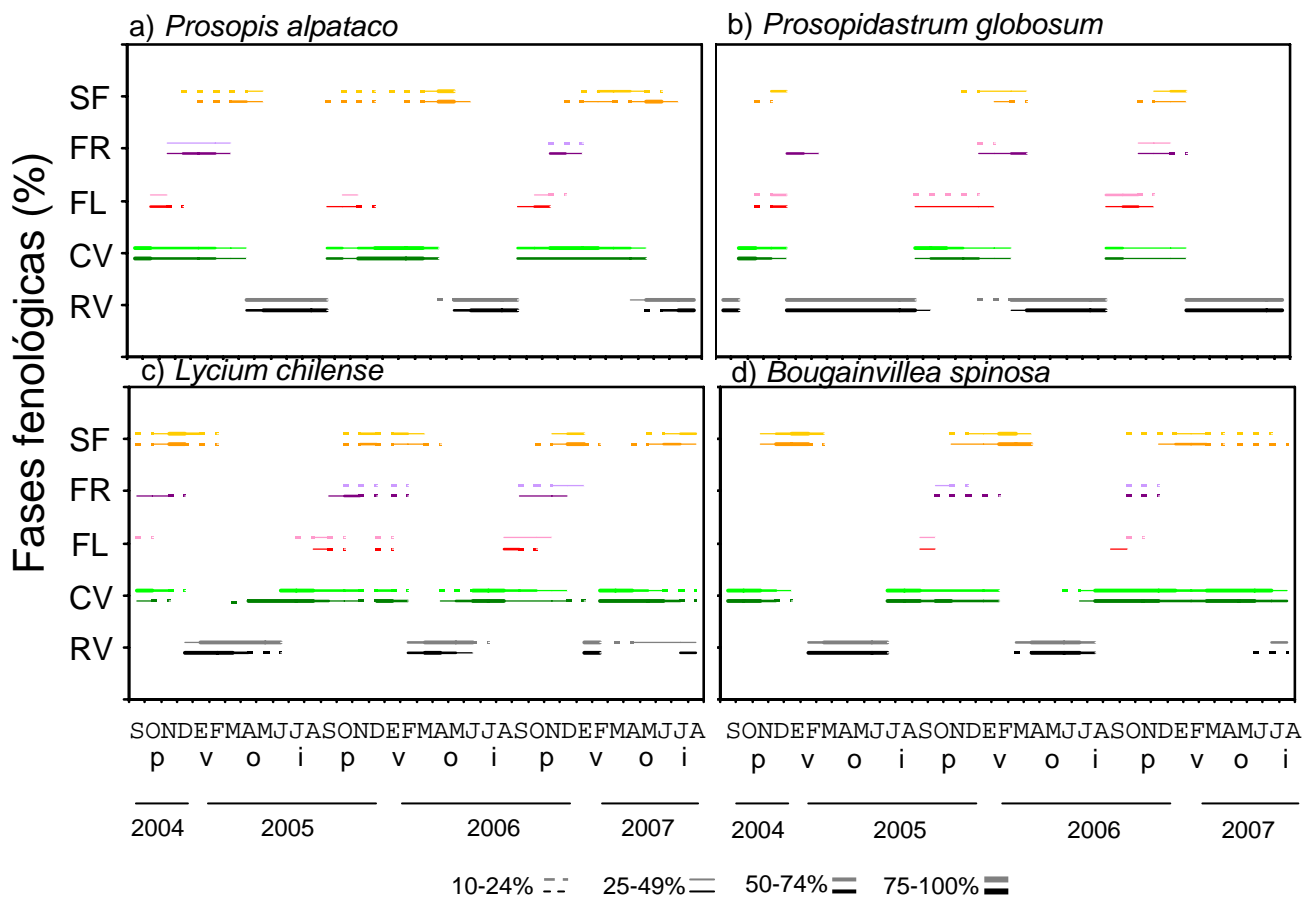


Figura 2.3. Evolución fenológica de las especies de arbustos caducifolios durante los tres años de muestreo en los dos sitios de estudio. Las barras de color oscuro (abajo) corresponden al sitio 1 y las barras de color claro (arriba) al sitio 2. El grosor de las líneas indica el porcentaje de plantas en cada fenofase. Fases fenológicas: SF = senescencia foliar, FR = fructificación, FL = floración, CV = crecimiento vegetativo, RV = reposo vegetativo. Estaciones: p = primavera, v = verano, o = otoño, i = invierno.

2.3.2.3. Pastos perennes

Los patrones fenológicos de los dos sitios de estudio fueron similares entre sí y disímiles entre los años (Figura 2.4 a-c). Todas las especies entraron en reposo vegetativo el primer verano; ninguna entró en reposo vegetativo el segundo año y en el tercer año sólo *N. tenuis* tuvo una breve etapa de reposo. Los pastos presentaron

el pico de actividad vegetativa en invierno-principio de la primavera pero también presentaron un segundo pico de actividad en enero del segundo año y en marzo del tercer año. El período de crecimiento reproductivo, en todas las especies, fue en primavera-principio de verano. Entre los pastos perennes, *P. ligularis* fue la que floreció y fructificó en primer lugar seguida de *N. tenuis* y *J. speciosa*. Las plantas tuvieron hojas senescentes a lo largo de todo el año.

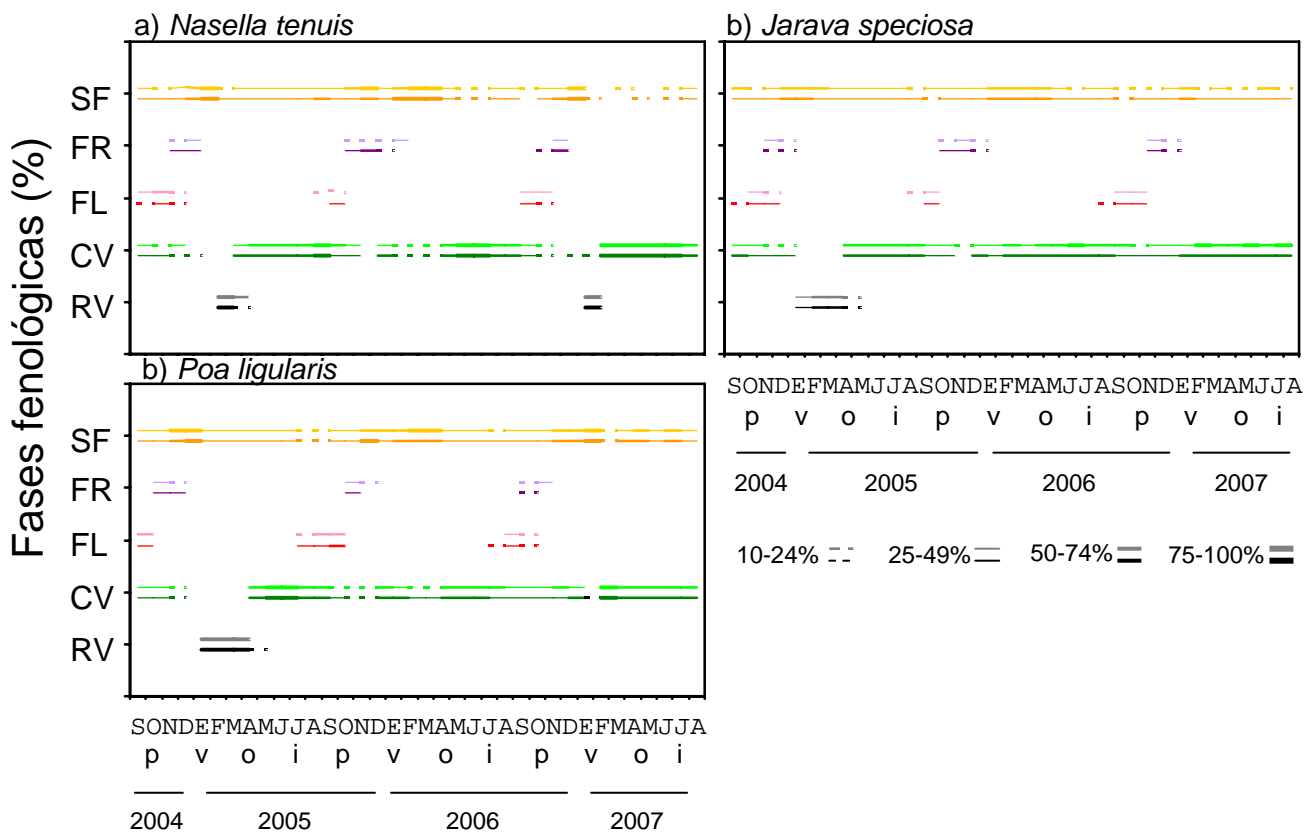


Figura 2.4. Evolución fenológica de las especies de pastos perennes durante los tres años de muestreo en los dos sitios de estudio. Las barras de color oscuro (abajo) corresponden al sitio 1 y las barras de color claro (arriba) al sitio 2. El grosor de las líneas indica el porcentaje de plantas en cada fenofase. Fases fenológicas: SF = senescencia foliar, FR = fructificación, FL = floración, CV = crecimiento vegetativo, RV = reposo vegetativo. Estaciones: p = primavera, v = verano, o = otoño, i = invierno.

2.3.3. Relaciones entre las variables climáticas y la fenología

Las especies se ordenaron en tres grupos en relación con los dos primeros ejes del análisis de componentes principales de acuerdo al momento cuando se produjo el crecimiento vegetativo en relación con la temperatura y la precipitación (Figura 2.5). El primer grupo estuvo constituido por los pastos perennes, algunos arbustos siempre-verdes (*A. lampa* y *Larrea* spp.), y el arbusto caducifolio *L. chilense*. Si bien estas especies presentaron períodos de crecimiento vegetativo de distinta duración, que siempre fue mayor en los arbustos siempre-verdes (Fig. 2.2, 2.3 y 2.4), mostraron el pico de actividad vegetativa en los meses de menores temperaturas y mayor precipitación. El segundo grupo se conformó por las especies del género *Chuquiraga* (arbustos siempre-verdes) y el arbusto caducifolio *B. spinosa* que presentaron actividad vegetativa en primavera con temperaturas intermedias. Por último, en el tercer grupo se nuclearon *P. alpataco* y *P. globosum* (arbustos caducifolios) donde la actividad vegetativa se produjo en el período de mayores temperaturas, coincidiendo con la estación seca, siendo éstas las especies más tardías.

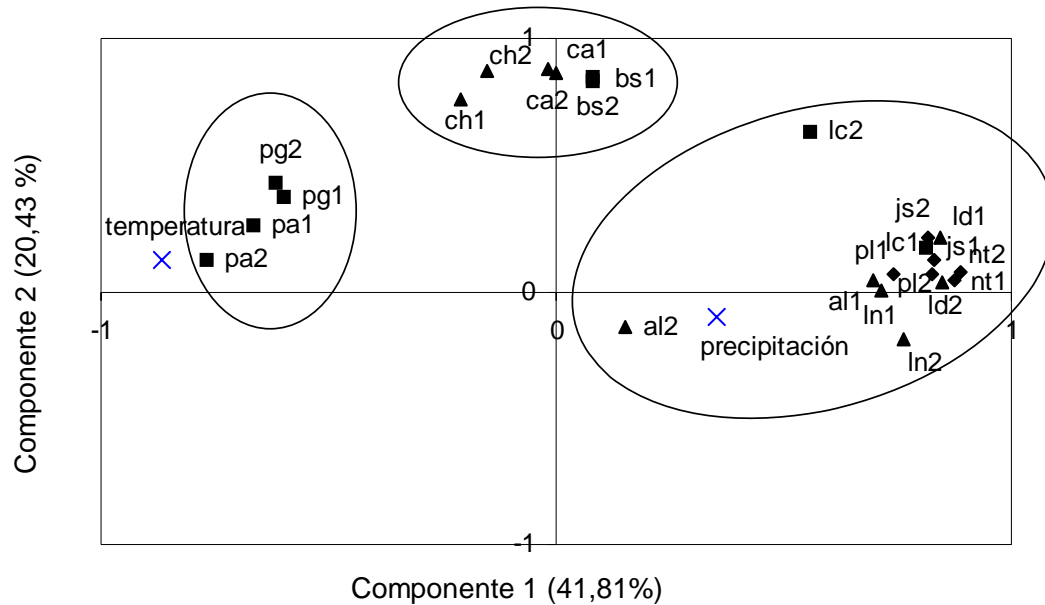


Figura 2.5. Ordenamiento de los valores de las variables climáticas y del crecimiento vegetativo de las especies estudiadas en función de los dos primeros componentes del ACP. Las cruces azules representan las variables climáticas (temperatura y precipitación mensuales), los triángulos negros las especies de arbustos siempre-verdes [*Chuquiraga avellanedae* (ca), *C. erinacea* subsp. *hystrix* (ch), *Larrea nitida* (ln), *L. divaricata* (ld) y *Atriplex lampa* (al)], los cuadrados negros las especies de arbustos caducifolios [*Prosopis alpataco* (pa), *Lycium chilense* (lc) y *Bougainvillea spinosa* (bs)], y los rombos negros las especies de pastos perennes [*Nasella tenuis* (nt), *Jarava speciosa* (js) y *Poa ligularis* (pl)]. Los subíndices 1 y 2 corresponden a los dos sitios de estudio.

En lo que respecta a la senescencia foliar, se diferenciaron 3 grupos sobre la base del ACP (Figura 2.6). En uno de los grupos se concentraron los pastos perennes y los arbustos caducifolios. En estas especies la senescencia ocurrió en verano cuando las temperaturas fueron altas. En el segundo grupo se ubicaron las especies del género *Larrea* y *A. lampa* (arbustos siempre verdes) que presentaron senescencia foliar a lo largo de todo el año. Por último, el tercer grupo estuvo constituido por las especies del género *Chuquiraga* (arbustos siempre-verdes) y *P. alpataco* (arbusto caducifolio) que presentaron senescencia foliar en los meses de menores temperaturas (otoño-invierno).

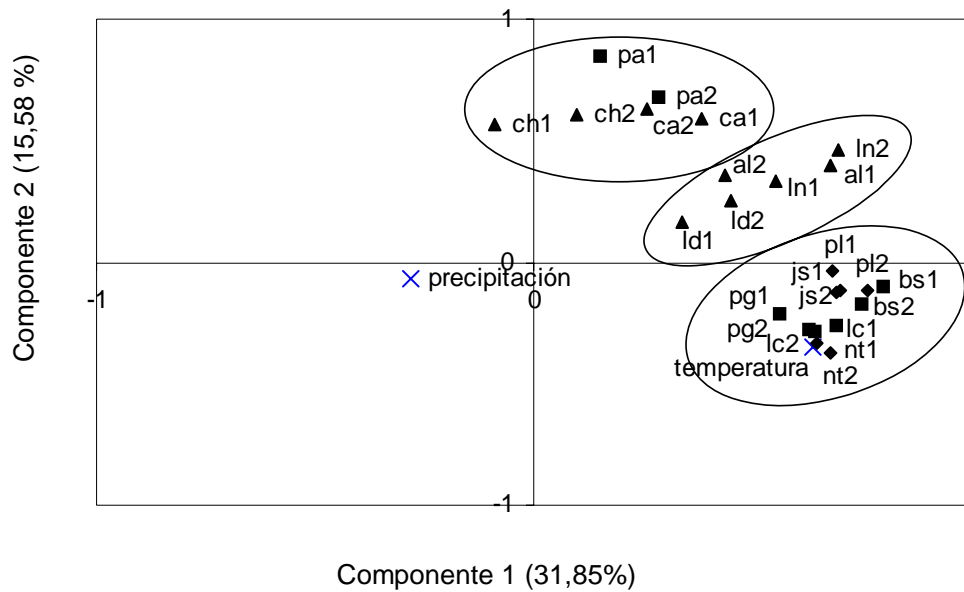


Figura 2.6. Ordenamiento de los valores de las variables climáticas y de la senescencia foliar de las especies estudiadas en función de los dos primeros componentes del ACP. Las cruces azules representan las variables climáticas (temperatura y precipitación mensuales), los triángulos negros las especies de arbustos siempre-verdes [*Chuquiraga avellanadae* (ca), *C. erinacea* subsp. *hystrix* (ch), *Larrea nitida* (ln), *L. divaricata* (ld) y *Atriplex lampa* (al)], los cuadrados negros las especies de arbustos caducifolios [*Prosopis alpataco* (pa), *Lycium chilense* (lc) y *Bougainvillea spinosa* (bs)], y los rombos negros las especies de pastos perennes [*Nasella tenuis* (nt), *Jarava speciosa* (js) y *Poa ligularis* (pl)]. Los subíndices 1 y 2 corresponden a los dos sitios de estudio.

2.4. Discusión

Se distinguieron patrones fenológicos contrastantes entre las especies estudiadas que no se correspondieron con las formas de vida. Dependiendo de la duración del período de crecimiento vegetativo, se observaron especies que produjeron crecimiento vegetativo todo el año pero con un pico de actividad durante la estación fría, como ocurrió con los arbustos siempre verdes *A. lampa* y las especies del género *Larrea*. Por el otro lado, se encontraron especies que tuvieron crecimiento vegetativo estacional asociado con temperaturas bajas (pastos perennes), intermedias (*Chuquiraga* spp. y *B. spinosa*), y altas (*P. alpataco* y *P. globosum*).

Posiblemente estos patrones diferenciales se asocien con la separación del uso del agua en el tiempo y con diferencias relativas entre las especies en la utilización del agua de las capas más superficiales del suelo que posibilite la coexistencia de especies del mismo y distintos grupos funcionales (Reynolds et al. 2004).

Los cambios en los patrones fenológicos observados entre años estarían asociados a cambios en la cantidad y/o estacionalidad de las precipitaciones. La precipitación es el mayor determinante de los procesos biológicos en los ecosistemas áridos (Noy Meir 1973). Algunos estudios muestran que la precipitación influye en el comienzo de la brotación y determina la duración del período de crecimiento (Abd El-Ghani 1997, Ghazanfar 1997, Shackleton 1999, Peñuelas et al. 2004). Sin embargo, estas respuestas fueron especie-específicas ya que las especies que mostraron una mayor respuesta fenológica al aumento de las precipitaciones (diciembre 2005 y marzo 2007) fueron aquellas con actividad vegetativa más asociada a la ocurrencia de las precipitaciones y que presentaron hojas con características más mesofíticas como *L. chilense*, y *B. spinosa* (arbustos caducifolios), y *N. tenuis* y *P. ligularis* (pastos perennes). El período de producción de órganos vegetativos de este grupo se alargó en un año lluvioso y se acortó en un año seco. Resultados similares fueron encontrados por Peñuelas et al. (2004), quienes observaron que las especies menos tolerantes a la sequía fueron las que presentaron los mayores cambios ante un incremento de las precipitaciones. Asimismo, Olivares & Squeo (1999) observaron que las especies con hojas deciduas tuvieron una mayor respuesta en un año lluvioso en comparación a las especies siempre-verdes.

Las fases de floración y fructificación ocurrieron en primavera-verano en todas las especies. El crecimiento reproductivo coincidió con las temperaturas en ascenso durante el período en que el suelo todavía permanece húmedo (Coronato & Bertiller 1997). Numerosos estudios indican la influencia tanto de las precipitaciones o de la humedad del suelo como de la temperatura en las fenofases reproductivas (Turner & Randall 1987, Friedel et al. 1994, Abd El-Ghani 1997). Los resultados sugieren que aquellas especies en las que la fructificación se extendió hasta el verano tardío (las especies del género *Chuquiraga* y *Larrea*) son las que tienen acceso a reservorios de agua durante la estación seca a través de sistemas radicales dimórficos o profundos (Bertiller et al. 1991; Rodríguez et al. 2007).

Todas las especies presentaron un período de crecimiento vegetativo de longitud variable en todos los años que incluyó el estudio. En cambio, no ocurrió lo mismo con la floración y la fructificación. El arbusto caducifolio *B. spinosa* no presentó crecimiento reproductivo el primer año de estudio, que fue el más seco de los tres estudiados. Una situación similar fue encontrada en otras especies de arbustos en el desierto de la Península de Baja California en México (Maya & Arriaga 1996) y fue atribuida a que no se alcanzó un umbral mínimo de humedad del suelo para la diferenciación de yemas florares y el desarrollo de flores y frutos. Adicionalmente, *P. alpataco* no produjo flores ni frutos en el segundo año. En este caso, la ausencia de crecimiento reproductivo podría estar asociada a que no se alcanzó un umbral mínimo de temperatura que mantenga activos los meristemas de la planta, ya que ese año se registró la menor temperatura mínima en el momento de la brotación. Es sabido que episodios de frío o sequía intensos pueden dañar

partes y/o toda la planta produciendo desajustes funcionales que interfieren en el ciclo de crecimiento (Boyer 1988; Borchert 1978).

Lycium chilense fue la única especie que floreció y fructificó dos veces en una misma estación de crecimiento (en el año 2005). El segundo pico de crecimiento reproductivo posiblemente fue iniciado por el evento de precipitación de diciembre de 2005 (42,74 mm), sumado a las altas temperaturas de verano. En ese sentido, los resultados son consistentes con los de Ackerman et al. (1980) quienes reportaron una fuerte relación entre la humedad del suelo y los eventos fenológicos en *L. andersonii* en el desierto de Nevada.

En la mayoría de las especies se observó el pico de senescencia foliar en los meses de mayores temperaturas (verano). Este proceso ocurrió posiblemente como respuesta al estrés hídrico señalando un fuerte control exógeno (ambiental) sobre la senescencia de estas especies (del Arco et al. 1991, Escudero et al. 1992, Casper et al. 2001). Dentro de estas especies, las que mostraron mayor asociación entre la senescencia foliar y la temperatura fueron los pastos perennes y las especies caducifolias *P. globosum* y *B. spinosa*. En ese sentido, Orshan (1954) señaló el rol decisivo de la reducción del área foliar durante el verano sobre el balance de agua de las plantas del desierto. En cambio, las especies del género *Chuquiraga* y el arbusto caducifolio *P. alpataco* presentaron el pico de senescencia foliar en los meses de otoño/invierno, lo que podría indicar que los controles endógenos de la senescencia foliar prevalecen sobre los exógenos en estas especies (Aerts 1996). Entre ellos, mayores demandas de nitrógeno por otros órganos de la planta podrían activar la senescencia foliar (Nambiar & Fife 1991, Chapin III & Moilanen 1991).

Los resultados de este capítulo aportan información general sobre la asincronía fenológica y diversidad funcional de las especies dominantes que coexisten en el Monte patagónico. Esta asincronía fenológica podría sustentarse en la separación en el uso del agua en el tiempo pero también en pequeñas diferencias funcionales entre especies o formas de vida en lo que se refiere a la partición en el uso del agua como en el caso de los pastos perennes (raíces superficiales) en comparación con los arbustos que pueden tener sistemas radicales dimórficos o profundos (Bertiller et al. 1991, Reynolds et al. 2004, Rodríguez et al. 2007). Las diferencias encontradas en la duración y estacionalidad del crecimiento vegetativo y de la senescencia foliar podrían indicar la presencia de atributos foliares contrastantes entre las especies estudiadas, resultado de diferentes patrones de asignación de C, producción de metabolitos secundarios y conservación de N entre ellas que se explorarán en los capítulos siguientes.

Capítulo 3

Atributos foliares de las hojas verdes y senescentes para las formas de vida y las especies

3.1. Introducción

Dentro de cada ambiente las plantas desarrollan ciertas estrategias que favorecen su persistencia en él. Las estrategias de las plantas pueden definirse como un conjunto de atributos seleccionados bajo ciertas presiones ambientales que determinan su capacidad para utilizar los recursos del ambiente (Grime 1974, Schulze 1982, Golluscio 2005). Los ambientes áridos se caracterizan por la escasez de agua y de nutrientes, principalmente el N (Noy Meir 1973, Skujins 1981). Por lo tanto es importante conocer las distintas estrategias que le permiten a las plantas que coexisten en estos ambientes tolerar o evitar la sequía y/o utilizar más eficientemente los nutrientes.

Las plantas pueden construir diferentes tipos de hojas con distinta longevidad dependiendo de sus estrategias de asignación de C y conservación de N. Numerosos estudios muestran que la longevidad foliar es una característica clave que relaciona la ecofisiología y el crecimiento de la planta con la conservación y el ciclado de los nutrientes en el ecosistema (Craine et al. 1999, Aerts & Chapin III 2000, Kikuzawa 2004). Las especies vegetales difieren en la longevidad de sus hojas. Algunas especies construyen hojas que viven menos de 30 días mientras que en otras las hojas pueden permanecer activas por más de 10 años (Chabot & Hicks 1982). Estas diferencias pueden atribuirse a diferencias en la inversión de C en los distintos tipos de tejidos que conforman las hojas (Kikuzawa & Ackerly 1999, Noodén 2004).

Las plantas de los ambientes pobres en recursos tienen, en general, hojas densas, longevas, con altas concentraciones de compuestos secundarios, y bajas concentraciones de nutrientes y tasas de recambio foliar. Estas características

contribuyen a prolongar el tiempo de residencia de los nutrientes en la planta y a que las hojas sean más resistentes a la sequía y a los herbívoros (Westoby et al. 2002, Wright et al. 2002, Coley et al. 1988, Reich 1992). En cambio, las plantas de los ambientes ricos en nutrientes tienen baja relación masa por área, longevidad y concentraciones de compuestos secundarios y alta concentración de N y tasas de fotosíntesis, respiración y recambio foliar (Kikuzawa 1995, Westoby et al. 2002). Estos atributos están asociados a altas tasas de crecimiento (Reich et al. 1995, Poorter & Evans 1998). De esta manera, el tipo y la longevidad de las hojas se relaciona con la estrategia de asignación de C de los distintos tipos de plantas.

Por otra parte, las hojas constituyen uno de los destinos dominantes del N que las plantas absorben del suelo. El contenido de N alcanza sus niveles máximos en las hojas cuando estas completan su expansión (Pyke & Leech 1987). Luego, en el transcurso de la senescencia foliar el contenido de N disminuye gradualmente junto con la actividad fotosintética (Field & Mooney 1983). La senescencia foliar está controlada por múltiples señales endógenas y exógenas (Ok Lim 2003) y durante este proceso ocurre la degradación de la clorofila, la destrucción del aparato fotosintético y la liberación del N que puede ser utilizado en otras partes de la planta (Noodén 2004).

Algunos estudios revelan que la reabsorción de nutrientes puede variar entre años. Los factores que se han señalado como más importantes en la regulación de la eficiencia de reabsorción de N son la disponibilidad de agua (Hocking 1982, Escudero et al. 1987), la duración de la abscisión foliar (Del Arco et al. 1991) y las relaciones fuente-sumidero (Chapin III & Moilanen 1991). Esto llevó a que Killingbeck et al. (1990) diferenciaron la reabsorción potencial de la reabsorción real.

El primer término hace referencia a la máxima reabsorción de nutrientes bioquímicamente posible y el segundo a la cantidad de nutrientes reabsorbida en un año dado. La cantidad de nutrientes que fisiológicamente puede ser reabsorbidos de las hojas senescentes (reabsorción potencial) esta limitado por restricciones bioquímicas, mientras que la cantidad de nutrientes que realmente es reabsorbida (reabsorción real) esta influenciada por la reabsorción potencial y por un amplio y variado elenco de causas ambientales (Killingbeck 1996, 2004).

La reabsorción de nitrógeno de las hojas senescentes puede cuantificarse por la eficiencia en la reabsorción de N (el porcentaje de reducción de N entre las hojas verdes y senescentes con respecto a la concentración de N en las hojas verdes) y la proficiencia de reabsorción de N (la concentración de N en las hojas senescentes). La proporción de nitrógeno removilizado desde las hojas durante la senescencia varia ampliamente entre especies (Aerts & Chapin III 2000).

Estudios realizados en los ecosistemas del Monte patagónico revelan que los pastos perennes presentan alta eficiencia de reabsorción de N, mientras que los arbustos siempre-verdes presentan baja eficiencia de reabsorción de N (Carrera et al. 2000, 2003). Sin embargo, estos autores hallaron que, a pesar de la menor concentración de N en las hojas verdes de los arbustos siempre-verdes, el mantillo foliar producido por esta forma de vida fue más rico en N que el de los pastos perennes. Estos resultados sugieren que los compuestos secundarios en las hojas longevas de los arbustos siempre-verdes podrían interferir en la reabsorción de N. Asimismo, Aerts & Chapin III (2000) enfatizaron la necesidad de profundizar los estudios acerca de los controles que actúan sobre la reabsorción de N durante la

senescencia de las hojas y, en particular, en lo relativo al efecto de los compuestos secundarios sobre la eficiencia de reabsorción de N.

En este capítulo se analiza la relación entre los atributos de las hojas verdes y entre los compuestos secundarios y la eficiencia de reabsorción de N en un ecosistema del Monte patagónico donde coexisten pastos perennes, arbustos caducifolios y arbustos siempre-verdes. Estos resultados se utilizan para poner a prueba las hipótesis 1, 2, 3 y 4 de la tesis.

H1: La longevidad de las hojas se correlaciona positivamente con la MFA y la concentración de metabolitos secundarios.

H2: La eficiencia de reabsorción de N se correlaciona negativamente con la longevidad, MFA y concentración de metabolitos secundarios de las hojas verdes.

H3: La concentración de metabolitos secundarios y de N en las hojas senescentes se correlaciona negativamente con la eficiencia de reabsorción de N.

H4: Los arbustos siempre-verdes presentan mayor longevidad foliar, MFA y concentración de compuestos secundarios en las hojas verdes y menor eficiencia de reabsorción de N durante la senescencia foliar que los pastos y arbustos caducifolios.

3.2. Materiales y Métodos

3.2.1. Hojas verdes

Se cosecharon hojas verdes jóvenes y de mediana edad totalmente expandidas (Reich et al. 1991, Bertiller et al. 2006) en 5 plantas seleccionadas al azar en cada sitio. El material fue recolectado en junio-julio para los pastos perennes (*Jarava speciosa*, *Nassella tenuis* y *Poa ligularis*) y el arbusto caducifolio *Lycium chilense*. En cambio, para el resto de los arbustos caducifolios (*Bougainvillea spinosa*, *Prosopis alpataco* y *Prosopidastrum globosum*) y para los arbustos siempre-verdes (*Chuquiraga avellanedae*, *C. erinacea* subsp. *hystrix*, *Larrea nitida*, *L. divaricata* y *Atriplex lampa*) el material fue recolectado en noviembre-diciembre. El muestreo se realizó en 2 años: 2005 y 2006. Las diferencias en las fechas de colección obedecen a diferencias en la fenología de las especies (Bertiller et al. 1991, Capítulo 2)

La masa foliar por unidad de área (MFA) en las hojas verdes se calculó a través de la estimación del área y la masa de 5 hojas por planta y por especie. La superficie se estimó sobre una imagen de la lámina foliar obtenida por un escaner mediante el programa SigmaScan Pro 5 (DEMO). En el caso de las gramíneas, las hojas presentaban un cierto grado de enrollamiento al momento del cálculo de la MFA que puede conducir a cierta subestimación del área foliar. Sin embargo, la comparación entre los valores estimados por este método y mediante mediciones directas con calibre no arrojaron diferencias significativas (Bertiller comunicación personal). Posteriormente al cálculo del área se procedió al secado (60°C, 48 h) y pesado de las hojas. Luego se calculó la MFA como el cociente entre la masa y el área de la hoja y se obtuvo un valor medio por planta. En el caso de hojas muy

pequeñas (*L. chilense* y *P. globosum*), se procesaron grupos de hojas de una misma planta.

La longevidad foliar de los arbustos siempre-verdes y de los pastos perennes se estimó a través del monitoreo mensual de 2 o más hojas por individuo desde su emergencia hasta su senescencia. La longevidad foliar se calculó como el período (en días) transcurrido entre la emergencia y la senescencia de cada hoja individual. El momento de emergencia se lo ubicó en la mitad del período entre que la hoja fue vista por primera vez y el muestreo anterior; mientras que el momento de senescencia se lo ubicó en la mitad del período entre que la hoja se tornó completamente amarilla y la fecha del muestreo anterior (Kikuzawa 2003). Para el arbusto siempre-verde *Atriplex lampa* no se pudo calcular la longevidad foliar dado que el tamaño pequeño, la morfología y la coloración de las hojas imposibilitó su marcado seguro e identificación. Por otro lado, la longevidad foliar en los arbustos caducifolios se calculó a través de las observaciones fenológicas (Cornelissen et al. 2003) como el período (en días) transcurrido entre la brotación y la senescencia foliar observada en cada planta.

3.2.2. Hojas senescentes

Las mediciones de los atributos de las hojas senescentes se realizaron en hojas recientemente muertas en pie que no presentaban signos de deterioro (Carrera et al. 2000). Se obtuvieron muestras compuestas de hojas senescentes en distintos meses a lo largo de un ciclo anual resultando en 5 réplicas por individuo por especie y sitio en dos años consecutivos (2005-2006). La eficiencia de reabsorción de N se

calculó como el porcentaje de reducción de N entre las hojas verdes y senescentes con respecto a la concentración de N en las hojas verdes.

3.2.3. Análisis químicos en hojas verdes y senescentes

Se midió la concentración de N mediante digestión ácida con semi-micro Kjeldahl (Coombs et al. 1985), previo secado en estufa a 60 °C durante 48 hs. La concentración de fenoles solubles se estimó por la técnica de Folin – Ciocalteu, usando metanol al 50% como solución extractante y ácido tánico como estándar (Waterman & Mole 1994), y la concentración de lignina utilizando el método de Van Soest (1963). Cabe mencionar que la técnica de secado en estufa a 60 °C utilizada en esta tesis podría conducir a cierta sobreestimación de los valores de lignina obtenidos (Burritt et al. 1988). Sin embargo esta técnica ha sido utilizada en estudios previos en el Monte patagónico (Carrera et al. 2005, Vargas et al. 2006) y es de uso corriente en trabajos publicados en la literatura abierta. Para todos los análisis químicos el total de réplicas fue 5 por especie por sitio, excepto para lignina donde se analizaron 3 réplicas por especie por sitio.

3.2.4. Análisis estadísticos

Las relaciones entre 1. la longevidad foliar y los otros atributos de las hojas verdes (MFA, concentración de fenoles solubles y lignina) (Hipótesis 1); 2. la eficiencia de reabsorción de N y los atributos de las hojas verdes (concentración de N, fenoles solubles y lignina y longevidad foliar) (Hipótesis 2); 3. los atributos de las hojas senescentes (concentración de N, lignina y fenoles solubles) y la eficiencia de reabsorción de N (Hipotesis 3) se analizaron mediante análisis de correlación. En

todos los análisis de correlación se tomaron los valores medios por especie. Los análisis para evaluar la relación entre los atributos de las hojas y la eficiencia de reabsorción de N se realizaron con los datos del total de las especies y se repitieron con exclusión de la especie fijadora de N *P. alpataco*. La escasez de material de hojas senescentes de *P. globosum* impidió su inclusión en los análisis de correlación. Igualmente, en el análisis de longevidad no se incluyó a la especie *A. lampa* dado que no fue posible obtener datos de longevidad foliar de esta especie.

La significación de las diferencias en las concentraciones de N, fenoles solubles y lignina en hojas verdes y senescentes y MFA de las hojas verdes entre las formas de vida (arbustos siempre-verdes, arbustos caducifolios y pastos perennes) se analizó mediante análisis de varianza (ANVA) de tres vías. En este análisis la forma de vida fue incluida como factor fijo y el año y el sitio como factores aleatorios. Se incluyeron como réplicas los valores medios de los atributos medidos en cada especie. Con excepción de la concentración de N en las hojas verdes y de lignina en las hojas verdes y senescentes, el resto de las variables fueron transformadas. Los valores de concentración de N en las hojas senescentes y de fenoles solubles en hojas verdes y senescentes se transformaron mediante logaritmo. La MFA en las hojas verdes se transformó mediante raíz cuadrada. Las comparaciones múltiples se realizaron mediante la prueba de las mínimas diferencias significativas (acrónimo en inglés LSD) cuando los datos fueron homocedásticos (concentraciones de N y lignina en las hojas verdes y senescentes). La prueba de Tamahane se utilizó cuando los datos fueron heterocedásticos (concentración de fenoles solubles en las hojas verdes y senescentes y eficiencia de reabsorción de N) (Day & Quinn 1989).

La significación de las diferencias en la concentración de N y lignina en las hojas verdes entre especies se analizó con análisis de varianza (ANVA) de tres vías, donde las especies fueron incluidas como un factor fijo mientras que el año y el sitio como factores aleatorios. Se utilizaron como réplicas los valores medios de cada planta de cada especie. Los valores de concentración de N, MFA de las hojas verdes y eficiencia de reabsorción de N se transformaron logarítmicamente. Las comparaciones múltiples se realizaron mediante la prueba de Tamahane, ya que los datos luego de la transformación fueron heterocedásticos (Day & Quinn 1989). La significación de las diferencias en la concentración de fenoles solubles en las hojas verdes y de N, fenoles solubles y lignina en las hojas senescentes entre especies, años, y sitios se analizaron mediante la prueba no paramétrica de Kruskal Wallis.

La significación de las diferencias en la longevidad foliar entre especies y formas de vida se analizó con análisis de varianza (ANVA) de una vía. Para el primer análisis se utilizaron como réplicas los valores de las plantas individuales de cada especie y para el segundo los valores medios de cada especie. El valor de longevidad foliar se transformó mediante logaritmo. Las comparaciones múltiples se realizaron con la prueba de Tamahane, ya que los datos luego de la transformación fueron heterocedásticos (Day & Quinn 1989). El nivel de significación utilizado en todo el estudio fue $\alpha = 0,05$.

3.3. Resultados

3.3.1. Covariación entre los atributos de las hojas

Las hojas más longevas presentaron mayor masa por unidad de área (MFA) y mayor concentración de lignina en sus hojas verdes (Figura 3.1 a y b). Sin embargo, la

longevidad foliar no se relacionó con la concentración de fenoles solubles en las hojas verdes (Figura 3.1 c).

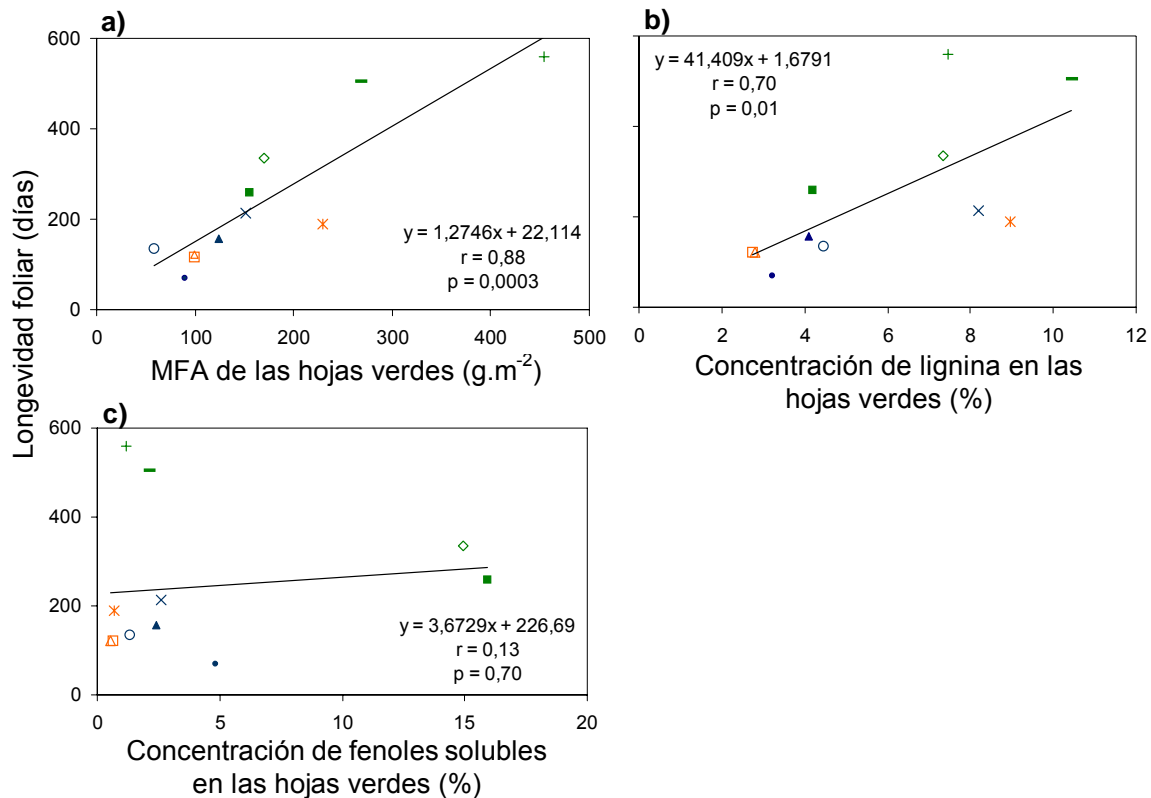


Figura 3.1. Relación entre la longevidad foliar y a) MFA, b) concentración de lignina y c) concentración de fenoles solubles en las hojas verdes. Los símbolos de color verde representan los arbustos siempre-verdes, los de color azul los arbustos caducifolios y los de color naranja los pastos perennes. — = *Chuquiraga avellanadae*, + = *Chuquiraga erinacea* subsp. *hystrix*, ■ = *Larrea nitida*, ◇ = *Larrea divaricata*, x = *Prosopis alata*, • = *Prosopidastrum globosum*, ○ = *Lycium chilense*, ▲ = *Bougainvillea spinosa*, △ = *Nassella tenuis*, ✕ = *Jarava speciosa* y □ = *Poa ligularis*.

La eficiencia de reabsorción de N no se relacionó con ninguno de los atributos de las hojas verdes cuando se incluyeron todas las especies analizadas (Figura 3.2 a, b, c, y d). Sin embargo, cuando se excluyó del análisis a la especie fijadora de N *P. alata* la eficiencia de reabsorción de N se relacionó negativa y significativamente con la MFA y la longevidad foliar (Figura 3.2 a' y d', respectivamente) y no se relacionó significativamente con la concentración de

fenoles solubles ni con la concentración de lignina en las hojas verdes (Figura 3.2 b' y c', respectivamente).

La concentración de N en las hojas senescentes sólo se relacionó negativa y significativamente con la eficiencia de reabsorción de N cuando se incluyó a la especie fijadora de N *P. alpataco* (Figura 3.3 a'). La concentración de lignina en las hojas senescentes se relacionó negativa y significativamente con la eficiencia de reabsorción de N con y sin exclusión de *P. alpataco* (Figura 3.3 b y b'). La concentración de fenoles solubles en las hojas senescentes no se relacionó con la eficiencia de reabsorción de N con o sin exclusión de la especie fijadora de N (Figura 3.3 c y c').

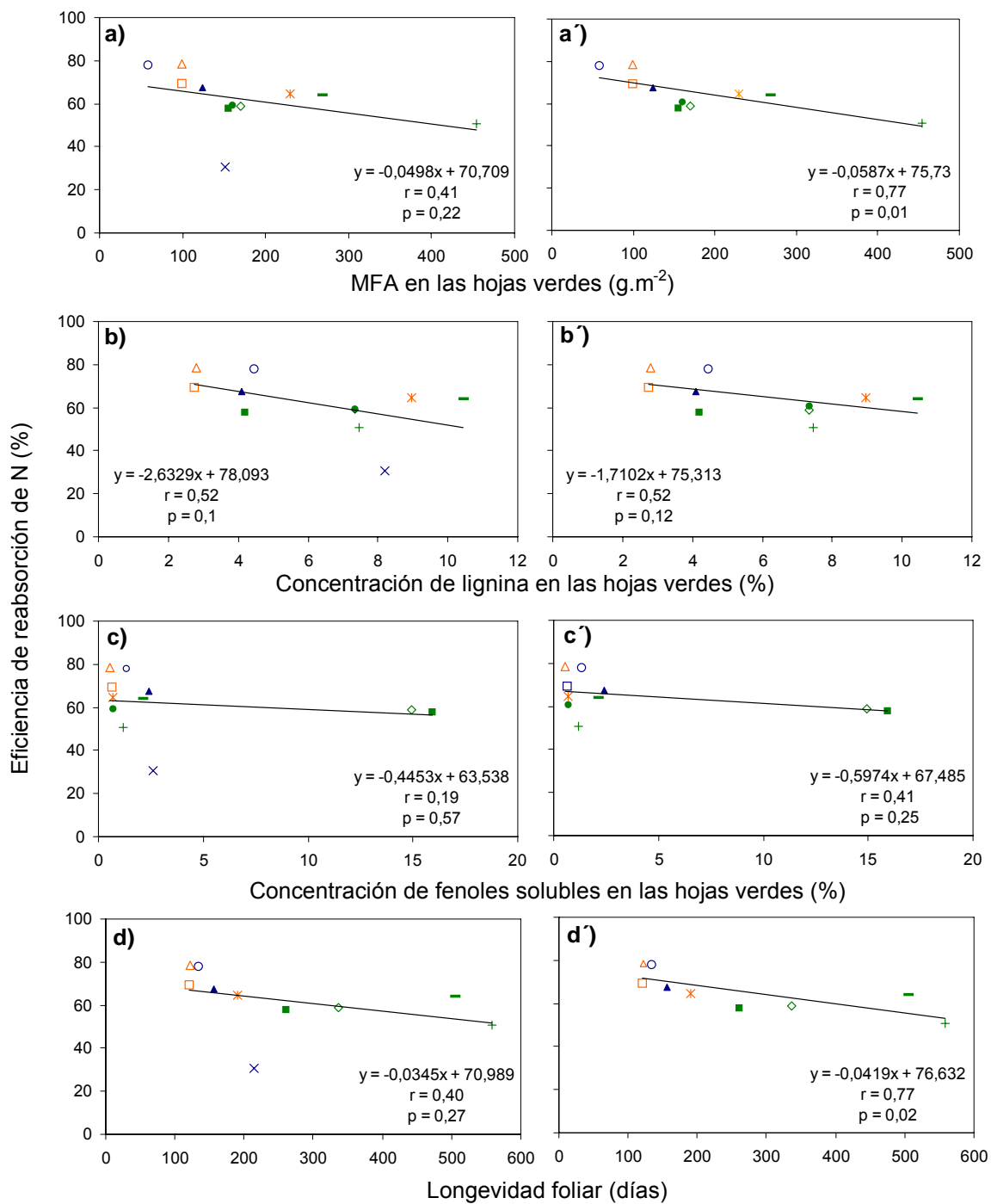


Figura 3.2. Relación entre la eficiencia de reabsorción de N y a) MFA, b) lignina y c) fenoles solubles en las hojas verdes y d) longevidad foliar incluyendo a todas las especies y excluyendo a la especie fijadora de N, *P. alpataco* (letras con tilde). Los símbolos de color verde representan los arbustos siempre-verdes, los de color azul los arbustos caducifolios y los de color naranja los pastos perennes. — = *Chuquiraga avellanadae*, + = *Chuquiraga erinacea* subsp. *hystrix*, ■ = *Larrea nitida*, ◇ = *Larrea divaricata*, ● = *Atriplex lampa*, × = *Prosopis alpataco*, ○ = *Lycium chilense*, ▲ = *Bougainvillea spinosa*, △ = *Nassella tenuis*, ✕ = *Jarava speciosa* y □ = *Poa ligularis*.

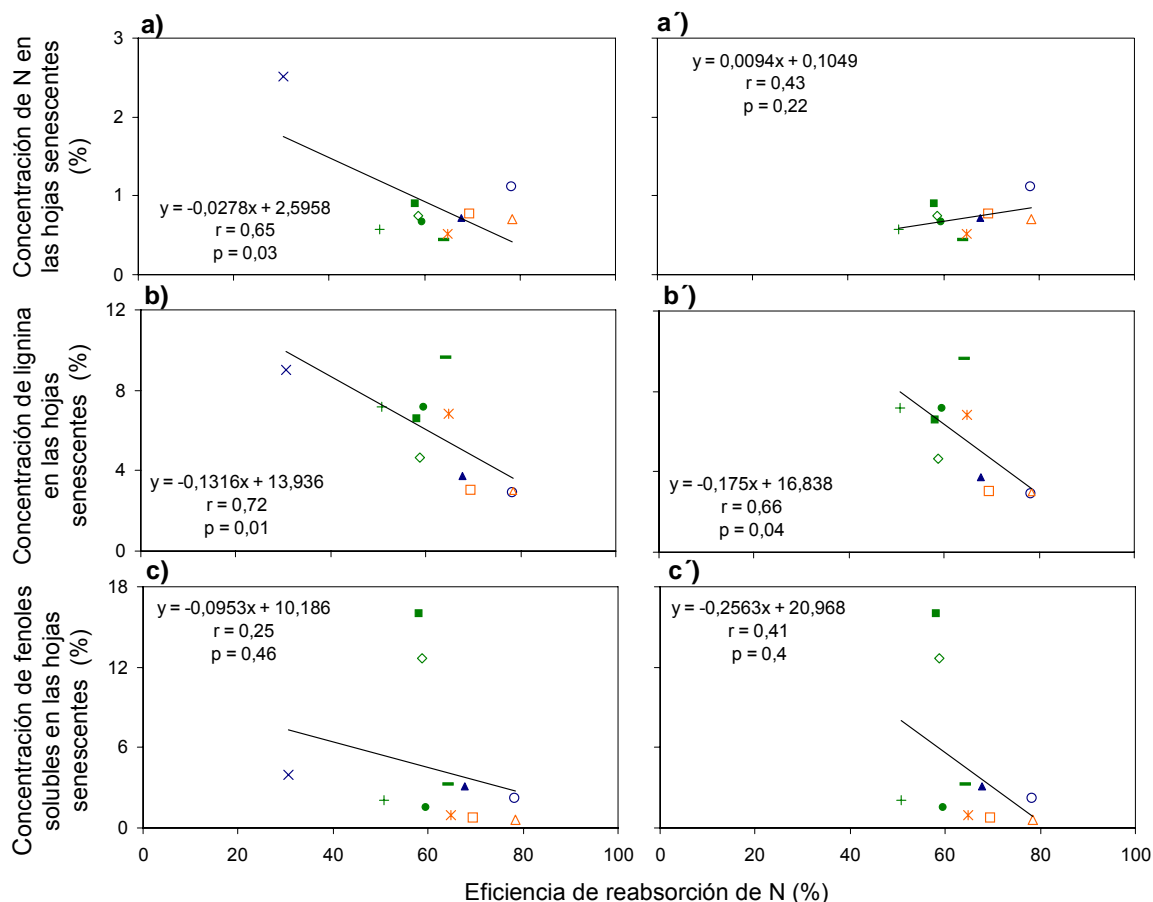


Figura 3.3. Relación entre las concentraciones de a) N, b) lignina y c) fenoles solubles en las hojas senescentes y la eficiencia de reabsorción de N incluyendo a todas las especies y excluyendo a la especie fijadora de N, *P. alpataco* (letras con tilde). Los símbolos de color verde representan los arbustos siempre verdes, los de color azul los arbustos caducifolios y los de color naranja los pastos perennes. — = *Chuquiraga avellanadae*, + = *Chuquiraga erinacea* subsp. *hystrix*, ■ = *Larrea nitida*, ◇ = *Larrea divaricata*, ● = *Atriplex lampa*, x = *Prosopis alpataco*, ○ = *Lycium chilense*, ▲ = *Bougainvillea spinosa*, △ = *Nassella tenuis*, ✕ = *Jarava speciosa* y □ = *Poa ligularis*.

La concentración de N de las hojas senescentes se relacionó positiva y significativamente con la concentración de N en las hojas verdes con y sin exclusión de *P. alpataco* (especie fijadora de N) (Figura 3.4 a y a', respectivamente). En cambio, la eficiencia de reabsorción de N sólo se relacionó positiva y

significativamente con la concentración de N en las hojas verdes cuando se excluyó del análisis a *P. alpataco* (Figura 3.4 b y b'). Las figuras 3.4 a y a' muestran que la relación entre el N en las hojas verdes y el N en las hojas senescentes no es lineal, sino logarítmica; es decir que a medida que aumenta el N en las hojas verdes, el N en las hojas senescentes aumenta menos que proporcionalmente lo cual indicaría que las plantas con más N en las hojas verdes tienen tasas de reabsorción de N más altas y son más eficientes para reabsorber el N tal como se observa en la Figura 3.4 b'.

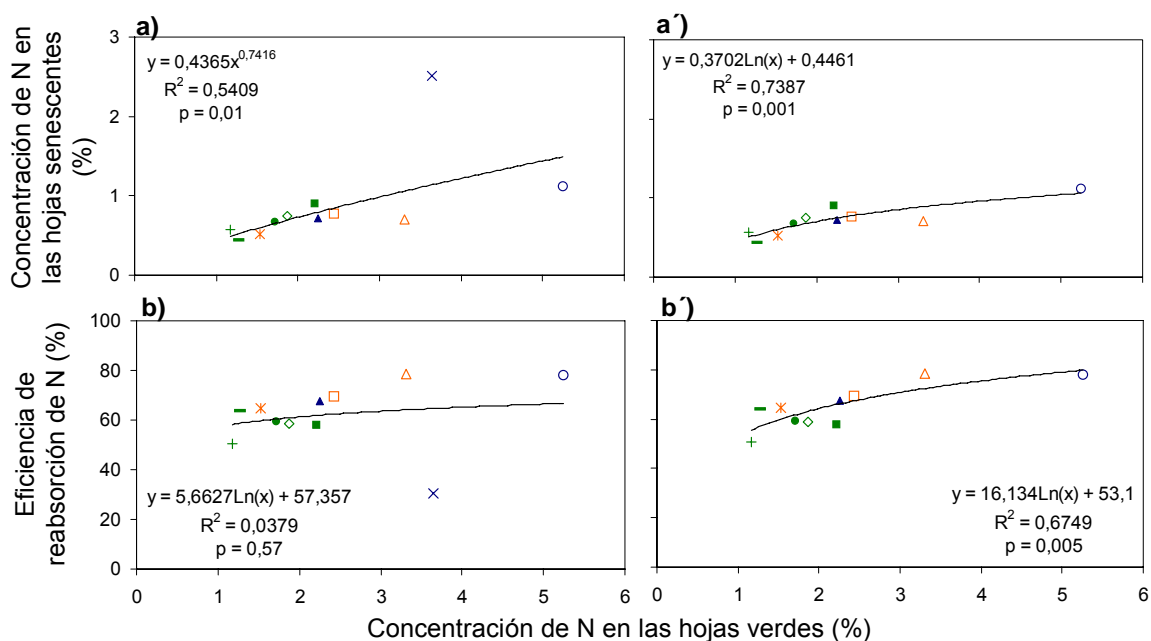


Figura 3.4. Relación entre a) la concentración de N en las hojas senescentes y en las hojas verdes b) la eficiencia de reabsorción de N y la concentración de N en las hojas verdes incluyendo a todas las especies y excluyendo a la especie fijadora de N, *P. alpataco* del análisis (letras con tilde). — = *Chuquiraga avellanadae*, + = *Chuquiraga erinacea* subsp. *hystrix*, ■ = *Larrea nitida*, ◇ = *Larrea divaricata*, ● = *Atriplex lampa*, × = *Prosopis alpataco*, ○ = *Lycium chilense*, ▲ = *Bougainvillea spinosa*, △ = *Nassella tenuis*, ✕ = *Jarava speciosa* y □ = *Poa ligularis*.

3.3.2. Atributos de las hojas verdes de las especies y formas de vida

En ninguno de los atributos analizados en las hojas verdes se encontraron diferencias significativas entre sitios ni interacciones entre éste y los otros factores (forma de vida/especie y año). La concentración de N en las hojas verdes varió entre las formas de vida y las variaciones fueron distintas en los dos años (interacción forma de vida x año significativa: $F_{2,36} = 22,53$; $p = 0,043$; $n = 48$) (Figura 3.5). Los arbustos caducifolios presentaron las mayores concentraciones de N en sus hojas verdes en comparación con los arbustos siempre-verdes y los pastos perennes. Mientras que en los arbustos caducifolios y en los pastos perennes no se registraron diferencias en la concentración de N en las hojas verdes entre los dos años de muestreo, los arbustos siempre-verdes mostraron menor concentración en el segundo año. La concentración de N en las hojas verdes no difirió entre los pastos perennes y arbustos siempre-verdes el primer año, pero en estos últimos este atributo fue menor en el segundo año.

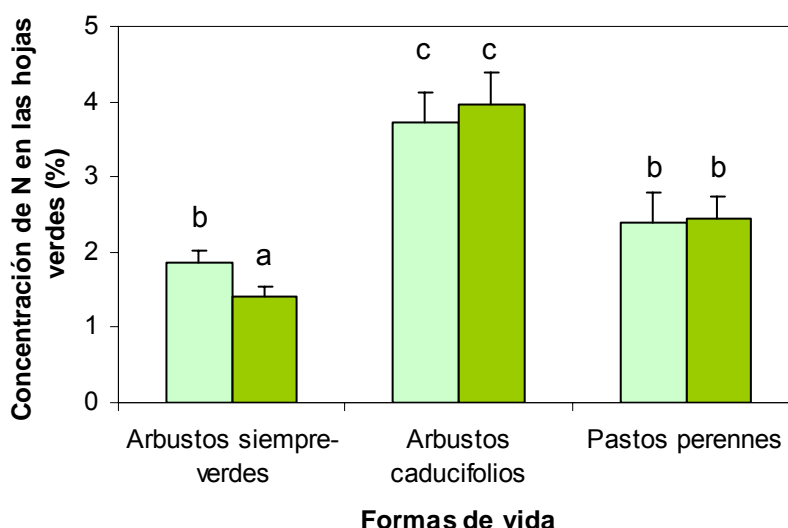


Figura 3.5. Valores medios \pm un error estándar de la concentración de N en las hojas verdes de las formas de vida de plantas (arbustos siempre-verdes, arbustos caducifolios y pastos perennes) en los dos años de estudio; las barras de color verde claro corresponden al año 2005 y las barras de color verde oscuro al año 2006. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre formas de vida y años.

Se encontraron diferencias significativas entre las especies y esas diferencias variaron entre los dos años de muestreo (interacción significativa año x especie $F_{11,192} = 17,399$; $p < 0,0001$; $n = 240$; Figura 3.6). En el primer año las variaciones entre las especies de cada forma de vida fueron mayores que en el segundo. En el primer año, *L. chilense* fue la especie que presentó la mayor concentración de N en las hojas verdes dentro de la forma de vida de los arbustos caducifolios y en comparación con las especies de las otras formas de vida. En el primer año, *N. tenuis* y *L. nitida* fueron las especies con mayor concentración de N en las hojas verdes dentro de sus respectivas formas de vida (pastos perennes y arbustos siempre-verdes, respectivamente). Los valores más bajos de esta variable en el primer año se registraron en *J. speciosa* (pasto perenne) y las dos especies del género *Chuquiraga* (arbustos siempre-verdes).

En el segundo año, la concentración de N en las hojas verdes de los arbustos caducifolios fue similar entre *L. chilense*, *P. alpataco* y *P. globosum*, mientras que *B. spinosa* siguió manteniendo los valores más bajos dentro de los arbustos caducifolios. La concentración de N en las hojas verdes tampoco se diferenció entre *L. nitida*, *L. divaricata* y *A. lampa* (arbustos siempre-verdes) y entre *N. tenuis* y *P. ligularis*. Como en el primer año, los valores más bajos de esta variable en el segundo año se registraron en *J. speciosa* entre los pastos perennes y en las dos especies del género *Chuquiraga* entre los arbustos siempre-verdes.

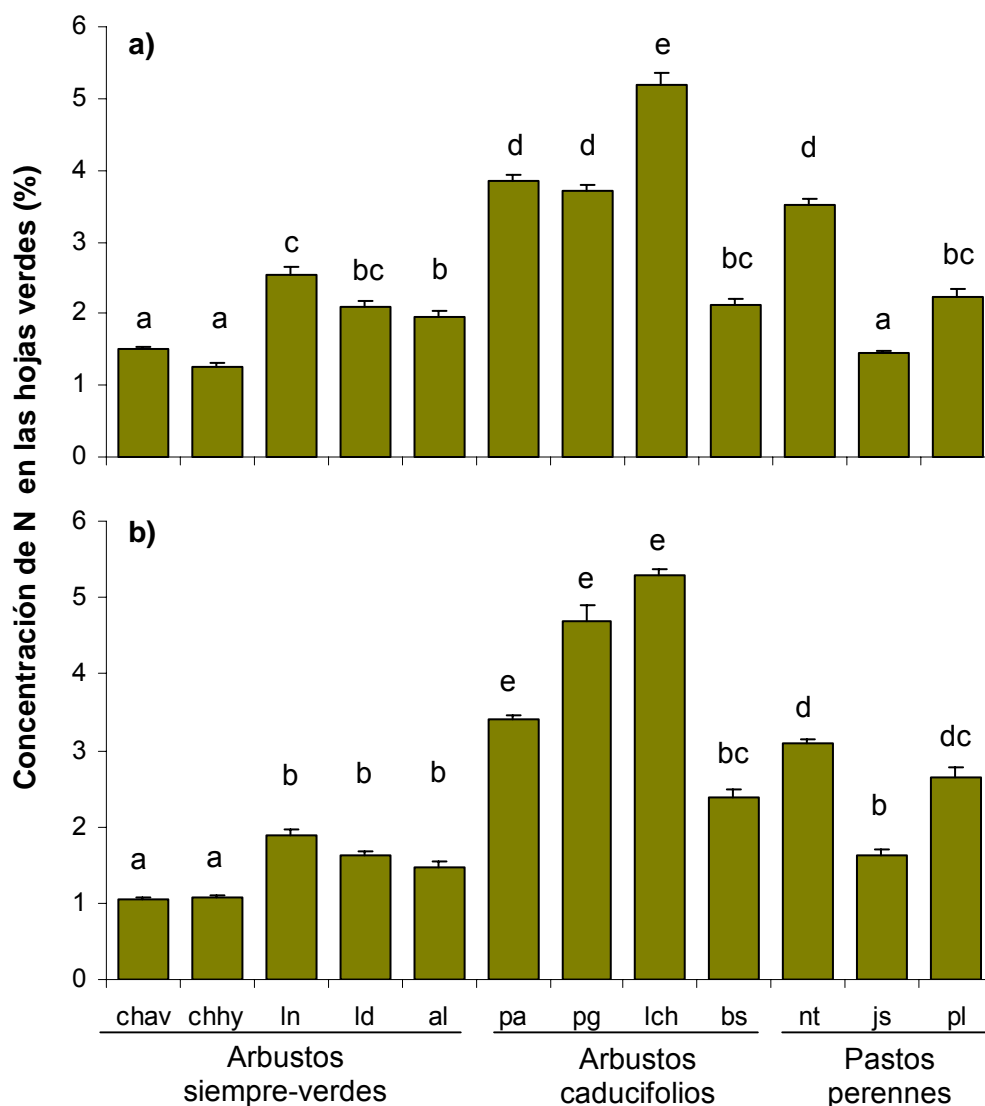


Figura 3.6. Valores medios \pm un error estándar de la concentración de N en las hojas verdes de las especies de cada forma de vida en los dos años de estudio, a) año 2005 y b) año 2006. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre especies de todas las formas de vida. chav = *Chuquiraga avellanedae*, chhy = *Chuquiraga erinacea* subsp. *hystrix*, ln = *Larrea nitida*, ld = *Larrea divaricata*, al = *Atriplex lampa*, pa = *Prosopis alpataco*, pg = *Prosopidastrum globosum*, lch = *Lycium chilense*, bs = *Bougainvillea spinosa*, nt = *Nassella tenuis*, js = *Jarava speciosa* y pl = *Poa ligularis*.

La concentración de fenoles solubles en las hojas verdes varió entre formas de vida y las variaciones fueron distintas en los dos años (interacción significativa forma de vida x año $F_{2,36} = 36,935$; $p = 0,026$; $n = 48$) (Figura 3.7). Los pastos perennes presentaron la menor concentración de fenoles solubles en las hojas

verdes mientras que esta variable no difirió entre los arbustos siempre-verdes y los arbustos caducifolios. Sólo en el caso de los arbustos siempre-verdes se registró un aumento en la concentración de fenoles solubles en el segundo año de estudio.

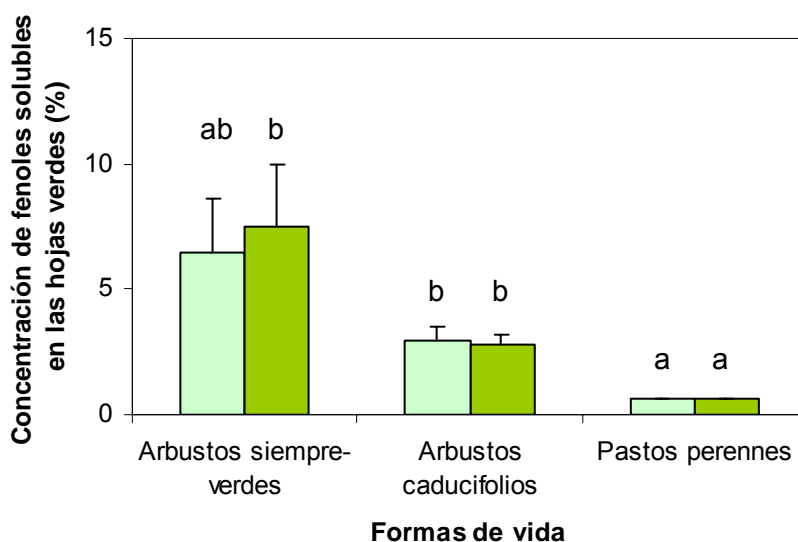


Figura 3.7. Valores medios \pm un error estándar de la concentración de fenoles solubles en las hojas verdes de las formas de vida de plantas (arbustos siempre-verdes, arbustos caducifolios y pastos perennes) en los dos años de estudio; las barras de color verde claro corresponden al año 2005 y las barras de color verde oscuro al año 2006. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre formas de vida y años.

La concentración de fenoles solubles en las hojas verdes difirió significativamente entre las especies ($H_{11} = 220,97$; $p < 0,0001$; $n = 235$) pero no difirió entre años de estudio ($H_1 = 0,64$; $p = 0,36$; $n = 235$) (Figura 3.8). Dentro de los arbustos siempre-verdes, las especies que presentaron mayor concentración de fenoles en sus hojas verdes fueron los arbustos siempre-verdes del género *Larrea*, que mostraron valores entre 4 y 10 veces mayores a los de las demás especies. En el extremo opuesto, los pastos perennes y *A. lampa* (arbusto siempre-verde) presentaron las menores concentraciones de fenoles solubles en las hojas verdes. Los arbustos siempre-verdes del género *Chuquiraga* presentaron valores de fenoles

solubles en sus hojas verdes que no difirieron de los de las especies de arbustos caducifolios con los valores más bajos.

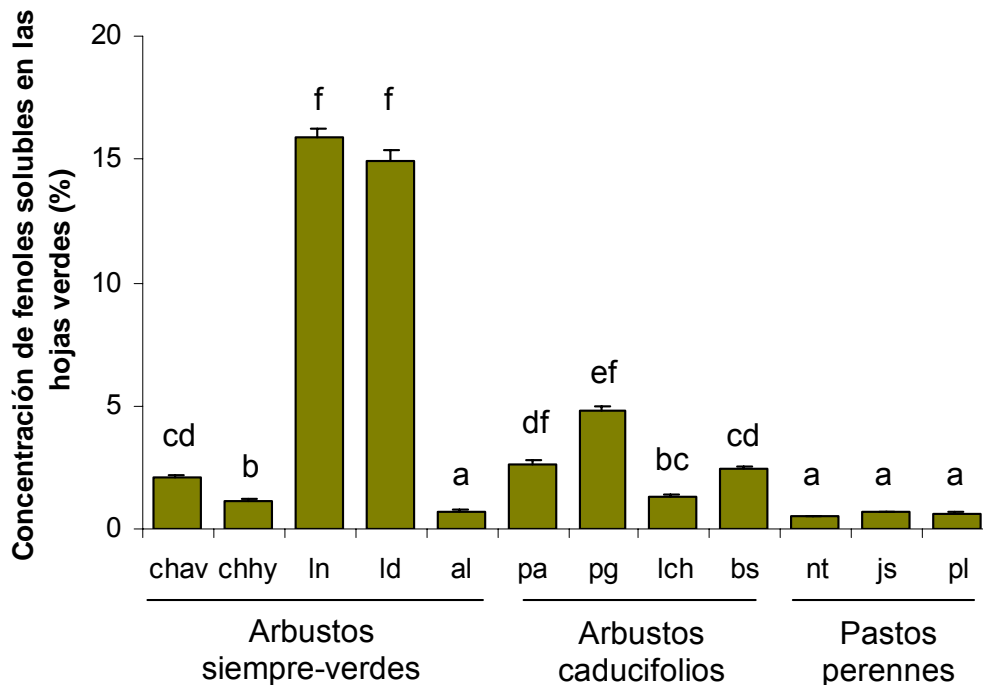


Figura 3.8. Valores medios \pm un error estándar de la concentración de fenoles solubles en las hojas verdes de las especies de cada forma de vida. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre especies de todas las formas de vida. chav = *Chuquiraga avellanedae*, chhy = *Chuquiraga erinacea* subsp. *hystrix*, ln = *Larrea nitida*, ld = *Larrea divaricata*, al = *Atriplex lampa*, pa = *Prosopis alpataco*, pg = *Prosopidastrum globosum*, lch = *Lycium chilense*, bs = *Bougainvillea spinosa*, nt = *Nassella tenuis*, js = *Jarava speciosa* y pl = *Poa ligularis*.

La concentración de lignina en las hojas verdes no difirió entre las tres formas de vida (arbustos siempre-verdes, arbustos caducifolios y pastos perennes) ($F_{2,34} = 7,03$; $p = 0,21$; $n = 46$) ni entre los años de estudio ($F_{1,34} = 1,07$; $p = 0,57$; $n = 46$) (Figura 3.9).

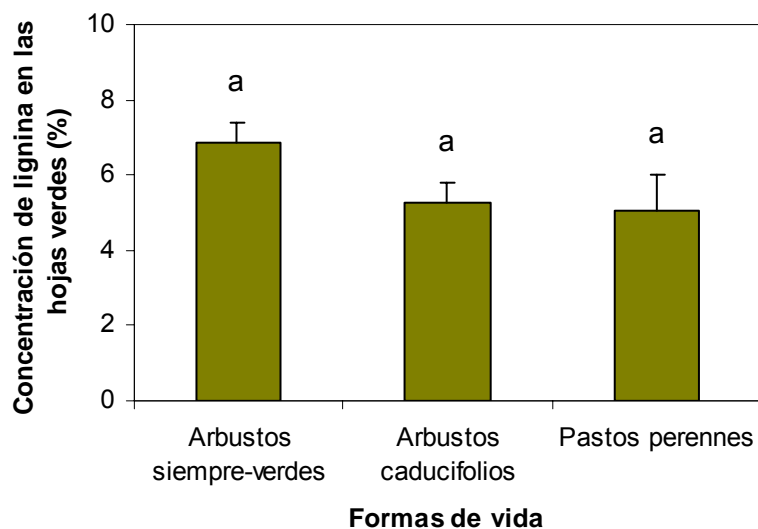


Figura 3.9. Valor medio \pm un error estándar de la concentración de lignina en las hojas verdes de las formas de vida de plantas (arbustos siempre-verdes, arbustos caducifolios y pastos perennes). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre formas de vida.

La concentración de lignina en las hojas verdes difirió entre las especies ($F_{11,89} = 27,52$; $p = 0,002$; $n = 135$) y no difirió entre años de estudio ($F_{1,89} = 0,25$; $p = 0,62$; $n = 135$) (Figura 3.10). En especies de las tres formas de vida se encontraron valores altos de concentración de lignina en las hojas verdes. Las especies que presentaron la mayor concentración de lignina en sus hojas verdes fueron las especies del género *Chuquiraga*, *A. lampa* (arbustos siempre-verdes), *P. alpataco* (arbusto caducifolio) y *J. speciosa* (pasto perenne). El pasto perenne *P. ligularis* presentó la menor concentración de lignina en las hojas verdes entre las especies de todas las formas de vida.

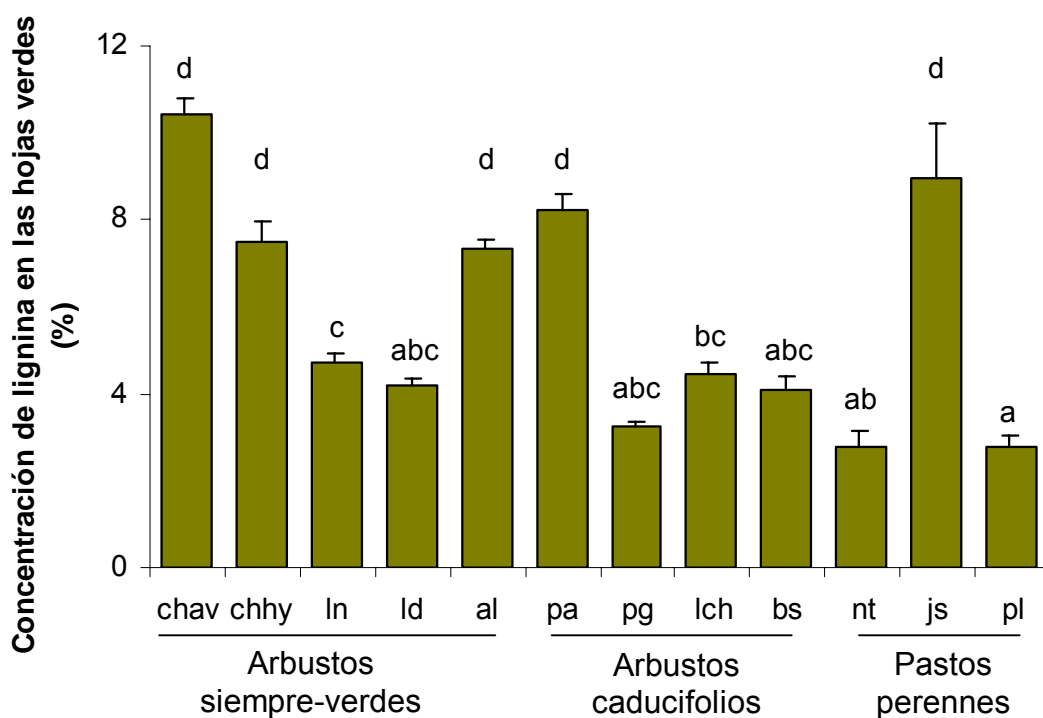


Figura 3.10. Valores medios \pm un error estándar de la concentración de lignina en las hojas verdes de las especies de cada forma de vida. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre especies de todas las formas de vida. chav = *Chuquiraga avellanadae*, chhy = *Chuquiraga erinacea* subsp. *hystrix*, ln = *Larrea nitida*, ld = *Larrea divaricata*, al = *Atriplex lampa*, pa = *Prosopis alpacato*, pg = *Prosopidastrum globosum*, lch = *Lycium chilense*, bs = *Bougainvillea spinosa*, nt = *Nassella tenuis*, js = *Jarava speciosa* y pl = *Poa ligularis*.

La masa foliar por unidad de área (MFA) en las hojas verdes fue mayor en los arbustos siempre-verdes que en los arbustos caducifolios y los pastos perennes ($F_{2,36} = 67,445$; $p = 0,02$; $n = 48$) y no difirió entre años de estudio ($F_{1,36} = 3,83$; $p = 0,27$; $n = 48$) (Figura 3.11).

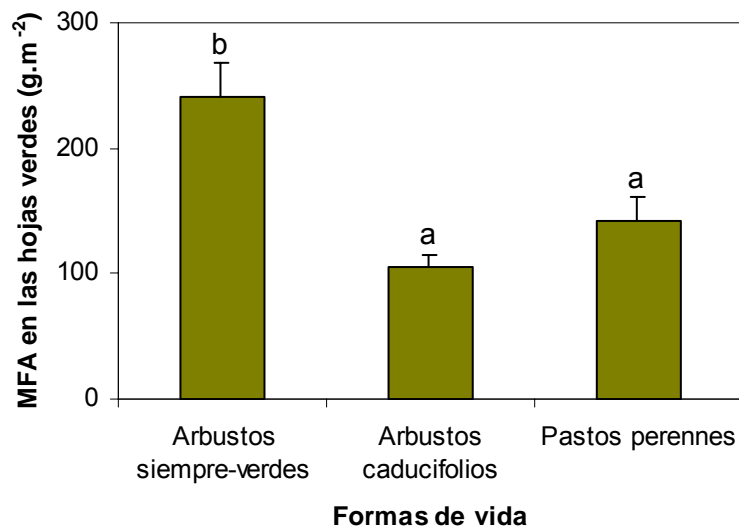


Figura 3.11. Valor medio \pm un error estándar de la masa por unidad de área (MFA) en las hojas verdes de las formas de vida (arbustos siempre-verdes, arbustos caducifolios y pastos perennes). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre formas de vida.

La MFA en las hojas verdes difirió significativamente entre las especies ($F_{11,191} = 76,77$; $p < 0,0001$; $n = 239$) y no difirió entre años de estudio ($F_{1,191} = 20,61$; $p = 0,085$; $n = 239$) (Figura 3.12). Dentro de los arbustos siempre-verdes, la especie que presentó mayor masa por unidad de área fue *C. erinacea* subsp. *hystrix* seguida por *C. avellanedae*. Dentro de los pastos perennes el mayor valor de MFA en las hojas verdes se registró en *J. speciosa* cuyo valor no difirió del de *C. avellanedae*. *Prosopis alpataco* presentó el mayor valor de MFA en las hojas verdes dentro de los arbustos caducifolios. Este valor fue similar al de las especies del género *Larrea* que presentaron los menores valores dentro de los arbustos siempre-verdes. En cambio, *L. chilense* (arbusto caducifolio) presentó el menor valor de MFA entre todas las especies.

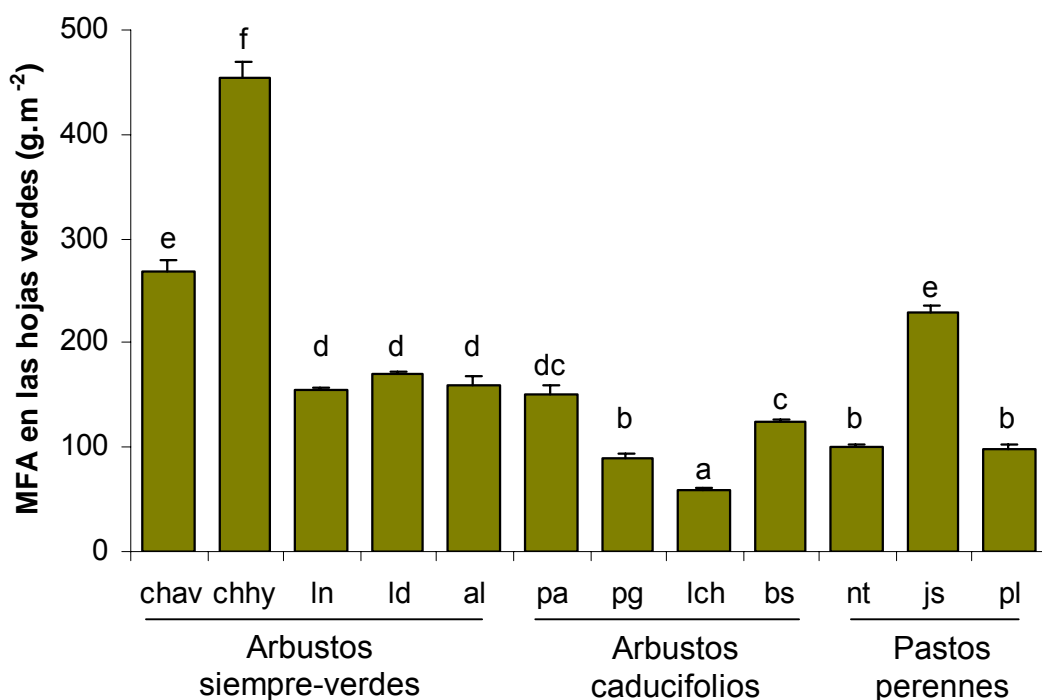


Figura 3.12. Valor medio \pm un error estándar de la concentración de la masa por unidad de área (MFA) en las hojas verdes de las especies de cada forma de vida. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre especies de todas las formas de vida. chav = *Chuquiraga avellanadae*, chhy = *Chuquiraga erinacea* subsp. *hystrix*, ln = *Larrea nitida*, ld = *Larrea divaricata*, al = *Atriplex lampa*, pa = *Prosopis alpacato*, pg = *Prosopidastrum globosum*, lch = *Lycium chilense*, bs = *Bougainvillea spinosa*, nt = *Nassella tenuis*, js = *Jarava speciosa* y pl = *Poa ligularis*.

La longevidad foliar varió entre las formas de vida y las especies ($F_{2,8} = 10,45$, $p = 0,006$, $n = 11$; $F_{10,84} = 92,01$, $p < 0,0001$, $n = 95$, respectivamente) (Tabla 3.1). Las hojas de los arbustos siempre-verdes fueron más longevas que la de los arbustos caducifolios y la de los pastos perennes. *Prosopidastrum globosum* (arbusto caducifolio) presentó las hojas de menor longevidad mientras que las especies del género *Chuquiraga* (arbusto siempre-verde) fueron las que presentaron las hojas más longevas. Dentro de los pastos perennes *J. speciosa* presentó las hojas de mayor longevidad que resultaron similares a las de los arbustos caducifolios *P. alpacato* y *B. spinosa* y a las hojas del arbusto siempre-verde *L. nitida*.

Tabla 3.1. Número de individuos y número de hojas entre paréntesis, longevidad foliar (promedio \pm error estándar) y máxima longevidad foliar de las especies de las formas de vida de plantas (arbustos siempre-verdes, arbustos caducifolios y pastos perennes). Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre formas de vida y letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre especies.

Formas de vida y especies	Nº de individuos (Nº de hojas)	Longevidad foliar promedio (días)	Máxima longevidad foliar (días)
Arbustos siempre-verdes:		B	
<i>Chuquiraga avellanedae</i>	7 (68)	504,1 \pm 23,94 f	914,5
<i>Chuquiraga erinacea</i> subsp. <i>hystrix</i>	8 (101)	558,6 \pm 31,38 f	942
<i>Larrea nítida</i>	8 (44)	260,4 \pm 30,86 de	480,5
<i>Larrea divaricata</i>	6 (29)	336,4 \pm 17,07 e	575
Arbustos caducifolios:		A	
<i>Prosopis alpataco</i>	10	214,5 \pm 0,16 d	215
<i>Prosopidastrum globosum</i>	10	69,8 \pm 4,42 a	93,5
<i>Lycium chilense</i>	10	134,5 \pm 5,34 b	152,5
<i>Bougainvillea spinosa</i>	10	155,7 \pm 5,37 bc	173,5
Pastos perennes:		A	
<i>Nassella tenuis</i>	10 (26)	121,7 \pm 13,06 b	243,5
<i>Jarava speciosa</i>	8 (20)	190 \pm 12,74 cd	360,5
<i>Poa ligularis</i>	8 (22)	121,2 \pm 4,93 b	180,5

3.3.3. Atributos de las hojas senescentes de las especies y las formas de vida

La concentración de N en las hojas senescentes no difirió entre las formas de vida ($F_{2,32} = 23,36$; $p = 0,054$; $n = 44$) ni entre años de estudio ($F_{1,32} = 0,002$; $p = 0,97$; $n = 44$) (Figura 3.13).

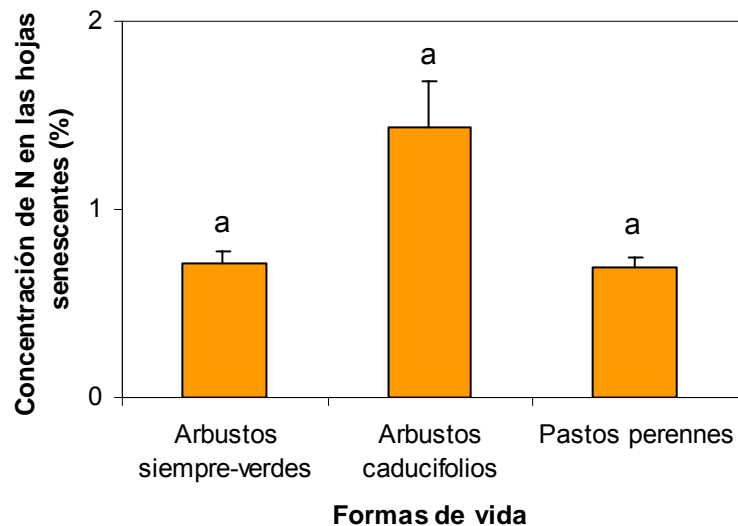


Figura 3.13. Valor medio \pm un error estándar de la concentración de N en las hojas senescentes de las formas de vida (arbustos siempre-verdes, arbustos caducifolios y pastos perennes). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre formas de vida.

La concentración de N en las hojas senescentes difirió entre especies ($H_{10} = 150,09$; $p < 0,0001$; $n = 202$) pero no varió entre años de estudio ($H_1 = 0,04$; $p = 0,85$; $n = 202$) (Figura 3.14). La variación más amplia de esta variable se registró entre las especies caducifolias. *Prosopis alpataco* presentó la mayor concentración de N en las hojas senescentes entre las especies caducifolias y las especies de las otras formas de vida. En el extremo opuesto, *C. avellanae* (arbusto siempre-verde) presentó el menor valor de esta variable entre todas las especies. Dentro de los pastos perennes, *J. speciosa* presentó la menor concentración de N en las hojas senescentes y este valor no difirió significativamente del de *C. avellanae*.

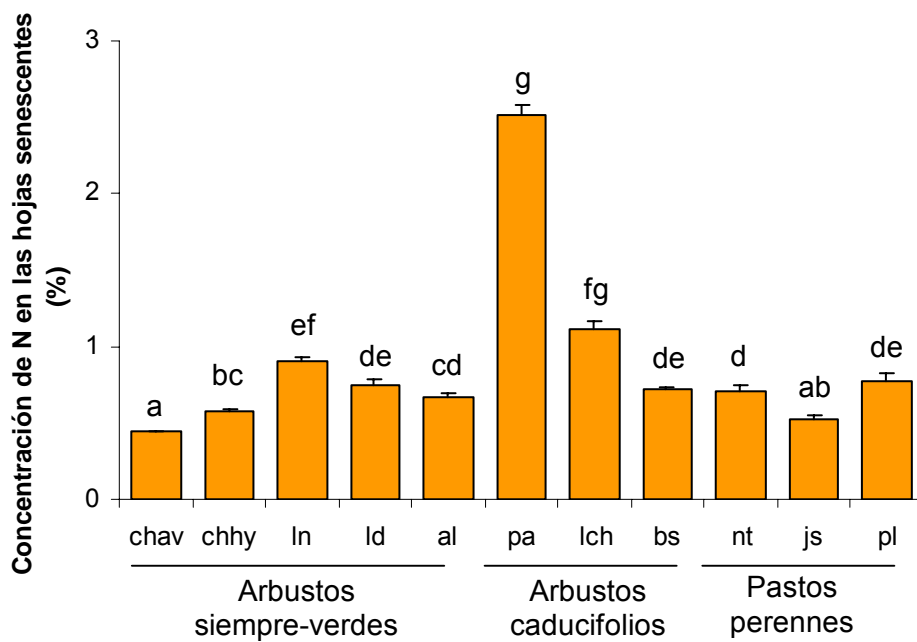


Figura 3.14. Valores medios \pm un error estándar de la concentración de N en las hojas senescentes de las especies de cada forma de vida. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre especies de todas las formas de vida. chav = *Chuquiraga avellanedae*, chhy = *Chuquiraga erinacea* subsp. *hystrix*, ln = *Larrea nitida*, ld = *Larrea divaricata*, al = *Atriplex lampa*, pa = *Prosopis alpacato*, lch = *Lycium chilense*, bs = *Bougainvillea spinosa*, nt = *Nassella tenuis*, js = *Jarava speciosa* y pl = *Poa ligularis*.

La concentración de fenoles solubles en las hojas senescentes difirió entre las formas de vida ($F_{2,29} = 88,59$; $p = 0,001$; $n = 41$) pero no varió entre años de estudio ($F_{1,29} = 1,03$; $p = 0,402$; $n = 41$) (Figura 3.15). Los arbustos siempre-verdes y los caducifolios presentaron mayor concentración de fenoles solubles en las hojas senescentes que los pastos perennes.

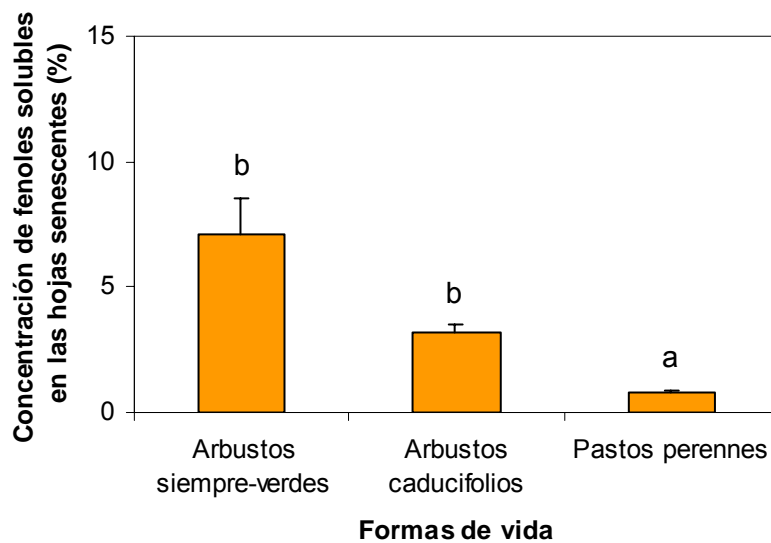


Figura 3.15. Valores medios \pm un error estándar de la concentración de fenoles solubles en las hojas senescentes de las formas de vida de plantas (arbustos siempre-verdes, arbustos caducifolios y pastos perennes). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre formas de vida.

La concentración de fenoles solubles en las hojas senescentes varió significativamente entre las especies ($H_{10} = 179,75$; $p < 0,0001$; $n = 189$) y no mostró diferencias entre años ($H_1 = 0,36$; $p = 0,55$; $n = 189$) (Figura 3.16). Las especies del género *Larrea* presentaron los valores más altos de fenoles solubles entre todas las especies. Dentro de las especies siempre-verdes el menor valor correspondió a *A. lampa* y las especies del género *Chuquiraga* mostraron valores intermedios similares a los de los arbustos caducifolios.

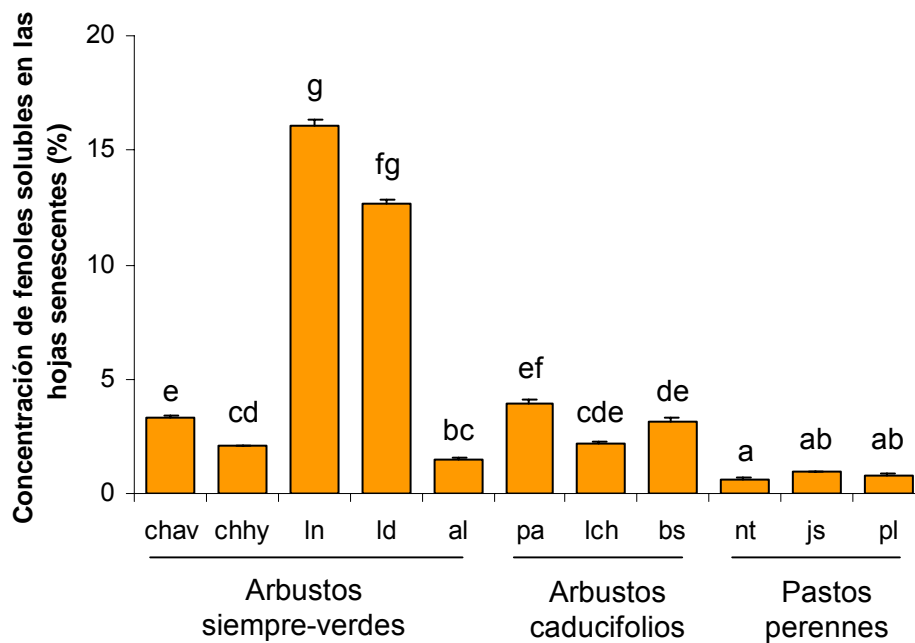


Figura 3.16. Valores medios \pm un error estándar de la concentración de fenoles solubles en las hojas senescentes de las especies de cada forma de vida (arbustos siempre-verdes, arbustos caducifolios y pastos perennes). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre especies de todas las formas de vida. chav = *Chuquiraga avellanedae*, chhy = *Chuquiraga erinacea* subsp. *hystrix*, ln = *Larrea nitida*, ld = *Larrea divaricata*, al = *Atriplex lampa*, pa = *Prosopis alpataco*, lch = *Lycium chilense*, bs = *Bougainvillea spinosa*, nt = *Nassella tenuis*, js = *Jarava speciosa* y pl = *Poa ligularis*.

La concentración de lignina en las hojas senescentes no difirió entre las formas de vida ($F_{2,30} = 3,287$; $p = 0,051$; $n = 42$) pero varió entre años ($F_{1,30} = 6,532$; $p = 0,016$; $n = 42$), (Figura 3.17). Las concentraciones de lignina en las hojas senescentes fueron mayores en el primer año que en el segundo año.

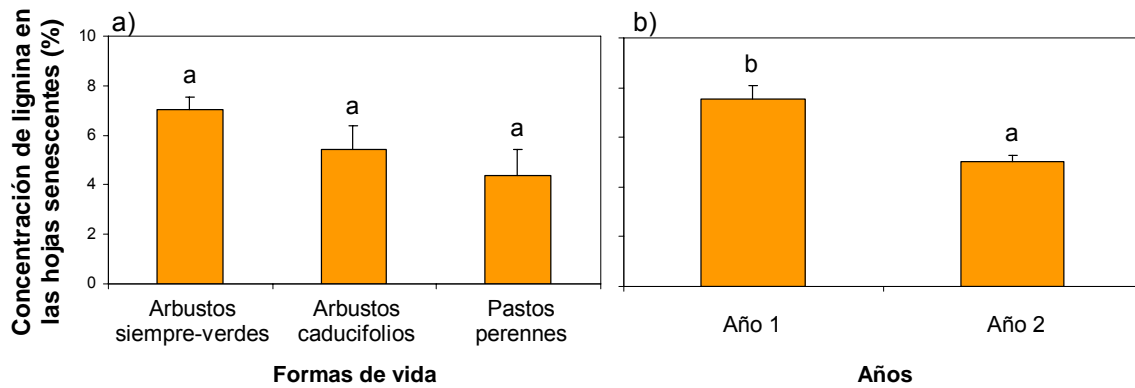


Figura 3.17. Valores medios \pm un error estándar de a) la concentración de lignina en las hojas senescentes de las formas de vida de plantas (arbustos siempre-verdes, arbustos caducifolios y pastos perennes) y b) en los dos años de estudio. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre a) formas de vida y b) años.

La concentración de lignina en las hojas senescentes difirió entre especies ($H_{10} = 69,20$; $p < 0,0001$; $n = 107$) y entre los años de estudio ($H_1 = 14,89$; $p < 0,0001$; $n = 107$) (Figura 3.18). Las especies presentaron mayor concentración de lignina en sus hojas senescentes en el primer año que en el segundo. Las mayores diferencias se encontraron en *C. avellanadae* (arbusto siempre-verde) y *J. speciosa* (pasto perenne).

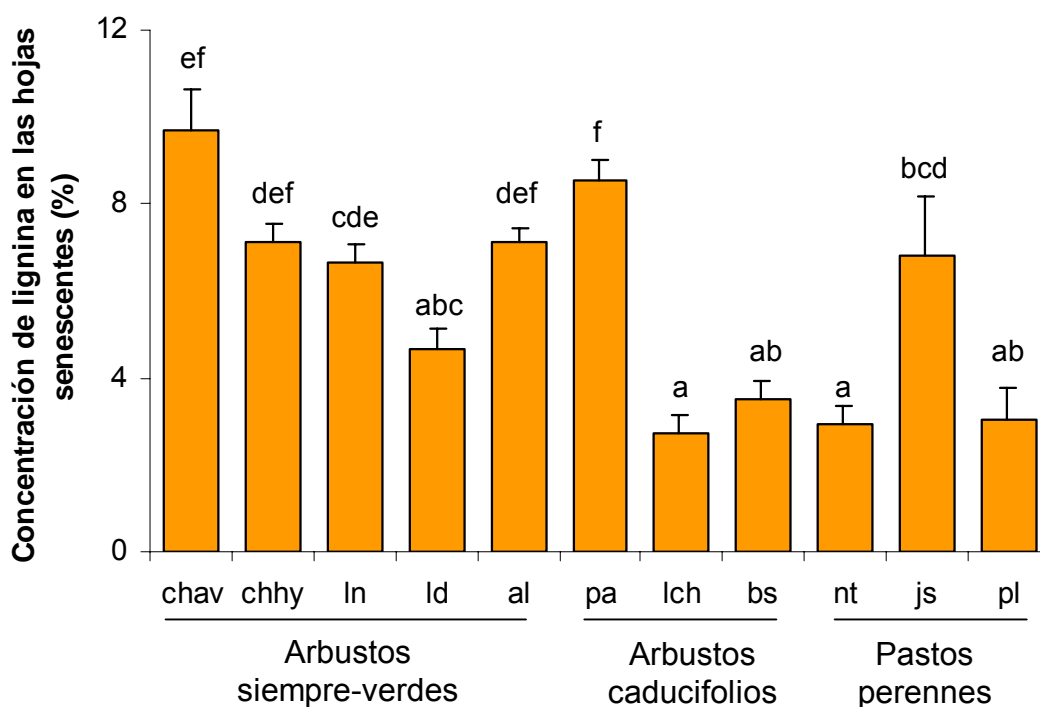


Figura 3.18. Valores medios \pm un error estándar de la concentración de lignina en las hojas senescentes de las especies de cada forma de vida. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre especies de todas las formas de vida. chav = *Chuquiraga avellanedae*, chhy = *Chuquiraga erinacea* subsp. *hystrix*, ln = *Larrea nitida*, ld = *Larrea divaricata*, al = *Atriplex lampa*, pa = *Prosopis alpataco*, lch = *Lycium chilense*, bs = *Bougainvillea spinosa*, nt = *Nassella tenuis*, js = *Jarava speciosa* y pl = *Poa ligularis*.

3.3.5. Eficiencia de reabsorción de N de las especies y formas de vida

La eficiencia de reabsorción de N varió entre formas de vida dependiendo del año (interacción significativa forma de vida x año $F_{2,32} = 33,43$; $p = 0,029$; $n = 44$) (Figura 3.19). La eficiencia de reabsorción de N no varió entre años en los arbustos caducifolios y en los pastos perennes. En los arbustos siempre-verdes, la eficiencia de reabsorción de N fue mayor en el primer año con respecto al segundo. De esta manera, en el primer año no hubo diferencias en la eficiencia de reabsorción de N entre las formas de vida mientras que en el segundo año los pastos presentaron mayores eficiencias de reabsorción de N en comparación con los arbustos siempre-verdes.

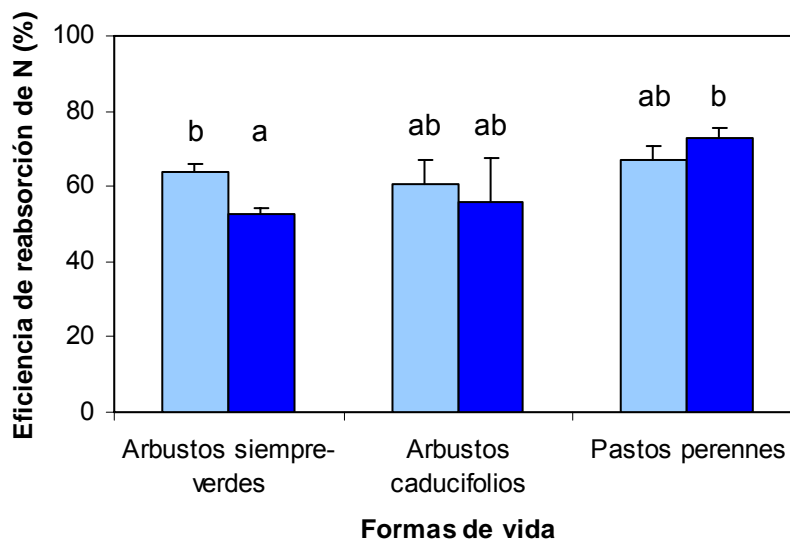


Figura 3.19. Valores medios \pm un error estándar de la eficiencia de reabsorción de N de las formas de vida de plantas (arbustos siempre-verdes, arbustos caducifolios y pastos perennes) en los dos años de estudio; las barras azul claro corresponden al año 2005 y las azul oscuro al año 2006. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las formas de vida y años.

La eficiencia de reabsorción de N varió entre especies dependiendo del año de estudio (interacción significativa especie \times año $F_{10,158} = 6,99$; $p = 0,002$; $n = 202$) (Figura 3.20). En los arbustos siempre-verdes se observaron diferencias en la eficiencia de reabsorción de N en el primer año mientras que no se observaron diferencias en el segundo año. En las otras formas de vida las diferencias en la reabsorción de N entre especies se mantuvieron los dos años. Entre todas las especies, *Prosopis alpataco* (arbusto caducifolio) presentó la menor eficiencia de reabsorción de N en los dos años. En el primer año, las especies con mayor eficiencia de reabsorción de N fueron el arbusto siempre-verde *C. avellanadae*, el arbusto caducifolio *L. chilense* y el pasto perenne *N. tenuis* que presentaron valores similares. En cambio, en el segundo año las mayores eficiencias las presentaron las dos últimas especies.

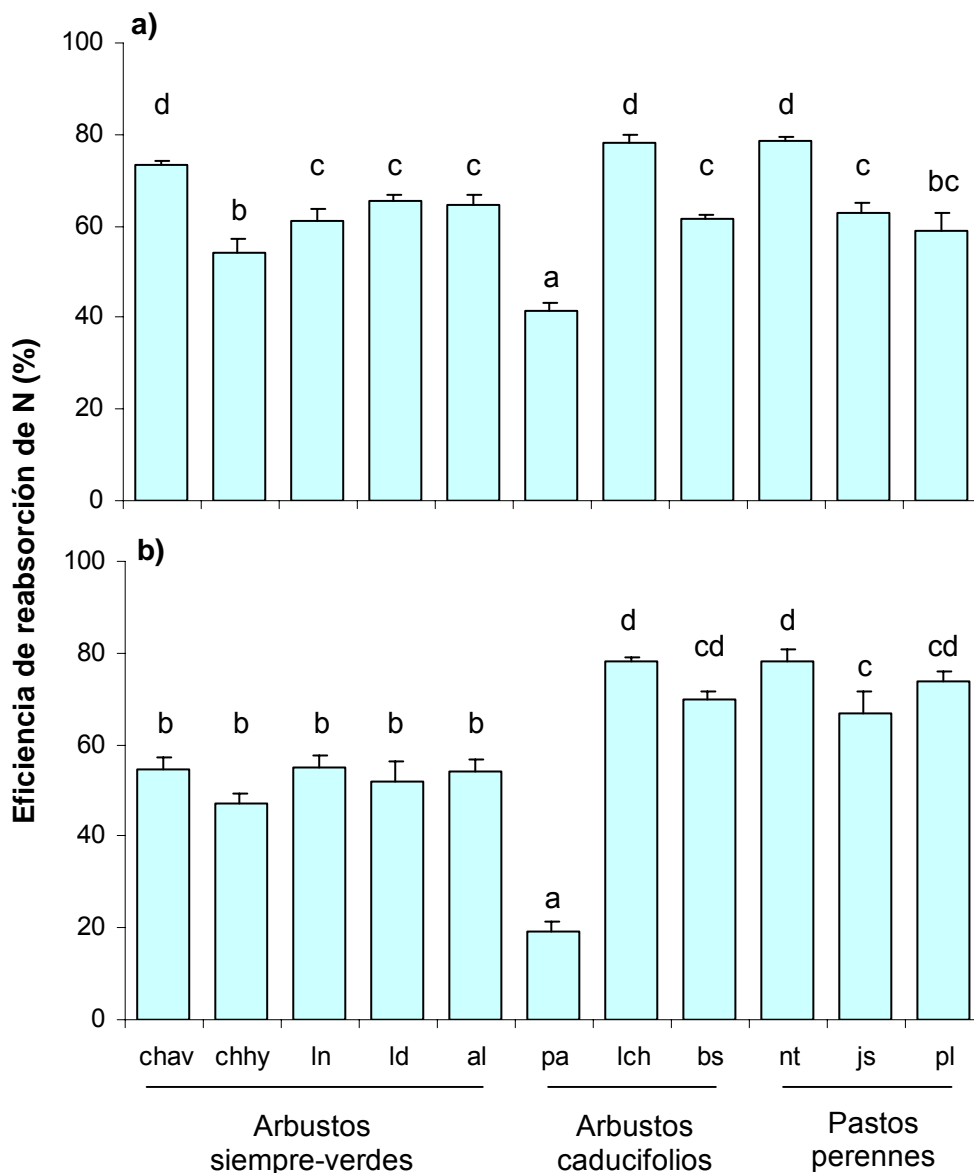


Figura 3.20. Valores medios \pm un error estándar de la eficiencia de reabsorción de N de las especies de cada forma de vida en los dos años de estudio, a) año 2005 y b) año 2006. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre especies de todas las formas de vida. chav = *Chuquiraga avellanedae*, chhy = *Chuquiraga erinacea* subsp. *hystrix*, ln = *Larrea nitida*, ld = *Larrea divaricata*, al = *Atriplex lampa*, pa = *Prosopis alpataco*, lch = *Lycium chilense*, bs = *Bougainvillea spinosa*, nt = *Nassella tenuis*, js = *Jarava speciosa* y pl = *Poa ligularis*.

3.4. Discusión

La covariación entre atributos foliares encontrada en esta tesis aportó evidencia a favor de la H1, lo que concuerda con trabajos realizados en otros ecosistemas del mundo (Chabot & Hicks 1982, Mooney & Gulmon 1982, Reich et al. 1992) y con resultados de estudios que analizaron tendencias globales (Reich et al. 1997, Wright et al. 2004b). Estos resultados aportaron nueva evidencia de que las hojas verdes poco longevas tienen bajos valores de MFA y altas concentraciones de N en relación con las hojas verdes longevas. En contraposición con lo esperado, las concentraciones de fenoles solubles en las hojas verdes y senescentes no se relacionaron con ningún otro atributo foliar. Estos resultados son consistentes con los de un trabajo reciente (Kazakou et al. 2006) en el cual tampoco se encontró una relación significativa entre la concentración de fenoles solubles en las hojas senescentes y las variables foliares medidas en ese trabajo (área foliar específica y concentración de N entre otras). Dichos autores adjudican la falta de relación a que las técnicas habitualmente usadas para cuantificar la concentración de fenoles no son muy específicas, pudiendo ocurrir lo mismo en este caso.

Los resultados no apoyan a la H2 ya que no se encontró relación entre la eficiencia de reabsorción de N y la concentración de compuestos secundarios. Por el contrario, la eficiencia de reabsorción de N se relacionó con la concentración de N en las hojas verdes (Figura 3.4 b'). Dorrepaal et al. (2004) señalaron que la concentración de N en las hojas verdes es el principal determinante de los patrones de reabsorción de N, coincidiendo con otros autores quienes reportaron que las hojas con concentraciones elevadas de N reabsorben mayor cantidad de este

nutriente debido, posiblemente, a que poseen elevadas cantidades de compuestos solubles fácilmente transportables (Lajtha 1987, Milla et al. 2005).

En concordancia con lo expuesto en el párrafo anterior, no se registraron diferencias en las concentraciones de N en las hojas senescentes de las especies entre años pero sí en las concentraciones de N en las hojas verdes. En consecuencia, los menores valores de N en las hojas verdes durante el segundo año de estudio en los arbustos siempre-verdes se reflejaron en menores porcentajes de reabsorción de N en relación con los pastos perennes y los arbustos caducifolios.

La relación existente entre la eficiencia de reabsorción de N con la longevidad y la MFA cuando se excluye a *P. alpataco* del análisis posiblemente sea el resultado entre los compromisos que caracterizan las estrategias de las especies de crecimiento lento (conservación de N en hojas longevas con elevada MFA) *versus* aquellos propios de las estrategias de las especies de rápido crecimiento (hojas con baja MFA, elevada concentración de N, y alta tasa de recambio) (Berendse & Aerts 1987, Reich et al. 1992, 2003, Díaz et al. 2004). En consecuencia, las especies con hojas longevas con alta MFA y baja concentración de N presentan bajas eficiencias de reabsorción N, ya que la eficiencia de N estaría asociada positivamente a la concentración de N en las hojas verdes. La longevidad foliar está estrechamente asociada con un conjunto de atributos no sólo foliares sino de toda la planta, incluyendo las tasas de fotosíntesis y respiración, la composición estructural y química de las hojas y los patrones de asignación de biomasa (Reich et al. 1998). Por otra parte, en contraposición con lo expuesto arriba, la especie fijadora de N *P. alpataco* presentó los menores porcentajes de eficiencia de reabsorción de N y los mayores valores de este nutriente en sus hojas senescentes. Este resultado coincide

con lo hallado para otras especies fijadoras de N (Killingbeck 1996, Killingbeck & Whitford 2001). Además, la relación encontrada entre la eficiencia de reabsorción de N y la longevidad foliar podría deberse a que estos dos atributos (longevidad y reabsorción de N) definen el tiempo medio de residencia de los nutrientes y están inversamente relacionados (Garnier & Aronson 1998, Eckstein et al 1999). Estos resultados aportan evidencia sobre la existencia de distintos mecanismos de conservación de N entre las especies que coexisten en los ecosistemas áridos, en este caso el Monte patagónico. Entre las especies de las formas de vida dominantes, los nutrientes pueden ser conservados minimizando el contenido de nutrientes en las hojas antes de su abscisión y relocalizándolos en otras partes de la planta o bien extendiendo el tiempo de residencia de los nutrientes en las hojas longevas (Aerts & Chapin III 2000). Los resultados de esta tesis aportan evidencia de esta relación entre las especies que coexisten en un mismo ambiente.

Los resultados no apoyan la H3 ya que la eficiencia de reabsorción de N no se relacionó con la concentración de N en las hojas senescentes. Killingbeck & Whitford (2001) postularon que la eficiencia de reabsorción de N y la concentración de N en las hojas senescentes (proficiencia de reabsorción *sensu* Killingbeck 1996) son dos medidas complementarias de la reabsorción y que no están necesariamente relacionadas entre sí. En cambio, la concentración de N en las hojas senescentes estuvo relacionada con la concentración de N en las hojas verdes (Figura 3.4 a'). Esto está en concordancia con lo encontrado por Wright & Westoby (2003) quienes hallaron que las especies de hojas longevas tienen alta MFA y baja concentración de N tanto en las hojas verdes como las senescentes. Igualmente, otros autores (Killingbeck & Whitford, 2000, van Heerwaarden et al. 2003, Milla et al. 2005)

encontraron que las hojas con elevadas concentraciones de N producen hojas senescentes más ricas en N.

Los resultados no apoyan la H4 ya que los atributos se solaparon entre las formas de vida. Este solapamiento puede asociarse con el comportamiento fenológico de las especies reportado en el capítulo 2. Las especies que mantuvieron actividad vegetativa u hojas verdes en el verano (estación seca) fueron las que presentaron las hojas más densas, independientemente de su forma de vida (Capítulo 2 de esta tesis). El pasto perenne *J. speciosa*, que mantuvo hojas verdes durante la estación seca, y el arbusto caducifolio *P. apataco*, que desarrolló actividad vegetativa en el verano, mostraron elevada MFA al igual que las especies de arbustos siempre-verdes. Wright et al. (2004a) indicaron que la MFA elevada puede interpretarse como una adaptación que mantiene las funciones de las hojas (o al menos pospone su muerte) bajo condiciones de sequía. Al mismo tiempo, dichas especies se asemejaron más en cuanto a las concentraciones de lignina y a la longevidad de sus hojas a los arbustos siempre-verdes que a las otras especies de pastos perennes y a los arbustos caducifolios. Esto concuerda con los resultados reportados por Reich et al. (1992), quienes encontraron que las especies caducifolias con hojas que persisten por 9-10 meses probablemente compartan más estrechamente características con las especies de siempre-verdes con follajes de 2-3 años de longevidad que con las especies caducifolias que mantienen sus hojas por 2-3 meses.

De la misma manera, los atributos de las hojas senescentes se solaparon entre las formas de vida. Algunos arbustos siempre-verdes (las especies del género *Chuquiraga*) mostraron concentraciones de N en sus hojas senescentes similares a

la de los pastos. Asimismo, Aerts (1996) encontró que las especies siempre-verdes y las gramíneas presentaron menores concentraciones de N que las especies caducifolias y las hierbas. Igualmente, Craine & Mack (1998) hallaron que algunas especies siempre-verdes redujeron la concentración de N en sus hojas senescentes a niveles más bajos que cualquier especie caducifolia. La concentración de N en las hojas senescentes de los pastos perennes fue mayor que las encontradas en estudios previos en el mismo sitio (Carrera et al. 2000, 2003). Estas diferencias podrían deberse a diferencias en las precipitaciones entre años, ya que las precipitaciones en los meses de primavera de los años incluidos en esta tesis fueron menores que la precipitación media histórica, mientras que en los trabajos de Carrera et al. (2000, 2003) fueron mayores, sugiriendo un posible control de la sequía sobre la reabsorción de N. Apoyando esta idea, otros estudios propusieron que la sequía podría ejercer un control sobre la eficiencia de reabsorción de N aumentando la concentración de N en las hojas senescentes (Pugnaire & Chapin III 1992, Yuan et al. 2005). Asimismo, la existencia de variabilidad temporal en la concentración de N en las hojas senescentes y la eficiencia de reabsorción de N ha sido anteriormente descrita (Killingbeck 1996, Distel et al. 2003).

En concordancia con lo expuesto en el párrafo anterior, Bertiller et al. (2006) encontraron un gran solapamiento entre las especies y formas de vida en los atributos de las hojas que están relacionadas con la conservación de N a lo largo de un gradiente de humedad desde el bosque hasta la estepa en la Patagonia. Por otro lado, la falta de diferencias en la concentración de N en las hojas senescentes entre las formas de vida apoya la idea de la existencia de una fuerte selección en los ambientes pobres en agua y nutrientes en aquellos atributos de las plantas que

reducen las pérdidas de nutrientes (Grime 1979, Eckstein et al. 1999). Según algunos autores la baja concentración de N en las hojas senescentes en los ambientes pobres en este nutriente sugiere que la selección actuó sobre ese atributo más que sobre las eficiencias de reabsorción de N (Killingbeck 1996, Wright & Westoby 2003, Kazakou et al. 2007).

En conclusión, las especies dominantes del Monte patagónico poseen cierta combinación de atributos foliares que son el reflejo de distintas estrategias de asignación de C y conservación de N, independientemente de las formas de vida a las que pertenecen. Esta combinación de atributos parece ser el resultado de compromisos relacionados con la tolerancia/evitación de la sequía y/o la utilización más eficiente del N.

Capítulo 4

Senescencia foliar y su relación con las estrategias de asignación de carbono y conservación de nitrógeno de las hojas

4.1. Introducción

La última fase del desarrollo de las hojas es su senescencia que finaliza con la abscisión foliar. Los nutrientes que no son reabsorbidos por la planta pasan a formar parte del mantillo del suelo. El mantillo foliar es un camino importante de retorno de los nutrientes al suelo (McNaughton et al. 1989, Wardle et al. 2004). El proceso de senescencia foliar es un aspecto fundamental del comportamiento adaptativo de las plantas en relación con los cambios ambientales que soportan (Hikosaka 1996). La senescencia, como ocurre con otros procesos programados, se inicia por estímulos ambientales y está regulada mediante hormonas, finalizando con la muerte y abscisión del órgano en cuestión. Las distintas especies pueden mostrar amplias diferencias en los patrones temporales de senescencia foliar desde la muerte de las hojas en series sucesivas (según el orden en que han ido surgiendo) hasta eventos de senescencia masiva donde todas las hojas que se diferencian durante un ciclo de crecimiento mueren en forma simultánea (Larcher 1995).

En los ambientes áridos y semiáridos las hojas de la mayoría de las especies dominantes presentan defensas químicas y estructurales probablemente como resultado de la presión selectiva conjunta de la aridez y de la herbivoría (Lauenroth 1998, Adler et al. 2005). El desarrollo de estas defensas implica la formación de hojas densas con paredes celulares gruesas, con alta proporción de esclerénquima, altas concentraciones de compuestos secundarios (tales como lignina, taninos, fenoles, terpenos) y baja concentración de N (Coley 1988, Harborne 1998, Aerts & Chapin III 2000, Wright & Cannon 2001). Las estructuras mecánicas y químicas que actúan como defensas contra el estrés hídrico y la herbivoría durante la vida de las hojas también pueden actuar como defensas contra el ataque de distintos tipos de

organismos a los tejidos senescentes después que estos se han incorporado al mantillo del suelo (Takeda et al. 1987). En la mayoría de los casos, la producción de hojas densas capaces de mantener un buen balance hídrico y mecanismos eficientes de defensas antiestrés (biótico u abiótico) están asociados a una mayor longevidad y una menor tasa de recambio de foliar (Westoby et al. 2002, Wright et al. 2002, Kikuzawa 2004), lo que es una ventaja en ecosistemas limitados por nutrientes (Small 1972, Chabot & Hicks 1982, Aerts & Chapin III 2000, Casper et al. 2001).

Muchos trabajos han abordado aspectos relacionados con las estrategias de asignación de C y conservación de nutrientes y sus interrelaciones en gradientes de productividad y en distintos tipos de ambientes (Reich et al. 1992, 1999, 2003, Poorter & De Jong 1999, Eckstein et al. 1999, Westoby et al. 2002, Wright et al. 2002, 2004a). Sin embargo, hay pocos estudios que relacionen las estrategias de asignación de C y conservación de N en las hojas con los patrones de senescencia foliar en distintas formas de vida de plantas particularmente en ecosistemas no forestales. El patrón temporal de senescencia foliar, incluyendo la cantidad y calidad del mantillo producido, es un atributo importante en la dinámica del mantillo superficial del suelo y en los procesos posteriores de descomposición, mineralización de la materia orgánica y circulación de los nutrientes en los ecosistemas (Aerts & Chapin III 2000, Lambers et al. 2000).

En este capítulo se aborda el Objetivo 3: Analizar los atributos relevantes en la senescencia (variación temporal del proceso de senescencia y de la biomasa de hojas caídas) y posteriormente, estos resultados más los presentados en el Capítulo 3 se integran para poner a prueba las Hipótesis 5 y 6.

H5: La senescencia de las hojas poco longevas se manifiesta en un evento masivo anual durante la estación seca, mientras que la de las hojas longevas ocurre en eventos de pequeña magnitud repartidos a lo largo del ciclo anual.

H6: Los pastos perennes y los arbustos caducifolios muestran un evento masivo de senescencia foliar mientras que los arbustos siempre-verdes muestran eventos de senescencia de pequeña magnitud repartidos a lo largo del ciclo anual. La producción anual de mantillo foliar es mayor en los pastos perennes y en los arbustos caducifolios que en los arbustos siempre-verdes.

4.2. Materiales y Métodos

4.2.1. Características estructurales de las especies estudiadas

En 5 individuos seleccionados de cada especie estudiada (*Chuquiraga avellanadae*, *C. erinacea* subsp. *hystrix*, *Larrea nitida*, *L. divaricata* y *Atriplex lampa* (arbustos siempre-verdes), *Prosopis alpataco*, *Prosopidastrum globosum*, *Lycium chilense* y *Bougainvillea spinosa* (arbustos caducifolios de verano) y *Nasella tenuis*, *Jarava speciosa* y *Poa ligularis* (pastos perennes)) en cada sitio de estudio, se midió la altura de las plantas, el área de la proyección del canopeo sobre el suelo y la cobertura interna del canopeo con el objeto de relacionar las características estructurales de las especies con la producción anual de mantillo. La altura se midió desde la base hasta la parte más alta de cada planta. El área del canopeo se calculó a través del diámetro mayor y menor (Mueller-Dombois & Elleberg 1974) y la cobertura interna del canopeo se evaluó visualmente estimando el porcentaje del

área del canopeo de cada planta cubierto por ramas con hojas verdes. En el caso de *P. globosum* se consideró también a los tallos fotosintéticos.

Adicionalmente, se estimó la masa total de hojas verdes por planta mediante el método de unidades de referencia (Davis & Roberts 2000) y el índice de área foliar (IAF) siguiendo el protocolo de Jonckheere et al. (2004) en cinco individuos por especie seleccionados al azar. Los muestreos se realizaron en las mismas fechas en que se colectaron las muestras para la estimación de la masa foliar por unidad de área (MFA) de las hojas verdes. En los arbustos, el procedimiento consistió en cortar una rama modal y calcular cuantas veces se repetía esa rama en la planta entera, mientras que en los pastos se cosechó la mata entera. Posteriormente, en el laboratorio, se procedió a separar manualmente las hojas verdes que luego fueron secadas en estufa a 60° durante 48 h. Los valores de la masa de hojas verdes por rama y del número de ramas por planta se utilizaron para estimar la masa total de hojas por individuo en los arbustos. El IAF por individuo se estimó usando la masa total de hojas verdes por individuo, los valores medios del área foliar y la masa de las hojas individuales medidos para la estimación de la MFA y los valores del área del canopeo. $IAF = \text{masa total de las hojas verdes por planta (g)} \times \text{la inversa de la MFA (m}^2 \cdot \text{g}^{-1}) / \text{el área del canopeo (m}^2\text{)}$.

4.2.2. Recolección del mantillo producido

Se recolectaron las hojas senescentes que se desprendieron de cada planta mediante trampas colectoras de mantillo con una frecuencia entre 22 y 37 días. Para los arbustos se colocaron entre dos y cuatro trampas cónicas con una boca de 10,5 cm por planta. En los pastos, se colocaron jaulas cilíndricas de alambre de tejido de

mallas hexagonales (2 cm) con un diámetro de boca similar a la proyección de la parte aérea de la mata. En los 5 cm inferiores de cada trampa se colocó una malla cerrada para evitar la pérdida de las hojas por acción del viento. Las hojas colectadas en cada muestreo fueron secadas en estufa a 60°C por 48 h y pesadas. La producción mensual de mantillo foliar (g. m^{-2} de suelo debajo de la proyección del canopy, mes^{-1}) de cada individuo de arbusto se calculó como el valor medio del peso seco de las hojas senescentes recolectadas en cada trampa dividido por el área de la boca de la trampa. Mientras que en los pastos la misma variable se calculó como el peso seco de las hojas senescentes recolectadas en la trampa dividido por el área de la proyección de la mata. De este modo, todos los valores son comparables ya que representan la producción de mantillo por metro de suelo cubierto por la proyección del canopy de cada especie. El período de estudio fue de tres años desde Septiembre 2004 hasta Agosto 2007. Dado que el intervalo en días varió entre muestreos y con el objeto de estimar la producción mensual de mantillo, los valores observados fueron expresados en masa de mantillo por intervalo de 30 días de acuerdo a la fórmula:

$$\text{PMM}_{[30]} = \text{PMIO} * 30 / \text{IO}$$

donde: $\text{PMM}_{[30]}$ = producción mensual de mantillo (período de 30 días), PMIO = producción de mantillo en el intervalo de observación, IO = intervalo de observación en días.

Para calcular la secuencia temporal del proceso de senescencia foliar se estimó el material senescente en pie por estación (Febrero-Mayo-Agosto-Noviembre)

en los años 2005 y 2006. Para ello, se procedió en primer lugar a calcular el área de proyección de la copa o de la mata, tomando los diámetros mayor y menor en 5 individuos seleccionados al azar por especie y sitio (Mueller-Dombois & Elleberg 1974). Luego, para los arbustos, se estimó la biomasa aérea mediante el método de unidades de referencia (Davis & Roberts 2000). Para ello, se cortó una rama modal y se contó cuantas veces se repetía en la planta entera, mientras que en los pastos se cosechó la mata entera. Posteriormente, en el laboratorio, se procedió a separar manualmente las hojas senescentes de las ramas/plantas cosechadas que luego se secaron en estufa a 60° por 48 h y se pesaron. La cantidad de material senescente en pie ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ de canopeo) se estimó como el producto de la masa de hojas senescentes por la cantidad de ramas totales de la planta dividido el área del canopeo (Carrera et al. 2005).

4.2.3. Cálculo de la gradualidad en la caída del mantillo

La gradualidad en la caída del mantillo se estimó de acuerdo a la metodología propuesta por Milla et al. (2005). Esta metodología consiste en ajustar una curva sigmoidea a los datos de acumulación relativa de mantillo foliar (rango de variación entre 0 y 1, donde el valor 1 corresponde al total de la producción anual de mantillo). Esta curva se ajustó a los valores medios acumulados correspondientes al período de 3 años para cada una de las especies:

$$y = a_0 / (1 + \exp[-(x - a_1) / a_2])$$

donde: y es la producción relativa de mantillo acumulado en función del tiempo para un ciclo anual, a_0 , a_1 y a_2 son los parámetros de la ecuación de la curva sigmoidea ajustada, x es el tiempo.

Luego, sobre la base de la ecuación de la curva ajustada se calculó el tiempo en días transcurridos (x) entre una caída del 10 y del 50% del mantillo acumulado total (y) para cada una de las especies. De acuerdo a Milla et al. (2005), dicho período se denomina P3 y es utilizado como un estimador de la gradualidad de caída.

4.2.4. Análisis estadísticos

Los datos de la producción mensual de mantillo foliar se analizaron mediante análisis de varianza (ANVA) de medidas repetidas. En éste análisis las especies y sitios fueron incluidos como factores fijos, y los años y los meses como medidas repetidas dentro de cada individuo. Asimismo, los datos de producción anual de mantillo se analizaron mediante ANVA de medidas repetidas donde las especies y sitios fueron incluidos como factores fijos y los años como medidas repetidas dentro de cada individuo. Por otra parte, la producción media anual de mantillo entre especies y formas de vida se analizó mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Igualmente, se analizó la significación de las diferencias en la masa de hojas senescentes en pie de cada especie entre años y meses mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Para todas las variables se analizó también la significación de las diferencias entre sitios y, dado que no se registraron diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$), en la sección de resultados se presentan los valores medios de las variables de los dos sitios. Asimismo, en los casos en que no se registraron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre años se presentan los valores medios correspondientes al período estudiado.

La relación entre 1- la gradualidad en la caída del mantillo y la longevidad foliar; 2- la producción media anual de mantillo foliar y la longevidad foliar; 3- la

producción media anual de mantillo foliar y las características estructurales de las especies estudiadas y 4- la producción media anual de mantillo foliar y la concentración de N en las hojas senescentes se inspeccionó mediante análisis de correlación. Los valores medios de la longevidad foliar y la concentración de N en las hojas senescentes se obtuvieron del capítulo 3 de esta tesis (ver tabla 3.1 y figura 3.14). Para el punto 4 se realizaron análisis con inclusión y exclusión de *P. alpataco* (especie fijadora de N).

Asimismo, se analizó la relación entre la concentración de lignina y de N en las hojas verdes y senescentes, la MFA, la longevidad foliar, la eficiencia de reabsorción de N, la producción media anual de mantillo foliar, el P3 y el IAF usando análisis de componentes principales (ACP). En el análisis de componentes principales no se incluyó a las especies *Atriplex lampa* y *Prosopidastrum globosum* ya que no se obtuvieron datos de longevidad de la primera y datos químicos de las hojas senescentes de la segunda.

4.3. Resultados

4.3.1. Características estructurales de las especies estudiadas

Chuquiraga avellanedae presentó los valores más altos de índice de área foliar (IAF) y de cobertura del canopeo. Por el contrario, *P. globosum* exhibió los menores valores de IAF. *Larrea divaricata*, *B. spinosa* (los arbustos más altos) y *P. apataco* (el arbusto de mayor área de canopeo) presentaron bajos valores de IAF. Por otra parte, *L. chilense* fue el arbusto más pequeño con mayor IAF entre los arbustos caducifolios. Los pastos perennes fueron las especies de menor tamaño siendo *J.*

speciosa la especie de mayor porte dentro de este grupo. Los pastos presentaron, en general, valores intermedios de cobertura interna del canopy e IAF (Tabla 4.1).

4.3.2. Variación intra-anual de la producción de mantillo foliar

Las especies no presentaron el mismo patrón de variación intra-anual en la producción de mantillo foliar, y este patrón varió entre años (interacción significativa especie x mes x año $F_{242, 2376} = 5,187$; $p < 0,0001$). En los arbustos siempre-verdes se observó producción de mantillo foliar durante todo el año. Sin embargo, el patrón de caída no fue el mismo para todas las especies. Por un lado, *C. avellanae* y *C. erinacea* subsp. *hystrix* presentaron el pico de caída de mantillo en invierno e invierno-principios de primavera, respectivamente (Figura 4.1). En *C. avellanae* el pico de caída coincidió en los tres años, produciéndose en Julio. En cambio, los picos de caída de *C. erinacea* subsp. *hystrix* se observaron en distintos meses. Además, en estas dos especies se observó un segundo pico de caída en enero de 2006 (verano). Por otro lado, el resto de los arbustos siempre-verdes (*L. nitida*, *L. divaricata* y *A. lampa*) presentaron la mayor caída de mantillo en los meses de verano (período diciembre-marzo) y la menor caída en los meses de invierno (Figuras 4.2 y 4.3).

Tabla 4.1. Media \pm 1 error estándar de la altura de las plantas, el área y la cobertura interna del canopy y del índice de área foliar (IAF) de las especies de cada forma de vida de plantas. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas entre las especies de todas las formas de vida.

Formas de vida y especies	Altura de la planta (cm)	Cobertura interna del canopy (%)	Área del canopy (dm ²)	Índice de área foliar (IAF)
Arbustos siempre-verdes:				
<i>Chuquiraga avellanadae</i>	66.2 \pm 4.86 b	65.5 \pm 6.77 f	111.07 \pm 24.86 d	1.05 \pm 0.14 c
<i>Chuquiraga erinacea</i> subsp. <i>hystrix</i>	96.7 \pm 3.61 cd	35.5 \pm 1.57 cd	114.85 \pm 13.64 d	0.30 \pm 0.06 ab
<i>Larrea nítida</i>	121.5 \pm 9.17 d	16.2 \pm 2.36 a	139.72 \pm 24.27de	0.18 \pm 0.04 a
<i>Larrea divaricata</i>	186.8 \pm 8.92 e	27.5 \pm 3.67 abc	451 \pm 71.46 f	0.22 \pm 0.06 ab
<i>Atriplex lampa</i>	66.25 \pm 4.69 b	38 \pm 6.42 cd	105.22 \pm 18.16 d	0.65 \pm 0.29 abc
Arbustos caducifolios:				
<i>Prosopis alpataco</i>	82.7 \pm 6.34 bc	49.5 \pm 4.68 de	364.91 \pm 54.53 ef	0.31 \pm 0.07 ab
<i>Prosopidastrum globosum</i>	54.7 \pm 5.7 b	61.5 \pm 4.95 ef	144.1 \pm 54.53 d	0.09 \pm 0.02 a
<i>Lycium chilense</i>	77.2 \pm 4.59 bc	20.5 \pm 3.9 ab	47.96 \pm 10.89 c	0.84 \pm 0.25 bc
<i>Bougainvillea spinosa</i>	117.6 \pm 11.18 d	36 \pm 3.23 cd	206.03 \pm 51.37 d	0.38 \pm 0.25 ab
Pastos perennes:				
<i>Nasella tenuis</i>	19 \pm 2.28 a	32.5 \pm 5.18 cd	1.06 \pm 0.25 ab	0.38 \pm 0.08 ab
<i>Jarava speciosa</i>	17.9 \pm 1.25 a	45 \pm 5.63 bc	1.73 \pm 0.26 b	0.26 \pm 0.02 ab
<i>Poa ligularis</i>	7.4 \pm 1.15 a	34.4 \pm 9.13 cd	0.48 \pm 0.08 a	0.31 \pm 0.05 ab

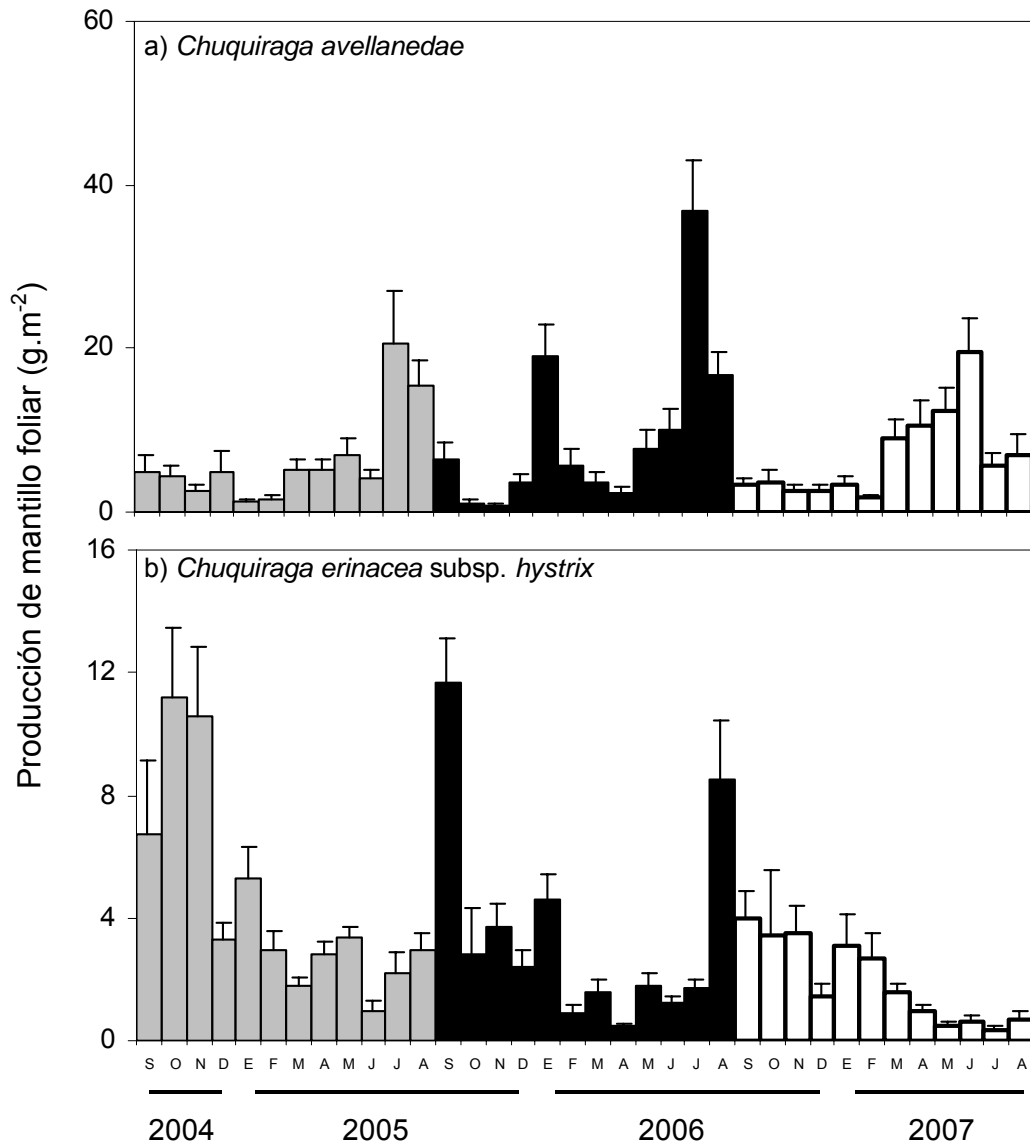


Figura 4.1. Media \pm 1 error estándar de la producción mensual de mantillo foliar de: a) *Chuquiraga avellaneda* y b) *C. erinacea* subsp. *hystrix* (arbustos siempre-verdes). Las barras de color gris corresponden al primer año de muestreo, las de color negro al segundo y las de color blanco al tercer año.

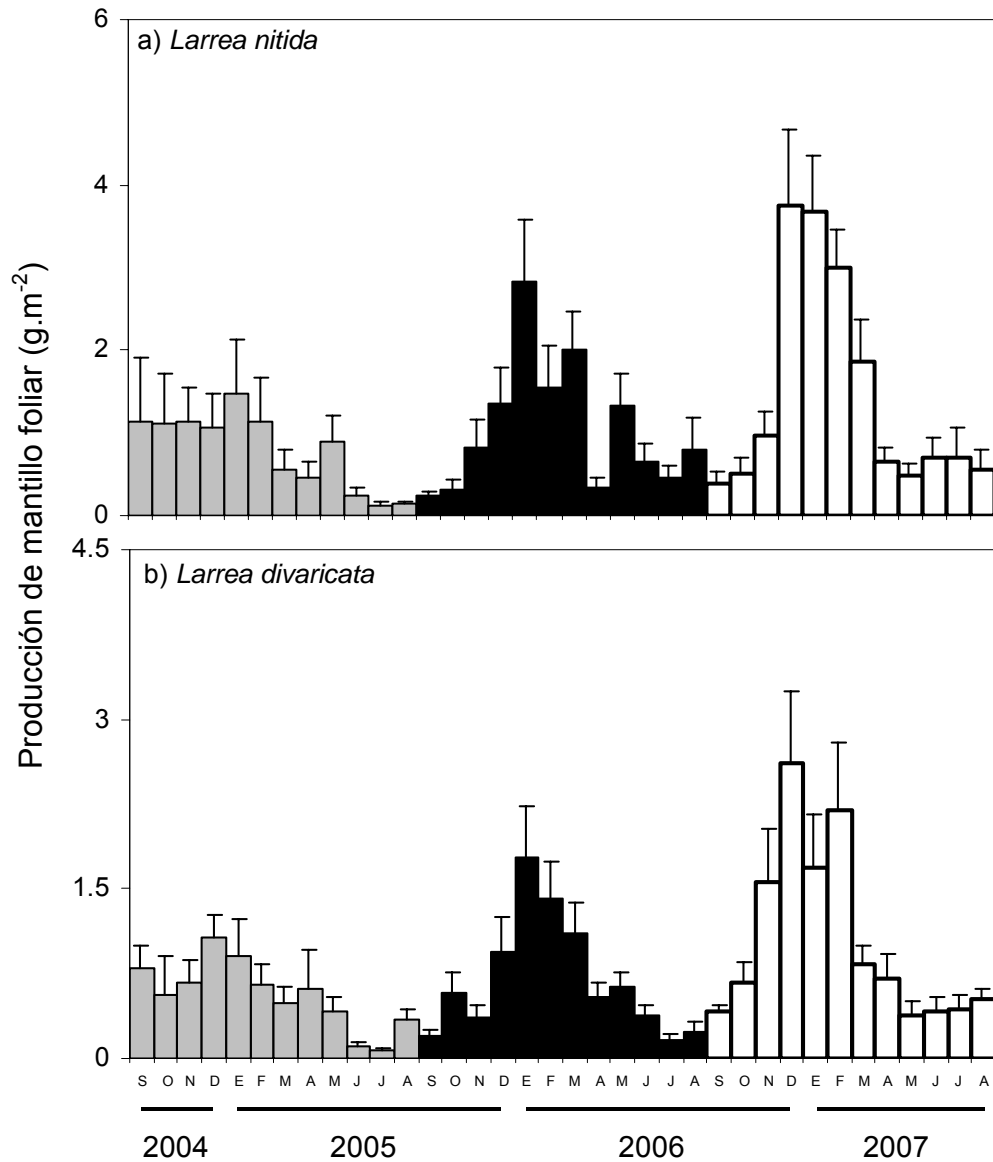


Figura 4.2. Media \pm 1 error estándar de la producción mensual de mantillo foliar de: a) *Larrea nitida* y b) *Larrea divaricata* (arbustos siempre-verdes). Las barras de color gris corresponden al primer año de muestreo, las de color negro al segundo y las de color blanco al tercer año.

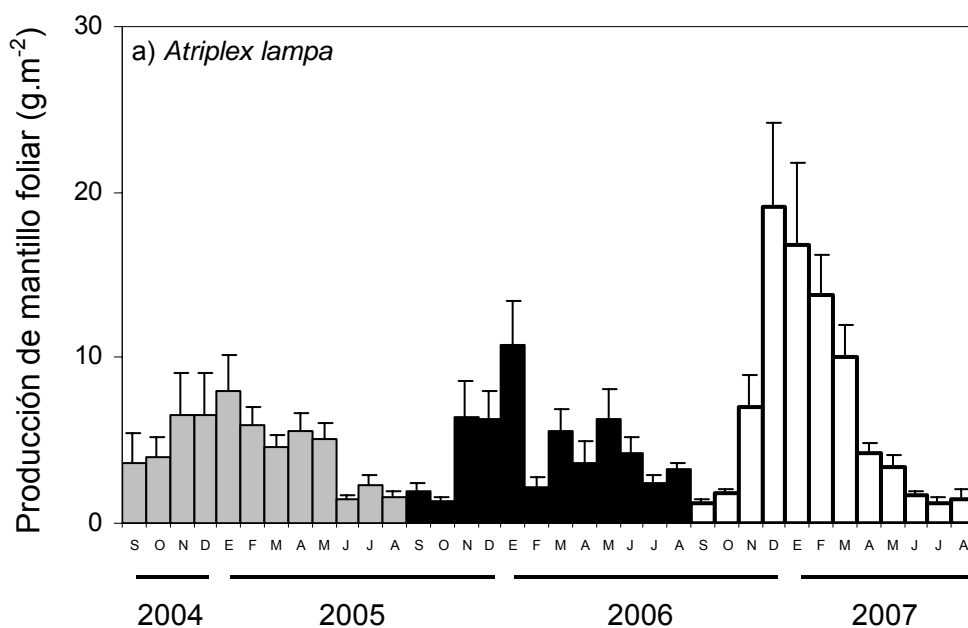


Figura 4.3. Media \pm 1 error estándar de la producción mensual de mantillo foliar de: a) *Atriplex lampa* (arbusto siempre-verde). Las barras de color gris corresponden al primer año de muestreo, las de color negro al segundo y las de color blanco al tercer año.

En los arbustos caducifolios la producción de mantillo foliar se produjo en verano y/u otoño. El pico de caída en *P. alpataco* se produjo en otoño (mayo), coincidiendo en los 3 años (Figura 4.4.a). En *P. globosum* se observaron diferencias entre los años (Figura 4.4.b). Durante el primer año prácticamente no se registró caída de mantillo, en el segundo año se observó caída durante el período fines de primavera - principios de otoño y en el tercer año se registró la mayor caída de todo el período, produciéndose el pico en enero. En *L. chilense* el pico de caída de mantillo foliar fue en enero (verano) en los tres años (Figura 4.5.a). Sin embargo, en el segundo año se registró un segundo pico a fines de verano (marzo). En *B. spinosa* los picos de caída en los tres años ocurrieron en distintos meses (Figura 4.5.b). En el segundo año se observó un segundo pico de caída de mantillo foliar a fines de verano - principios de otoño (marzo-abril).

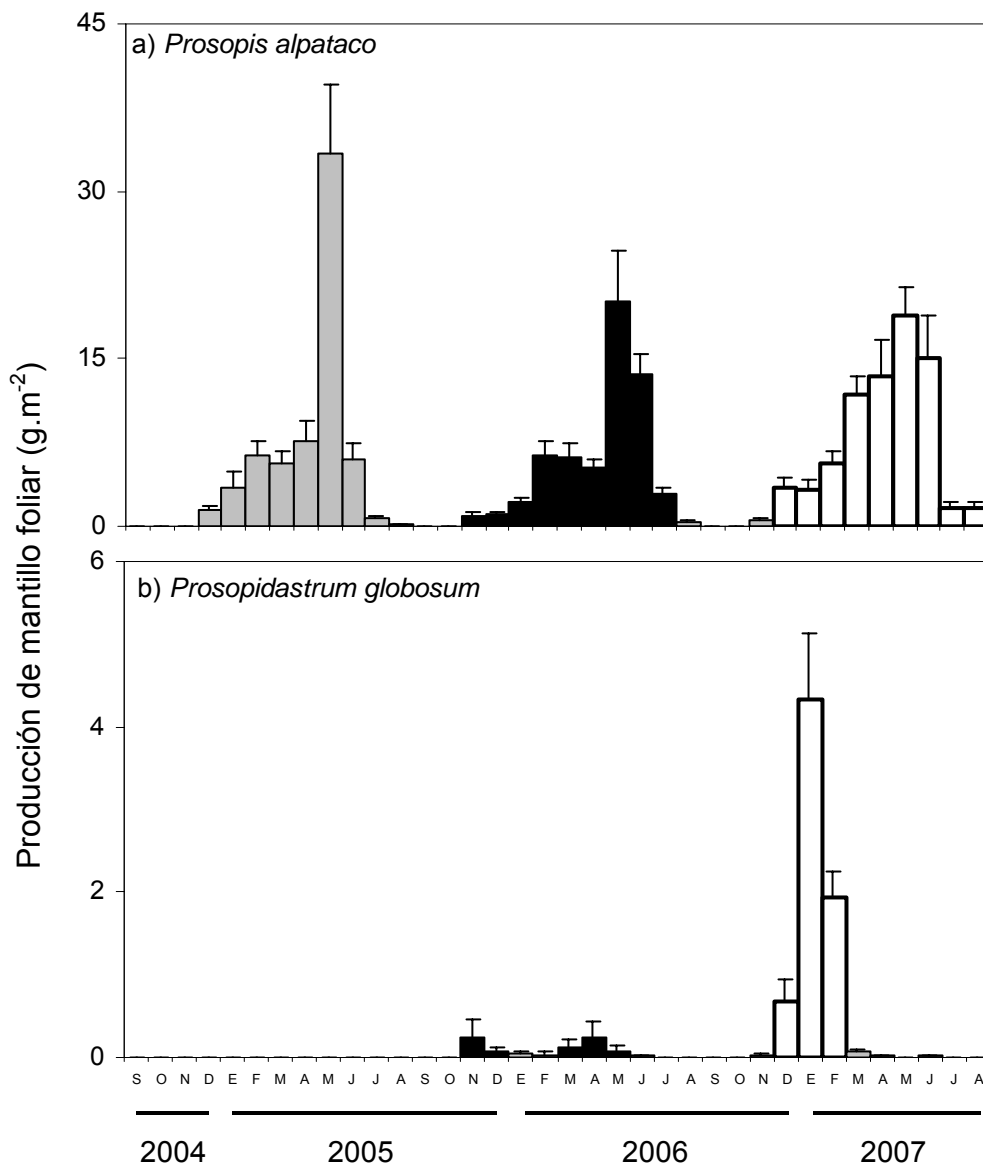


Figura 4.4. Media \pm 1 error estándar de la producción mensual de mantillo foliar de: a) *Prosopis alataco* y b) *Prosopidastrum globosum* (arbustos caducifolios). Las barras de color gris corresponden al primer año de muestreo, las de color negro al segundo y las de color blanco al tercer año.

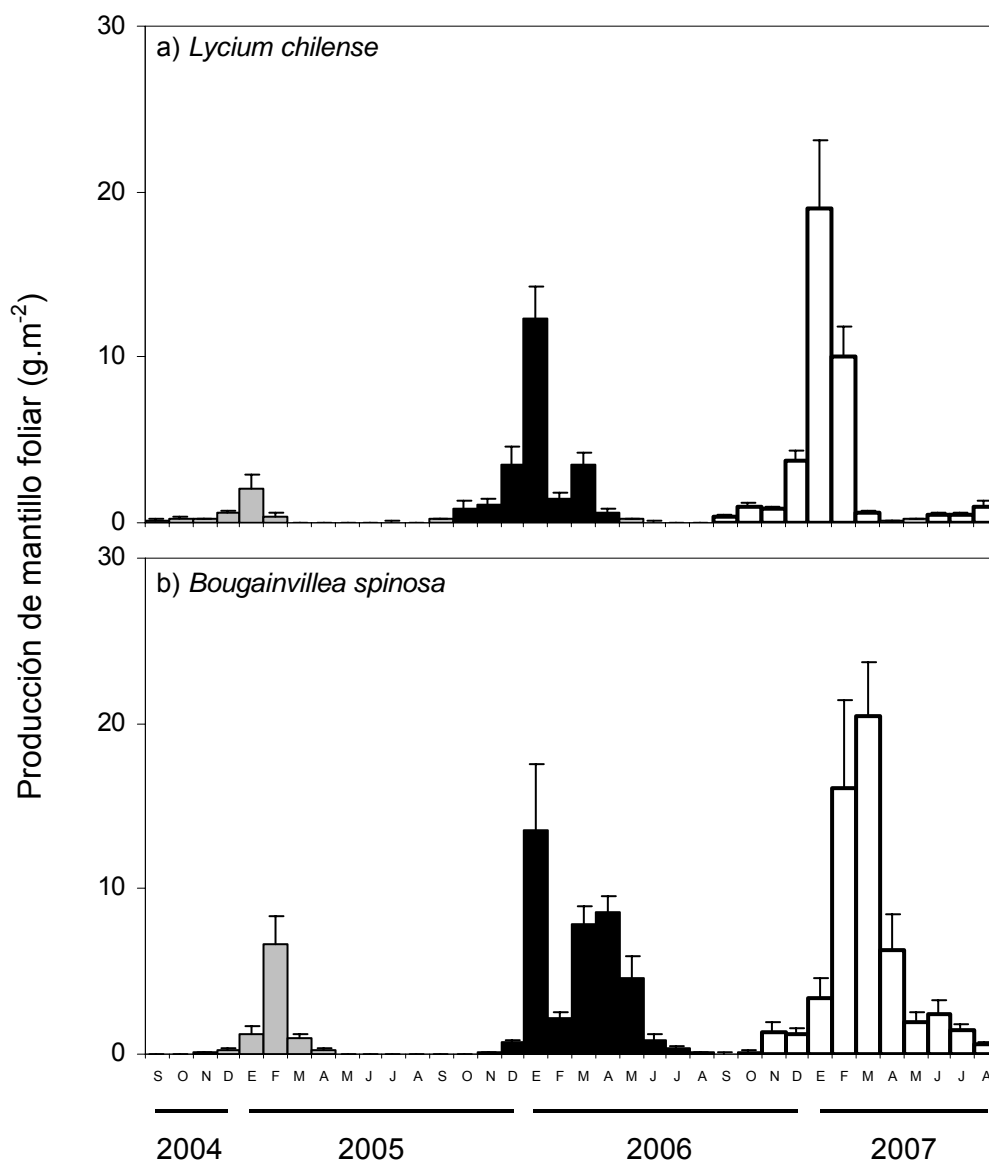


Figura 4.5. Media \pm 1 error estándar de la producción mensual de mantillo foliar de: a) *Lycium chilense* y b) *Bougainvillea spinosa* (arbustos caducifolios). Las barras de color gris corresponden al primer año de muestreo, las de color negro al segundo y las de color blanco al tercer año.

En los pastos perennes se observó producción de mantillo foliar a lo largo de todo el año (Figuras 4.6 y 4.7), pero a diferencia de los arbustos, los pastos no presentaron un patrón estacional tan marcado. No obstante, se pudo observar una tendencia a una mayor caída de mantillo en verano.

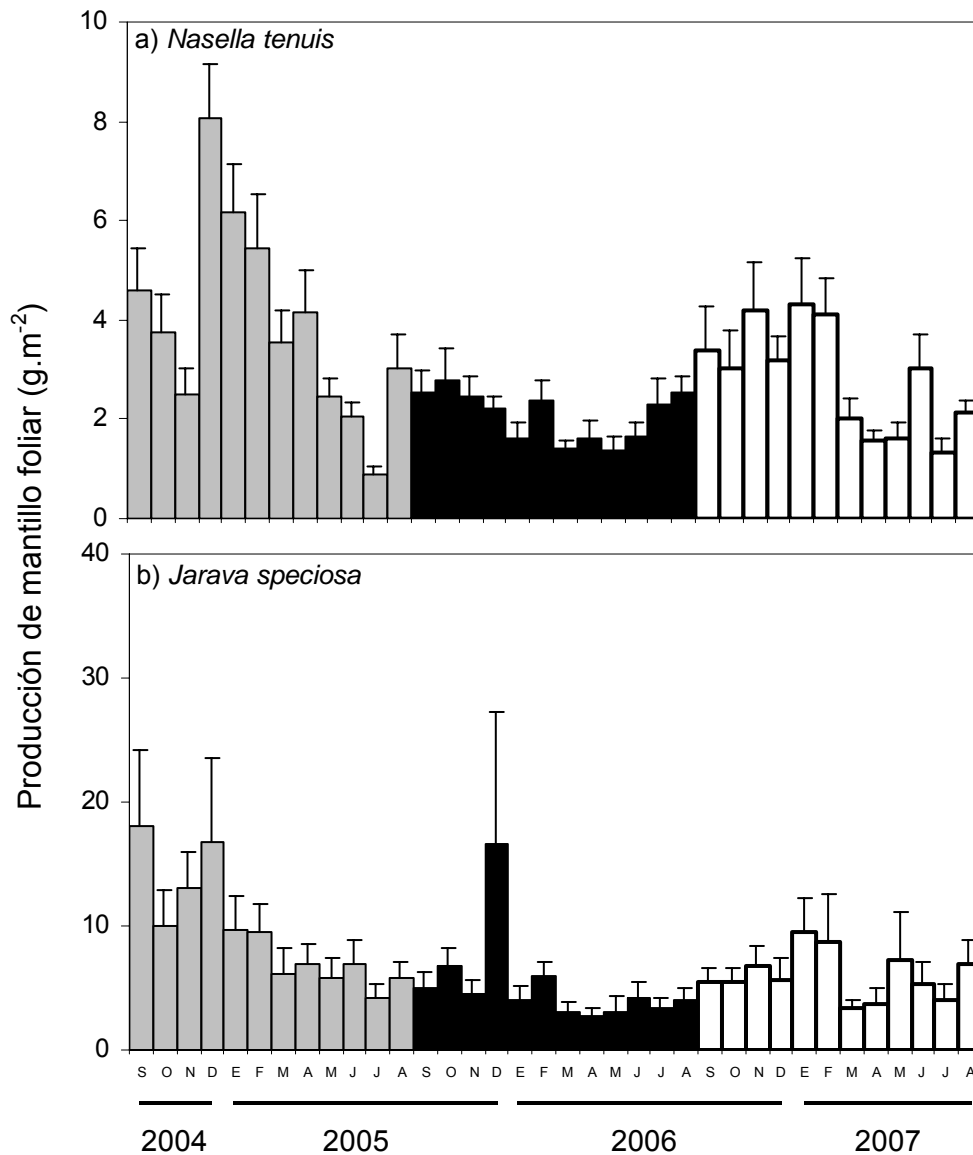


Figura 4.6. Media \pm 1 error estándar de la producción mensual de mantillo foliar de: a) *Nassella tenuis* y b) *Jarava speciosa* (pastos perennes). Las barras de color gris corresponden al primer año de muestreo, las de color negro al segundo y las de color blanco al tercer año.

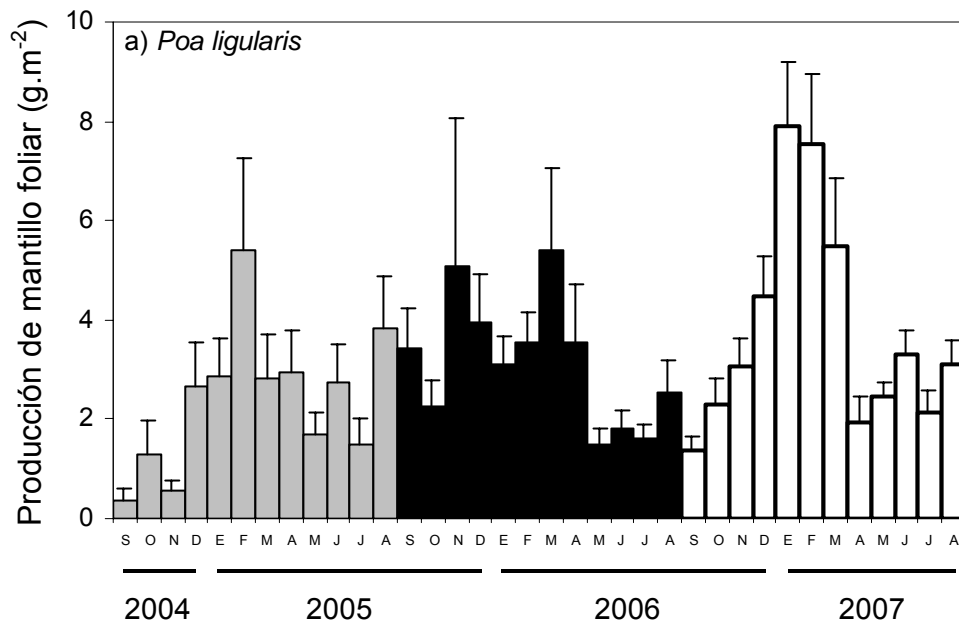


Figura 4.7. Media \pm 1 error estándar de la producción mensual de mantillo foliar de: a) *Poa ligularis* (pasto perenne). Las barras de color gris corresponden al primer año de muestreo, las de color negro al segundo y las de color blanco al tercer año.

4.3.3. Variación de la producción media anual de mantillo foliar entre especies

La producción media anual de mantillo (período septiembre-agosto) varió entre especies ($H_{11} = 88,3$; $p < 0,0001$; $n = 120$) pero no difirió entre formas de vida ($H_2 = 0,77$; $p = 0,38$; $n = 12$) (Tabla 4.2). La especie que aportó mayor cantidad de mantillo foliar fue *C. avellanadae* (arbusto siempre-verde) y la que menos aportó fue *P. globosum* (arbusto caducifolio). Entre las especies que produjeron mayor cantidad de mantillo foliar se encontraron también un arbusto siempre verde, *A. lampa*, un arbusto caducifolio, *P. alpataco*, y un pasto perenne, *J. speciosa*. Las especies del género *Larrea* (arbustos siempre-verdes) aportaron bajas cantidades de mantillo. Las restantes especies produjeron cantidades intermedias de mantillo.

4.3.4. Variación inter-anual en la producción de mantillo foliar

Las especies no presentaron el mismo patrón de variación inter-anual en la producción de mantillo foliar (interacción especie x año $F_{22, 192} = 7,107$; $p < 0,0001$) (Tabla 4.2). Entre los arbustos siempre-verdes, sólo *C. avellanedae* no presentó diferencias en la producción anual de mantillo foliar entre años. En cambio, en *L. nitida*, *L. divaricara* y *A. lampa* la producción de mantillo foliar aumentó en el último año mientras que en *C. erinacea* subsp. *hystrix* la producción de mantillo disminuyó. Entre los arbustos caducifolios la producción anual de mantillo de *P. alpataco* fue similar entre los años, mientras que para el resto (*L. chilense*, *B. spinosa* y *P. globosum*) la producción de mantillo aumentó en los años sucesivos. Por último, entre los pastos perennes sólo *N. tenuis* presentó diferencias en la producción de mantillo foliar entre años.

La variación en la producción de mantillo foliar observada entre los años en las especies caducifolias podría deberse a la variación en la precipitación. Los resultados indican que el primer año fue el que exhibió menor precipitación (185,39 mm) en comparación con el segundo y el tercer año (204,99 mm, 241,53 mm, respectivamente).

Tabla 4.2. Media \pm 1 error estándar de la producción anual de mantillo ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$) en los tres años para las especies de las distintas formas de vida. En la última columna las letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas entre especies. Los asteriscos indican diferencias significativas entre años dentro de cada especie (* $p < 0,01$ ** $p < 0,001$ y *** $p < 0,0001$).

	Producción anual 1er año	Producción anual 2do año	Producción anual 3er año	Media
Arbustos siempre-verdes:				
<i>Chuquiraga avellanadae</i>	79,88 \pm 13,58	115,49 \pm 13,75	80,46 \pm 12,38	91,94 \pm 11,77 E
<i>Chuquiraga erinacea</i> subsp. <i>hystrix</i>	54,64 \pm 5,53	40,13 \pm 5,47	22,97 \pm 5,12 **	39,25 \pm 9,15 CD
<i>Larrea nítida</i>	9,33 \pm 2,82	12,81 \pm 2,99	17,55 \pm 3,13 *	13,23 \pm 2,38 AB
<i>Larrea divaricata</i>	6,67 \pm 1,43	8,31 \pm 1,52	12,67 \pm 2,59 **	9,22 \pm 1,78 AB
<i>Atriplex lampa</i>	55,48 \pm 10,39	55,57 \pm 11,77	83,02 \pm 15,63 *	64,69 \pm 9,17 DE
Arbustos caducifolios:				
<i>Prosopis alpataco</i>	64,58 \pm 9,47	59,77 \pm 8,51	74,34 \pm 9,49	66,23 \pm 4,29 DE
<i>Prosopidastrum globosum</i>	0,017 \pm 0,012	0,97 \pm 0,41	6,76 \pm 0,90 ***	2,58 \pm 2,11 A
<i>Lycium chilense</i>	3,81 \pm 1,17	23,56 \pm 3,82	36,09 \pm 4,93 ***	21,16 \pm 9,39 BC
<i>Bougainvillea spinosa</i>	7,99 \pm 1,55	39,88 \pm 4,22	57,04 \pm 6,79 ***	34,97 \pm 13,37 CD
Pastos perennes:				
<i>Nassella tenuis</i>	46,13 \pm 5,06	25,03 \pm 2,85	34,04 \pm 3,79 **	35,07 \pm 6,11 CD
<i>Jarava speciosa</i>	110,53 \pm 26,68	63,27 \pm 16,36	72,06 \pm 20,49	81,96 \pm 14,51 DE
<i>Poa ligularis</i>	28,03 \pm 6,43	39,17 \pm 7,57	44,98 \pm 4,36	37,39 \pm 4,97 CD

4.3.5. Masa de hojas senescentes en pie

Entre los arbustos siempre-verdes, *Chuquiraga avellanedae* y *C. erinacea* subsp. *hystrix* mostraron mayor masa de hojas senescentes en pie en otoño (mayo) ($H_3 = 44,19$; $p < 0,0001$; $n = 80$; $H_3 = 15,23$; $p < 0,002$; $n = 80$, respectivamente) (Figura 4.8). Estas especies no presentaron diferencias en la masa de hojas senescentes en pie entre los años ($p > 0,05$). En cambio, las restantes especies presentaron mayor cantidad de hojas senescentes en pie en el año 2006 que en el año 2005 ($p < 0,01$), mostrando mayor masa en verano (febrero) de 2006 ($H_7 = 20,25$; $p < 0,0002$; $n = 80$ para *L. nitida*; $H_7 = 23,16$; $p < 0,0001$; $n = 80$ para *L. divaricata*, y $H_7 = 28,97$; $p < 0,0001$; $n = 80$ para *A. lampa*).

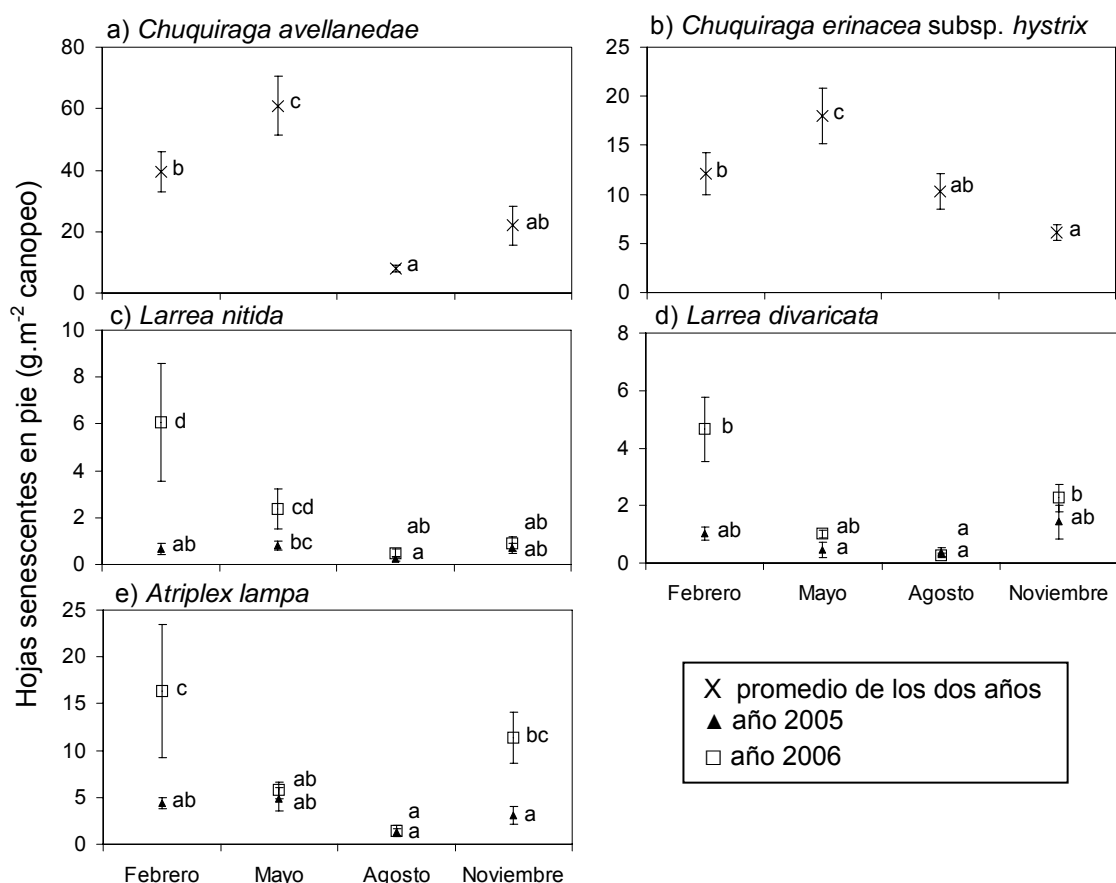


Figura 4.8. Media \pm 1 error estándar de la masa de hojas senescentes en pie de las especies de arbustos siempre-verdes en las cuatro estaciones del año: verano (febrero), otoño (mayo), invierno (agosto) y primavera (noviembre).

Entre los arbustos caducifolios se observó que *P. alpataco* presentó hojas senescentes en pie en verano, otoño y primavera ($H_3 = 33,81$; $p < 0,0001$; $n = 80$), mientras *P. globosum* exhibió mayor cantidad de hojas senescentes en pie en primavera (noviembre) ($H_3 = 23,43$; $p < 0,0001$; $n = 80$) (Figura 4.9). Por el contrario, *L. chilense* presentó hojas senescentes en pie en primavera (noviembre) y verano (febrero) ($H_3 = 44,39$; $p < 0,0001$; $n = 80$). Estas especies no mostraron diferencias entre los años ($p > 0,05$). En cambio, *B. spinosa* presentó mayor cantidad de hojas senescentes en pie en verano (febrero) de 2006 ($H_7 = 37,27$; $p < 0,0001$; $n = 80$).

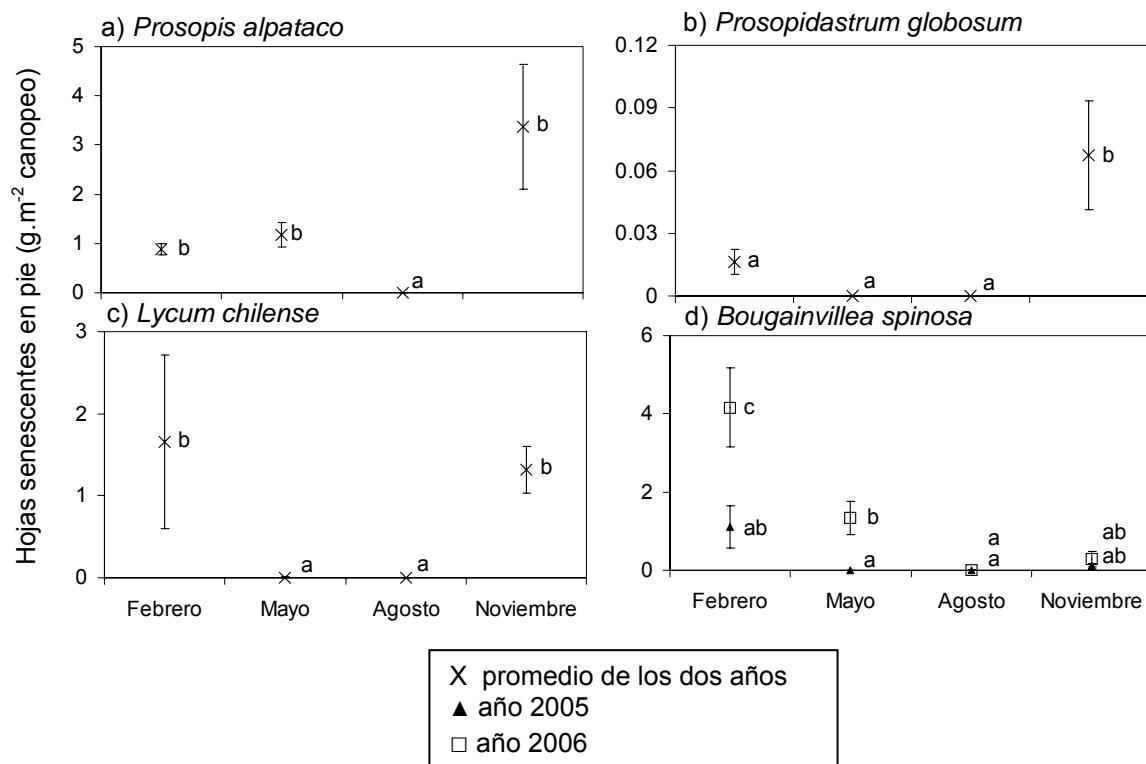


Figura 4.9. Media \pm 1 error estándar de la masa de hojas senescentes en pie de las especies de arbustos caducifolios en las cuatro estaciones del año: verano (febrero), otoño (mayo), invierno (agosto) y primavera (noviembre).

En los pastos perennes se observó que la masa de hojas senescentes en pie fue mayor en verano (febrero) en *N. tenuis* y *P. ligularis*, ($H_3 = 47,29$; $p < 0,0001$; $n = 80$ y $H_3 = 45,56$; $p < 0,0001$; $n = 80$, respectivamente), y en verano (febrero) y otoño (mayo) en *J. speciosa* ($H_3 = 51,89$; $p < 0,0001$; $n = 80$) (Figura 4.10). Estas especies no mostraron diferencias entre los años ($p > 0,05$).

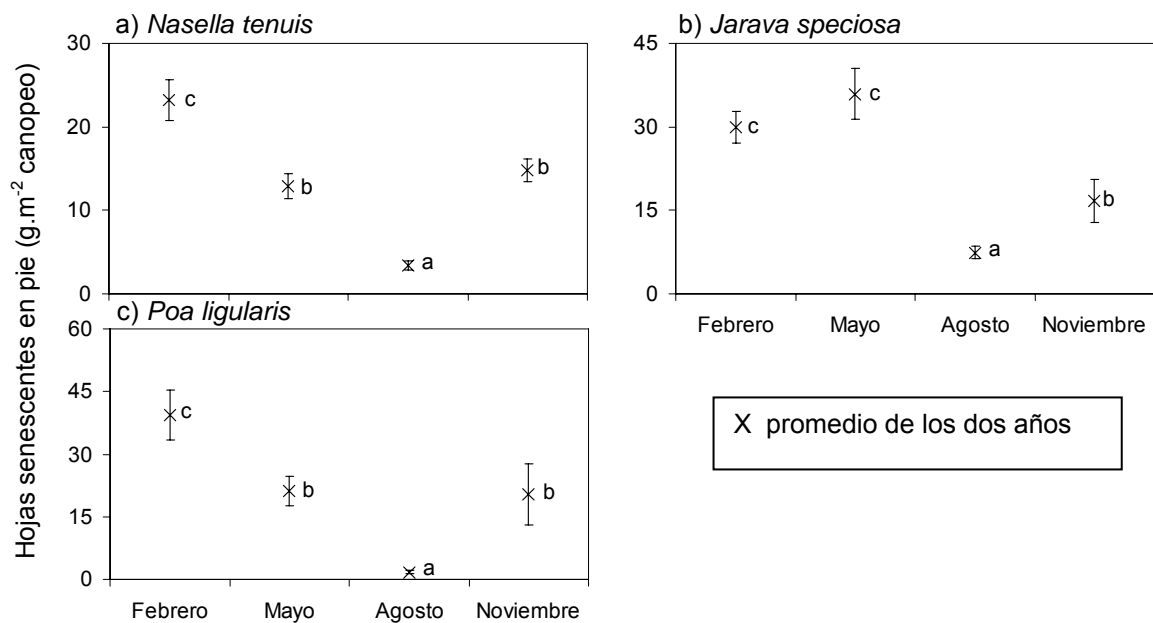


Figura 4.10. Media \pm 1 error estándar de la masa de hojas senescentes en pie de las especies de pastos perennes en las cuatro estaciones del año: verano (febrero), otoño (mayo), invierno (agosto) y primavera (noviembre).

4.3.6. Gradualidad en la caída del mantillo

Las especies caducifolias tuvieron una rápida abscisión foliar (bajos valores de P3) en comparación con los arbustos siempre-verdes y los pastos perennes ($F_{2,9} = 11,59$; $p = 0,003$; $n = 12$) (Figura 4.11).

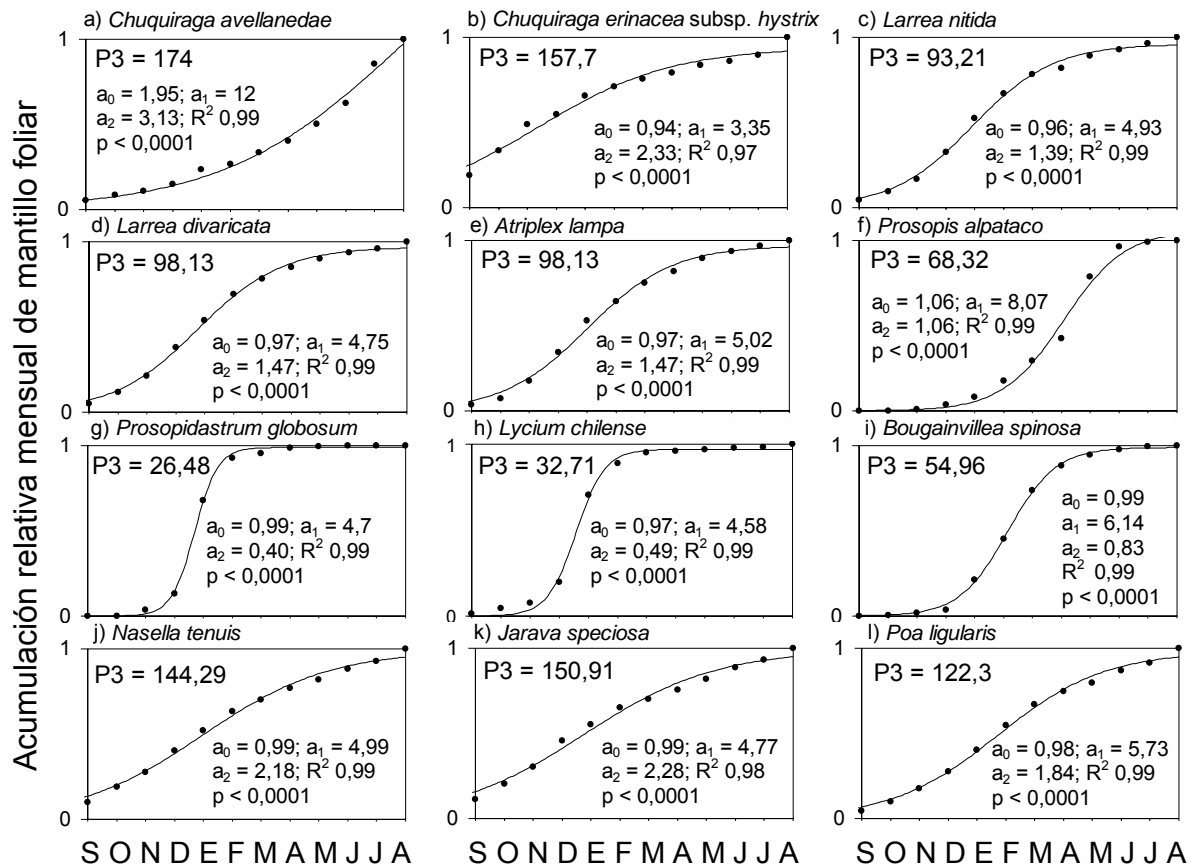


Figura 4.11. Valores medios de mantillo acumulado durante un ciclo anual (puntos) y P3 medio de las especies de los arbustos siempre-verdes (a-e), de los arbustos caducifolios (f-i) y de los pastos perennes (j-l). La curva representa la función sigmoidea ajustada con sus parámetros, R^2 y valor de p.

4.3.7. Interrelaciones entre los atributos foliares y la senescencia

4.3.7.1. Gradualidad en la caída del mantillo vs. longevidad foliar

La gradualidad en la caída de mantillo se relacionó positiva y significativamente con la longevidad foliar (Figura 4.12). Esta relación fue más fuerte ($r = 0,97$; $p < 0,0001$; $n = 8$) cuando se eliminó a los pastos perennes del análisis, ya que las hojas senescentes de éstos quedan adheridas a la planta por mucho tiempo.

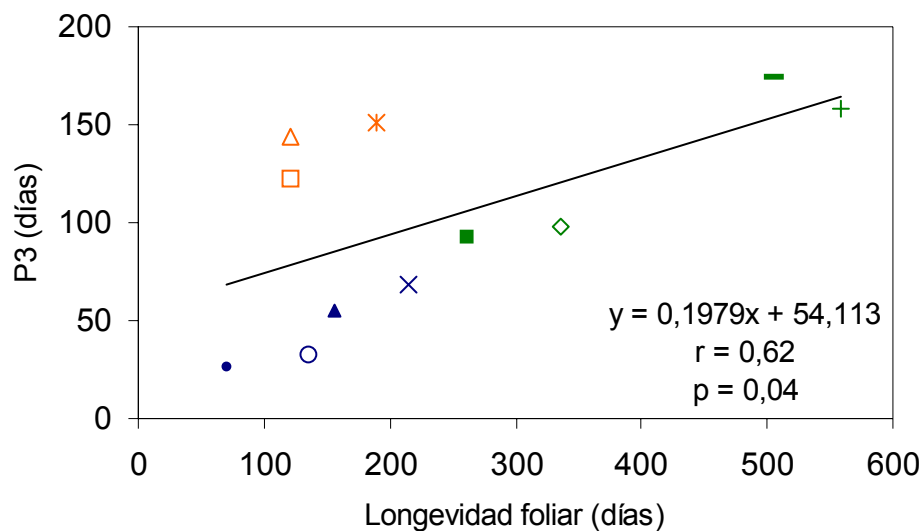


Figura 4.12. Relación entre la longevidad foliar y la gradualidad en la caída del mantillo (P3). Los símbolos de color verde representan los arbustos siempre verdes, los de color azul los arbustos caducifolios y los de color naranja los pastos perennes. — = *Chuquiraga avellanadae*, + = *Chuquiraga erinacea* subsp. *hystrix*, ■ = *Larrea nitida*, ◇ = *Larrea divaricata*, × = *Prosopis alpataco*, • = *Prosopidastrum globosum*, ○ = *Lycium chilense*, ▲ = *Bougainvillea spinosa*, △ = *Nasella tenuis*, ✱ = *Jarava speciosa* y □ = *Poa ligularis*.

4.3.7.2. Producción anual de mantillo foliar vs. longevidad foliar

La producción anual de mantillo foliar no se relacionó con la longevidad foliar ($r = 0,35$; $p = 0,29$) (Figura 4.13).

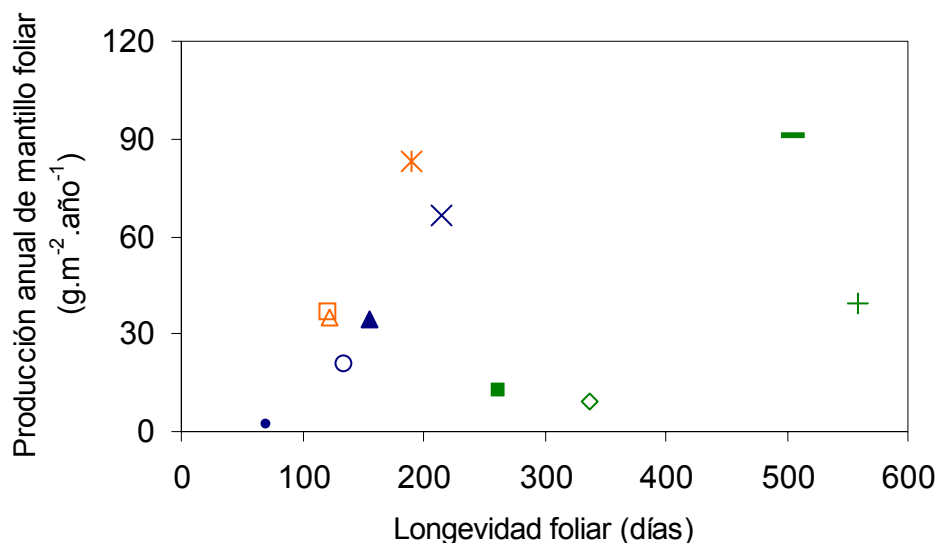


Figura 4.13. Relación entre la producción anual de mantillo foliar y la longevidad foliar. Los símbolos de color verde representan los arbustos siempre verdes, los de color azul los arbustos caducifolios y los de color naranja los pastos perennes. — = *Chuquiraga avellanadae*, + = *Chuquiraga erinacea* subsp. *hystrix*, ■ = *Larrea nitida*, ◇ = *Larrea divaricata*, x = *Prosopis alpataco*, • = *Prosopidastrum globosum*, ○ = *Lycium chilense*, ▲ = *Bougainvillea spinosa*, △ = *Nasella tenuis*, ✕ = *Jarava speciosa* y □ = *Poa ligularis*.

4.3.7.3. Relación entre la producción anual de mantillo y las características estructurales de las especies estudiadas

La producción anual de mantillo foliar se relacionó positiva y significativamente con la cobertura interna del canopy (Figura 4.14 a) y con el índice de área foliar (Figura 4.14 b). Sin embargo, no se relacionó con la altura de la planta ($F_{1,10} = 2,01$; $p = 0,18$; $n = 12$) ni con el área de canopy ($F_{1,10} = 0,47$; $p = 0,51$; $n = 12$), ni con las variables compuestas como altura de la planta x cobertura interna del canopy ($F_{1,9} = 0,01$; $p = 0,93$; $n = 11$) ni área de la planta x IAF ($F_{1,10} = 1,09$; $p = 0,32$; $n = 12$).

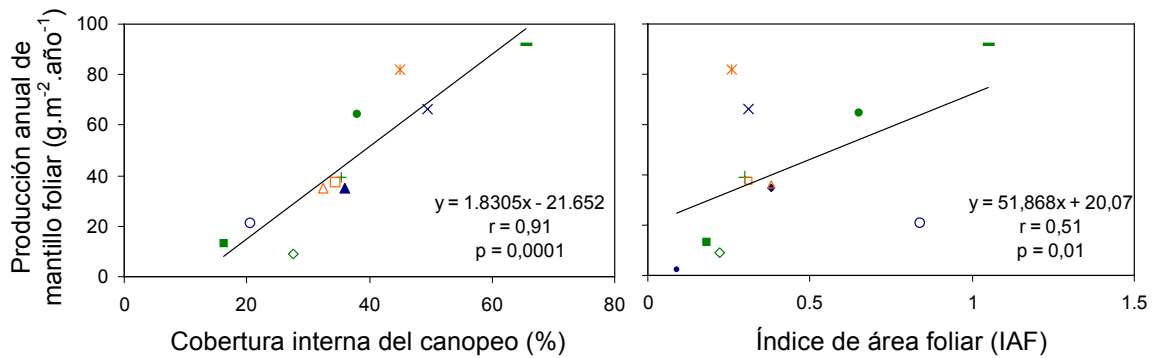


Figura 4.14. Relación entre la producción anual de mantillo foliar y a) la cobertura interna del canopeo y b) el índice de área foliar. En a) no se incluyó a *P. globosum* ya que en el cálculo de la cobertura interna del canopeo se incluyeron los tallos fotosintéticos. Los símbolos de color verde representan los arbustos siempre verdes, los de color azul los arbustos caducifolios y los de color naranja los pastos perennes. — = *Chuquiraga avellanadae*, + = *Chuquiraga erinacea* subsp. *hystrix*, ■ = *Larrea nitida*, ◇ = *Larrea divaricata*, x = *Prosopis alpataco*, • = *Prosopidastrum globosum*, ○ = *Lycium chilense*, ▲ = *Bougainvillea spinosa*, △ = *Nasella tenuis*, ✱ = *Jarava speciosa* y □ = *Poa ligularis*.

4.3.7.4. Producción anual de mantillo foliar vs. concentración de N en las hojas senescentes

La producción anual de mantillo foliar no se relacionó con la concentración de N de las hojas senescentes (Figura 4.14 a). Sin embargo, si eliminamos del análisis al arbusto caducifolio fijador de N *P. alpataco*, existe una relación negativa y significativa entre la producción anual de mantillo y la concentración de N de las hojas senescentes en el resto de las especies (Figura 4.14 b).

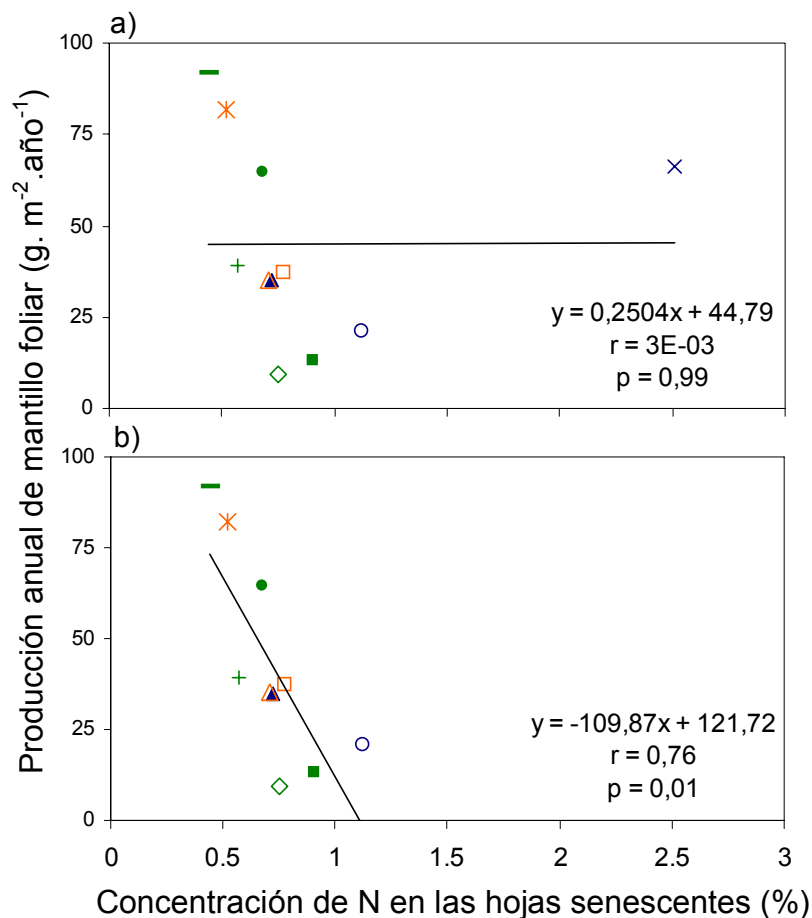


Figura 4.15. Relación entre la producción anual de mantillo foliar y el N en las hojas senescentes a) con y b) sin *P. alpataco*. Los símbolos de color verde representan los arbustos siempre verdes, los de color azul los arbustos caducifolios y los de color naranja los pastos perennes. — = *Chuquiraga avellanedae*, $+$ = *Chuquiraga erinacea* subsp. *hystrix*, \blacksquare = *Larrea nitida*, \diamond = *Larrea divaricata*, \bullet = *Atriplex lampa*, \times = *Prosopis alpataco*, \circ = *Prosopidastrum globosum*, \circ = *Lycium chilense*, \blacktriangle = *Bougainvillea spinosa*, \triangle = *Nasella tenuis*, \times = *Jarava speciosa* y \square = *Poa ligularis*.

4.3.7.5. Relaciones entre el conjunto de atributos foliares y del mantillo

El ACP separó del resto a las especies del género *Larrea*, que son las que presentaron los valores más altos de fenoles solubles en sus hojas verdes y senescentes. Además, agrupó las especies del género *Chuquiraga* y al pasto perenne *Jarava speciosa* que presentaron hojas longevas con altas concentraciones

de lignina en sus hojas verdes y senescentes, elevado MFA y IAF y alta producción de mantillo foliar y P3. Otro grupo lo conformaron los arbustos caducifolios *L. chilense* y *B. spinosa* y los pastos perennes *N. tenuis* y *P. ligularis* que son especies con elevadas concentraciones de N en las hojas verdes y eficiencias de reabsorción de N. Por otra parte, *Prosopis alpataco* (arbusto caducifolio fijador de N) presentó elevadas concentraciones de N en sus hojas senescentes (Figura 4.15).

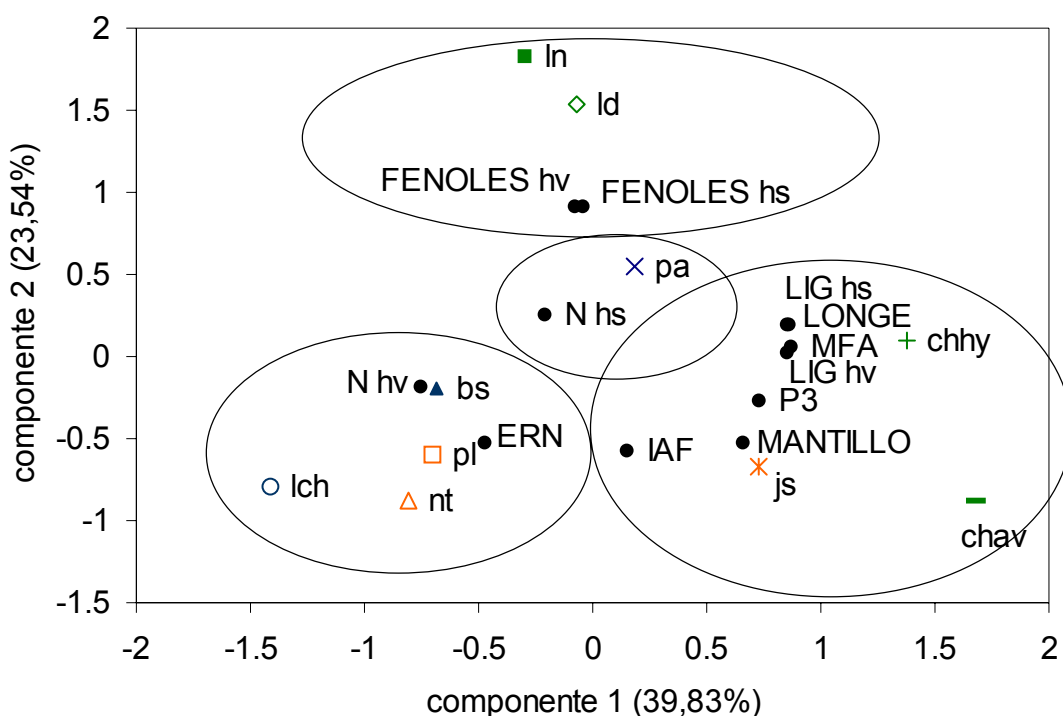


Figura 4.16. Ordenamiento de los atributos foliares y las especies (coeficientes de carga) con respecto a los dos primeros ejes del ACP. Los puntos negros representan los atributos foliares [longevidad foliar (LONGE), masa foliar por unidad de área (MFA), concentración de lignina en las hojas verdes y senescentes (LIGhv y LIGhs, respectivamente), concentración de N en las hojas verdes y senescentes (N_{hv} y N_{hs}, respectivamente), eficiencia de reabsorción de N (ERN), gradualidad en la caída de mantillo (P3), producción media anual de mantillo foliar (MANTILLO) y el índice de área foliar (IAF)]. Los símbolos de color verde representan los arbustos siempre-verdes, los de color azul los arbustos caducifolios y los de color naranja los pastos perennes. — = *Chuquiraga avellanadae* (chav), + = *C. erinacea* subsp. *hystrix* (chhy), ■ = *Larrea nitida* (ln), ◇ = *L. divaricata* (ld), x = *Prosopis alpataco* (pa), ○ = *Lycium chilense* (lch), ▲ = *Bougainvillea spinosa* (bs), △ = *Nasella tenuis* (st), ✕ = *Jarava speciosa* (ss) y □ = *Poa ligularis* (pl).

4.4. Discusión

Los resultados de esta tesis apoyan a la H5 ya que la gradualidad en la caída del mantillo se relacionó positivamente con la longevidad foliar. En este sentido, la rápida abscisión de hojas con baja MFA y compuestos de defensa puede interpretarse como una respuesta de las plantas a los períodos de falta de agua (Escudero & del Arco 1987, Wrigth et al. 2004a). Contrariamente a lo esperado (H6), los pastos perennes presentaron altos valores de P3 agrupándose con los arbustos siempre-verdes. Sin embargo, la senescencia de las hojas de los pastos perennes se concentró mayormente en la estación seca (Figuras 2.4 y 4.10), pero las hojas permanecen unidas a la planta por períodos largos desde donde se van desprendiendo paulatinamente por efecto de agentes abióticos (viento y lluvia). Por lo tanto, la gradualidad en la caída del mantillo en las especies de pastos perennes no estuvo relacionada con los atributos de las hojas, probablemente debido a la estrategia de este grupo de plantas de no poseer hojas articuladas que se desprenden luego de la senescencia quedando retenidas en la planta (Soriano 1956).

Por otra parte, en la mayoría de las especies de arbustos (*P. globosum*, *L. chilense*, *B. spinosa*, *L. nitida*, *L. divaricata*, *A. lampa*) se observó un patrón estacional marcado de caída de mantillo, concentrándose la mayor producción de mantillo foliar en los meses de verano. Este patrón es coincidente con el de las especies de la comunidad de *Larrea divaricata* en Mendoza (Martinez-Carretero & Dalmasso 1992). La mayor caída de mantillo foliar en la estación seca (verano) se debe posiblemente a que las plantas reducen su área foliar en respuesta a la escasez de agua como un mecanismo que conduce a la disminución de las pérdidas

de agua por transpiración (Grace 1998). En ese sentido, Orshan (1954) señaló la importancia de la reducción del área foliar durante el verano sobre el balance de agua de las plantas del desierto. Trabajos realizados en bosques del hemisferio norte (Reich 1995) y en un sistema agroforestal semi-árido (Broadhead et al. 2003) sugieren que la pérdida de hojas durante la estación seca está inducida por factores ambientales aún cuando los controles son *a priori* endógenos. Sin embargo, las especies del género *Chuquiraga* y el arbusto caducifolio *P. alpataco* presentaron el pico de senescencia foliar en los meses de otoño/invierno lo cual podría indicar la existencia de otros controles como la demanda de nitrógeno por otros órganos de la planta (Chapin III & Moilanen 1991, Nambiar & Fife 1991).

Contrariamente a lo esperado (H6), la producción anual de mantillo foliar en los pastos perennes y en los arbustos caducifolios no fue mayor que la de los arbustos siempre-verdes (Tabla 4.2). Esto es atribuible a que la producción anual de mantillo foliar se asoció a características estructurales de las plantas, tales como la cobertura interna del canopy y el índice de área foliar (IAF), que variaron entre especies pero que se solaparon entre especies de las distintas formas de vida (Figura 4.14). Estos resultados son consistentes con los de otro trabajo que indica la importancia de las variables relacionadas con la estructura de los arbustos en la producción anual de mantillo (Strojan et al. 1979). Por otra parte, dentro de cada forma de vida se encontró una tendencia a una mayor producción anual de mantillo en las especies con mayor longevidad foliar (Figura 4.13). Esto, probablemente, está asociado a que las especies con una alta longevidad tienen mayor densidad de follaje (Read et al. 2006) y consecuentemente mayor producción de mantillo foliar, lo

que concuerda con la relación entre producción anual de mantillo y cobertura interna del canopeo.

Las diferencias encontradas entre años en la producción anual de mantillo foliar de las especies concuerdan con los de otros estudios realizados tanto en bosques (Münster-Swendsen 1984, Bo Pedersen & Bille-Hansen 1999) como en desiertos (Strojan et al. 1979, Maya & Arriaga 1996, Sala et al. 1988, Lauenroth & Sala 1992, Pavón et al. 2005) que muestran que la precipitación media anual es el condicionante primario de la variabilidad de la producción primaria neta aérea y consecuentemente de la biomasa de mantillo producido. Por otra parte, las diferencias en la producción intra- e inter-anual de mantillo podrían deberse a las características de las hojas verdes de las especies. Por ello, es probable que las especies que responden a la variación inter-anual de la precipitación con máxima producción de mantillo sean las que tengan mayores caracteres mesofíticos (i.e. rápido crecimiento, hojas poco longevas, alta tasa fotosintética, alta área foliar específica y alta concentración de nitrógeno; Chabot & Hicks 1982, Coley 1988, Aerts & Chapin III 2000, Westoby et al. 2002) (capítulo 3). Estos resultados concuerdan con la fenología de las especies (capítulo 2) y muestran que las especies con atributos foliares más mesofíticos (i.e. arbustos caducifolios) responden rápidamente a las precipitaciones prolongando el crecimiento vegetativo. Sólo el arbusto caducifolio *P. alpataco* no presentó diferencias en la producción de mantillo entre años. Esto se debió, posiblemente, a que en el segundo año de muestreo esta especie sufrió estrés por frío alterando su crecimiento vegetativo (ver discusión capítulo 2).

El ordenamiento de las especies a lo largo de un gradiente de longevidad foliar y atributos asociados descrito es consistente con el “espectro económico de las hojas” *sensu* Wright et al. (2004a) para especies de distintos biomas. Este espectro abarca desde las especies con elevadas tasas de adquisición de C y nutrientes y baja MFA, tales como las hierbas, pastos y árboles caducifolios, hasta las especies con tasas más lentas de adquisición de C y nutrientes y con alto MFA, como los arbustos y árboles siempre-verdes. Estos autores hallaron que el espectro de variación que abarca distintos biomas es similar al que ocurre entre especies que coexisten en un mismo sitio. En el caso particular de esta tesis, se encontró una amplia variación de los atributos relacionados con las hojas verdes y senescentes y la producción de mantillo foliar entre especies. No obstante, los atributos de las especies de las distintas formas de vida se solaparon. *Jarava speciosa* (pasto perenne) y *P. alpataco* (arbusto caducifolio) mostraron patrones similares a los de los arbustos siempre-verdes. Esto pudo deberse posiblemente a que estas especies mantuvieron sus hojas verdes o desarrollaron actividad vegetativa en la estación seca, presentando elevados valores de MFA y de concentración de compuestos secundarios en sus hojas verdes. Dicho solapamiento está en concordancia con lo hallado por Wright et al. (2004b), quienes encontraron que a pesar de las diferencias en los valores medios de los atributos entre las formas de vida el solapamiento entre los rangos de variación de dichos atributos es grande.

Tanto la cantidad como la calidad de las hojas senescentes aportadas por las especies al mantillo del suelo influyen sobre las tasas de descomposición y el ciclado de los nutrientes (Wedin & Pastor 1993, Lambers et al. 2000, Weatherly et al. 2003, Carrera et al. 2005). En ese sentido, los resultados de esta tesis revelan que

las especies del Monte ejercerían un control especie-específico sobre el ciclado de N ya sea a través del aporte de una reducida masa de mantillo foliar con concentraciones elevadas de N fácilmente descomponible por los microorganismos del suelo o mediante una masa grande de mantillo recalcitrante a la descomposición con altas concentraciones de compuestos secundarios (lignina o fenoles solubles). Estos resultados apoyan la idea de la existencia de una fuerte selección en el sentido de reducir las pérdidas de nutrientes en los ambientes infértiles (Eckstein et al. 1999).

En conclusión, se encontraron patrones diferenciales de la caída del mantillo entre las especies estudiadas pero no se encontraron patrones característicos de las formas de vida analizadas. Estos patrones serían el reflejo de la construcción de distintos tipos de hojas posiblemente en relación con la extensión del período de actividad vegetativa/reproductiva durante la estación seca y el acceso diferencial al agua en las capas subsuperficiales del suelo.

Capítulo 5

Discusión general y conclusiones

5.1. Discusión final

Los resultados de esta tesis, contrariamente a lo esperado (Hipótesis 2), no mostraron relación entre la eficiencia de reabsorción de N y la concentración de los compuestos secundarios en las hojas verdes pero sí una relación positiva entre la eficiencia de reabsorción de N y la concentración de N en las hojas verdes. Resultados similares fueron hallados por otros autores (Lajtha 1987, Wright & Westoby 2003, Dorrepaal et al. 2004, Milla et al. 2005) y aportan evidencia de los compromisos que caracterizan las estrategias de las especies de crecimiento lento (conservación de N en hojas longevas con elevada MFA) *versus* aquellos propios de las estrategias de las especies de rápido crecimiento (hojas con baja MFA, elevada concentración de N, y alta tasa de recambio) (Berendse & Aerts 1987, Reich et al. 1992, 2003, Díaz et al. 2004).

Contrariamente a lo esperado (Hipótesis 4), los resultados de la tesis no mostraron patrones contrastantes en los atributos foliares entre las formas de vida (arbustos siempre-verdes, arbustos caducifolios, pastos perennes). Se encontró un alto grado de solapamiento entre las especies de las distintas formas de vida. Estos resultados son consistentes con estudios previos en gradientes de precipitación en la Patagonia (Bertiller et al. 2005, 2006) y con otros resultados que mostraron convergencia en los atributos foliares independientemente de la forma de vida, la filogenia y los biomas (Reich et al. 1997, 1999, Wright et al. 2004a, Díaz et al. 2004).

Los patrones temporales de caída de mantillo se relacionaron con las características de las hojas verdes (Hipótesis 5). Las plantas con hojas poco longevas y bajos valores de MFA tuvieron un único evento masivo de caída de mantillo foliar durante la estación seca. En cambio, la caída del mantillo ocurrió más

gradualmente en las especies con hojas longevas y altos valores de MFA. Estos resultados indicarían una mayor resistencia a la sequía de las hojas con alta MFA (Wright et al. 2004a), mientras que en las especies con hojas con baja MFA y compuestos de defensa la senescencia y caída de las hojas en forma masiva durante el período estival puede interpretarse como una respuesta a los períodos con falta de agua de las plantas de las hojas con baja resistencia a la sequía (Escudero & del Arco 1987). Por otra parte, la calidad del mantillo se relacionó con las características de las hojas verdes. Coincidiendo con Wardle et al. (2004), las especies con hojas verdes con concentraciones elevadas de N y bajas concentraciones de compuestos secundarios produjeron mantillo rico en N y bajo en compuestos secundarios mientras que las especies con las características opuestas produjeron mantillo pobre en N y rico en compuestos secundarios.

Asimismo, el amplio rango de variación en los atributos foliares entre las especies estudiadas en relación con los patrones de asignación de C y conservación de N fue consistente con la variación inter-específica en la fenología. Estos resultados indican que la alta diversidad funcional entre las especies dentro y entre formas de vida podría relacionarse con el uso eficiente de los recursos en el espacio y en el tiempo. Estos resultados apoyan la propuesta de Chesson et al. (2004) indicando que las características propias de los pulsos de agua en los ecosistemas áridos condicionarían una alta diversidad de especies con atributos morfo-funcionales contrastantes relacionados con el aprovechamiento diferencial de los recursos en el espacio y el tiempo, y con su conservación.

Los atributos de las distintas especies y su covariación son importantes en relación con el uso pastoril de los ecosistemas estudiados y el impacto del pastoreo

sobre la conservación de la fertilidad del suelo. El pastoreo conduce a la reducción de la cobertura total de la vegetación como así también a una predominancia de la cobertura relativa de arbustos siempre-verdes sobre los pastos perennes (Bisigato & Bertiller, 1997). Esto es consistente con otros resultados obtenidos en sistemas poco productivos donde el reemplazo de especies debido al pastoreo selectivo de los herbívoros conduce a la dominancia de especies con tejidos longevos con baja concentración de N y alta relación C/N y alta concentración de compuestos secundarios resistentes a la degradación física y recalcitrantes a la descomposición biológica que en consecuencia pueden desacelerar las tasas de liberación y de ciclado de los nutrientes (Coley 1988, Reich et al. 1991, Pastor et al 1993, Van Winjnen & Van der Wal 1999, Ritchie et al. 1998, Harrison & Bardgett 2008, Carrera et al. 2005). La baja descomposición del mantillo podría repercutir negativamente en las especies con altos requerimientos de nutrientes (e.i especies con hojas poco longevas y altas concentraciones de N, baja MFA y concentración de compuestos secundarios en sus hojas verdes) favoreciendo la dominancia de las especies con bajas tasas de crecimiento independientemente de la forma de vida. Es decir que podría generarse una retroalimentación positiva ya que el pastoreo induce cambios en la composición florística, que pueden afectar a la disponibilidad de nutrientes en el suelo favoreciendo en el largo plazo la dominancia de las especies no palatables (Pastor et al. 1984, 1988).

En síntesis, las especies estudiadas del Monte, independientemente de la forma de vida, presentan distintas combinaciones de atributos foliares o estrategias relacionados con la adquisición de recursos y la tolerancia a la sequía. Estas estrategias se ven reflejadas en los patrones de caída de mantillo y su cantidad y

calidad. Estos resultados indicarían que las especies del Monte podrían ejercer un control especie-específico sobre la descomposición, la actividad microbiana del suelo, y la pérdida, liberación y ciclado de los nutrientes (Lambers et al. 2000, Aerts & Chapin III 2000, Carrera et al. 2005, Vargas et al. 2006).

5.2. Conclusiones

Las principales conclusiones de esta tesis son:

-La eficiencia de reabsorción de N no se relacionó con la concentración de compuestos secundarios pero sí se asoció positivamente a la concentración de N de las hojas verdes.

- La eficiencia de reabsorción de N se asoció negativamente con la longevidad y la MFA, presumiblemente como consecuencia de la covariación de atributos que resulta del compromiso entre mayores tasas de recambio de hojas y crecimiento *versus* bajas tasas de recambio de hojas y crecimiento con aumento del tiempo de residencia del N.

-La calidad de las hojas senescentes se asoció positivamente con la calidad de las hojas verdes, es decir que las especies con hojas verdes con concentraciones elevadas de N y bajas concentraciones de compuestos secundarios produjeron mantillo rico en N y bajo en compuestos secundarios y lo contrario para las especies con las características opuestas.

-Las especies de las formas de vida dominantes del Monte patagónico poseen estrategias contrastantes de asignación de C y conservación de N: especies con hojas poco longevas y alta eficiencia de reabsorción de N vs. especies con alta longevidad foliar y baja eficiencia de reabsorción de N. Estos mecanismos

contrastantes no fueron privativos de una forma de vida sino que se encontraron entre las especies de distinta forma de vida.

-La alta longevidad foliar se relacionó con eventos de senescencia de pequeña magnitud mientras que en las especies con hojas con baja MFA y concentración de compuestos secundarios la caída del mantillo se concentró en un pulso masivo. Asimismo, en la mayoría de las especies se observó una concentración de la caída de mantillo en el período estival.

-La producción de mantillo foliar se relacionó positivamente con el índice de área foliar y la cobertura interna del canopy.

Tomando en cuenta los resultados de esta tesis, es posible concluir que las especies del Monte poseen estrategias contrastantes en relación con la senescencia foliar que ejercen controles diferenciales sobre la conservación y el ciclado del N en estos ecosistemas.

5.3. Bibliografía general

Abd El-Ghani, M. 1997. Phenology of ten common plant species in western Saudi Arabia. *Journal of Arid Environments* 35: 673-683.

Ackerly, D. 2004. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs* 74: 25-44.

Ackerman, T. L., Romney, E.M., Wallace, A. & Kinnear, J. 1980. Phenology of desert shrubs in Southern Nye County, Nevada. *Great Basin Naturalist Memoirs. Brigham Young University* 4: 4-27.

- Adler, P.B., Milchunas, D.G., Sala, O.E., Burke, I.C. & Lauenroth, W.K. 2005. Plant traits and ecosystem grazing effects: comparison of U.S. sagebrush steppe and Patagonian steppe. *Ecological Applications* 15 (2): 774-792.
- Aerts, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? *The Journal of Ecology* 84: 597-608.
- Aerts, R. & Chapin III, F.S. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30: 1-67.
- Akpo, L.E. 1997. Phenological interactions between tree and understory herbaceous vegetation of a sahelian semi-arid savanna. *Plant Ecology* 131: 241-248.
- Barkworth, M.E. 1990. *Nassella (Graminaeae-Stipeae)*: revised interpretation and nomenclatural changes. *Taxon* 39: 597-614
- Beatley J.C. 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert Ecosystems. *Ecology* 55: 856-863.
- Beeskow, A.M., del Valle, H.F. & Rostagno, C.M. 1987. Los sistemas fisiográficos de la región árida y semiárida de la Provincia del Chubut. SECYT. Bariloche, 145 pp.
- Berendse, F. & Aerts, R. 1987. Nitrogen use efficiency: a neglected component of plant fitness. *The Journal of Ecology* 1:293-296.
- Bertiller, M. B., Beeskow, A.M. & Coronato, F. 1991. Seasonal environmental variation and plant phenology in arid Patagonia (Argentina). *Journal of Arid Environments* 21: 1-11.

- Bertiller, M.B. & Bisigato, A.J. 1998. Vegetation dynamics under grazing disturbance. The state-and-transition model for the Patagonian steppes. *Ecología Austral* 8: 191-200.
- Bertiller, M.B., Bisigato, A.J., Carrera, A.L. & Del Valle, H.F. 2004. Estructura de la Vegetación y Funcionamiento de los Ecosistemas del Monte Chubutense. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 39: 139-158.
- Bertiller, M.B. Sain, C.L., Carrera, A.L & Vargas, D.N. 2005. Patterns of Nitrogen and Phosphorus conservation in dominant perennial grasses and shrubs across and aridity gradient in Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 62 (2): 209-223.
- Bertiller, M.B., Mazzarino, M.J., Carrera, A.L., Diehl, P., Satti, P., Gobbi, M. & Sain, C.L. 2006. Leaf strategies and soil N across a regional humidity gradient in Patagonia. *Oecologia* 148: 612-624.
- Bisigato, A.J. & Bertiller, M.B. 1997. Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *Journal of Arid Environments* 36: 639-653.
- Bo Pedersen, L. & Bille-Hansen, J. 1999. A comparison of litterfall and element fluxes in even aged Norway spruce, sitka spruce and beech stands in Denmark. *Forest Ecology and Management* 114: 55-70.
- Borchert, R. 1978. Feedback control and age-related changes of shoot growth in seasonal and nonseasonal climates. University Press, Cambridge, Cambridge.
- Boyer, J. S. 1988. Cell enlargement and growth-induced water potentials. *Physiologia Plantarum* 73: 311-316.

- Broadhead, J.S., Ong, C.K. & Black, C.R. 2003. Tree phenology and water availability in semi-arid agroforestry systems. *Forest Ecology and Management* 180: 61-73.
- Burritt, E.A., Pfister, J.A. & Malechek, J.C. 1988. Effect of drying method on the nutritive composition of esophageal fistula forage samples: influence of maturity. *Journal of Range Management* 41 (4): 346-349.
- Cabrera, A. 1953. Esquema fitogeográfico de la República Argentina. *Revista del Museo de La Plata. Botánica* 8: 87-168.
- Carrera, A.L., Sain, C.L. & Bertiller, M.B. 2000. Patterns of nitrogen conservation in shrubs and grasses in the Patagonian Monte, Argentina. *Plant and Soil* 224: 185-193.
- Carrera, A.L., Bertiller, M.B., Sain, C.L. & Mazzarino, M.J. 2003. Relationship between plant nitrogen conservation strategies and the dynamics of soil nitrogen in the arid Patagonian Monte, Argentina. *Plant and Soil* 255: 595-604.
- Carrera, A.L., Vargas, D.N., Campanella, M.V., Bertiller, M.B., Sain, C.L. & Mazzarino, M.J. 2005. Soil Nitrogen in relation to quality and decomposability of plant litter in the Patagonian Monte, Argentina. *Plant Ecology* 181: 139-151.
- Casper, B.B., Forseth, I.N., Kempenich, H., Seltzer, S. & Xavier, K. 2001. Drought prolongs leaf life span in the herbaceous desert perennial *Cryptantha flava*. *Functional Ecology* 15: 740-747.
- Chabot, B.F. & Hicks, D.J. 1982. The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 229-259.
- Chapin III, F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.

- Chapin III, F.S. & Moilanen, L. 1991. Nutritional controls over nitrogen and phosphorus resorption from Alaskan birch leaves. *Ecology* 72:709-715.
- Chesson, P., Gebauer, R., Schwinning, R., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M., Sher, A., Novoplansky, A. & Weltzin, J. 2004. Resources pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia* 141: 236-253.
- Coleman, D.C., Reid, C.P.P. & Cole, C.V. 1983. Biological strategies of nutrient cycling in soil systems. *Advances in Ecological Research* 13: 1-55.
- Coley, P.D. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia* 74: 531-536.
- Coombs, J., Hind, G., Leegood, R.C., Tieszen, L. & Vonshsk, A. 1985. Analytical techniques. En: Coombs, J., Hall, D.O., Long, S.P. & Scurlock, J.M.O. (eds.) *Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis*. Pergamon Press, Oxford, pp. 219-228.
- Cornelissen, J.H.C., Castro Diez, P. & Hunt, R. 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *The Journal of Ecology* 84 (5): 755-765.
- Cornelissen, J.H.C. & Thompson, K. 1997. Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *New Phytologist* 135: 109-114.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*. 51: 335-380.

- Coronato, F.R. & Bertiller, M.B. 1997. Climatic Controls of Soil Moisture Dynamics in an Arid Steppe of Northern Patagonia, Argentina. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 11: 277-288.
- Coronato, F.R. 1995. Wind-chill influence on thermal conditions in North Patagonia. *International Journal of Biometeorology* 39: 87-93.
- Correa, M.N. 1971, 1978, 1984, 1988, 1999. Flora Patagónica. Partes VII, III, IVa,b, V, VI. Colección Científica Tomo VIII. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Buenos Aires.
- Craine, J.M. & Mack, M.C. 1998. Nutrients in Senesced Leaves: Comment. *Ecology* 79 (5): 1818-1820.
- Craine, J.M., Berin, D.M., Reich, P.B., Tilman, D.J. & Knops, J.M.H. 1999. Measurement of leaf longevity of 14 species of grasses and forbs using a novel approach. *New Phytologist* 142 (3): 475-481.
- Davis, F.W. & Roberts, D. 2000. Stand Structure in terrestrial ecosystems. En: Sala O.E., Jackson, R.B., Mooney, H.A., Howarth, R.W. (eds). *Methods in Ecosystem Science*. Springer Verlag. New York, Inc. pp. 7-30.
- Day, R.W. & Quinn, G.P. 1989. Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. *Ecological Monographs* 59 (4): 433-463.
- del Arco, J.M., Escudero, A. & Vega Carrido, M. 1991. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology* 72 (2): 701-708.
- del Valle, H.F. 1998. Patagonian Soils: a regional synthesis. *Ecología Austral* 8: 103-125.
- Díaz, S., Hodgson, J.C., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., Monserrat-Martí, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R.,

- Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rantomé, m.C., Shirvany, F.A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falezuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F, Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P. & Zak, M.R. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15: 295-304.
- Distel, R.A., Moretto, A.S. & Didoné, N.G. 2003. Nutrient resorption from senescing leaves in two *Stipa* species native to central Argentina. *Austral Ecology* 28: 210-215.
- Dorrepaal, E., Toet, S. & Aerts, R. 2004. Plant types are good predictors of nitrogen resorption proficiency along environmental gradients. En: van Heerwaarden, L. (ed.) *From leaf to litter. Nutrient resorption in a changing environment*. Vrije Universiteit, Academisch Proefschrift, pp. 13-19.
- Eckstein, R.L., Karlsson, P.S. & Weih, M. 1999. Leaf lifespan and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate-artic regions. *New Phytologist* 143: 177-189.
- Escudero, A. & del Arco, J. M. 1987. Ecological significance of the phenology of leaf abscission. *Oikos* 49 (1): 11-14.
- Escudero, A., del Arco, J. M., Sanz, L. C. & Ayala, J. 1992. Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients. *Oecologia* 90: 80-87.

- Field, C. & Mooney, H.A. 1983. Leaf age and seasonal effects on light, water, and nitrogen use efficiency in a California shrub. *Oecologia* 56: 348-355.
- Fischer, R.A. & Turner, N.C. 1978. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Annual Review of Plant Physiology* 41: 387-391.
- Friedel, M.H., Nelson, D.J., Sparrow, A.D., Kinloch, J.E. & Maconochie, J.R. 1994. Flowering and fruiting of arid zone species of *Acacia* in central Australia. *Journal of Arid Environments* 27: 221-239.
- Garnier, E. & Aronson, J. 1998. Nitrogen-use efficiency from leaf to stand level: clarifying the concept. En: Lambers, H., Poorter, H., van Vuuren, M.M.I., (eds.) *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers, pp. 515-538.
- Ghazanfar, S.A. 1997. The phenology of desert plants: a 3 year study in a gravel desert wadi in northern Oman. *Journal of Arid Environments* 35: 407-417.
- Golluscio, R. 2005. Dimensiones de la heterogeneidad a nivel de comunidad: Profundidad radical y fenología en 25 especies patagónicas. En: Oesterheld, M., Aguiar, M.R., Ghersa, C.M., Paruelo, J.M. (eds.) *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando J.C. León*. Editorial Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, pp. 145-169.
- Golluscio, R.A. & Sala, O.E. 1993. Plant functional types and ecological strategies in Patagonian forbs. *Journal of Vegetation Science* 4: 839-846.
- Golluscio, R.A., Oesterheld, M. & Aguiar, M.R. 2005. Relationship between phenology and life form: a test with 25 Patagonian species. *Ecography* 28: 273-282.
- Grace, J. 1998. Plant water relations. En: Crawley, M.J. (ed.) *Plant Ecology*, 2nd edn.

- Blackwell Science, Oxford, pp. 28-50.
- Grime, J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategy. *Nature* 250: 26-31.
- Grime, J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester, UK.
- Harborne, J.B. 1998. Plant Secondary Metabolism. En: Crawley, M.J. (ed.) *Plant Ecology*, 2nd edn. Blackwell Science, Oxford, pp. 132-155.
- Hättenschwiler, S. & Vitousek, P. M. 2000. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 238-243.
- Hikosaka, K. 1996. Effects of leaf age, nitrogen nutrition and photon flux density on the organization of photosynthetic apparatus in leaves of a vine (*Ipomea tricolor* Cav.) grown horizontally to avoid mutual shading of leaves. *Planta* 198: 144-150.
- Hocking, P.J. 1982. Effect of water stress on redistribution of nutrients from leaflets of narrow-leaved lupin (*Lupinus angustifolius* L.). *Annals of Botany* 49: 541-543.
- Jonckheere, I., Fleck, S., Nackaerts, K., Muys, B., Coppin, P., Weiss M. & Baret, F. 2004. Review of methods for in situ leaf area index determination Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 121: 19-35.
- Kazakou, E., Vile, D., Shipley, B., Gallet, C. & Garnier, E. 2006. Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology* 20: 21-30.
- Kazakou, E., Garnier, E., Navas, M-L., Roumet, C., Collin, C. & Laurent, G. 2007. Components of nutrient residence time and the leaf economics spectrum in

- species from Mediterranean old-fields differing in successional status. *Functional Ecology* 21: 235-245.
- Kikuzawa, K. 1995. Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. *Canadian Journal of Botany* 73: 158-163.
- Kikuzawa, K. 2003. Phenological and morphological adaptations to the light environment in two woody and two herbaceous plant species. *Functional Ecology* 17: 29-38.
- Kikuzawa, K. 2004. Ecology of Leaf Senescence. En: Noodén, L.D. (ed.) *Plant Cell Death Processes*. Elsevier Academic Press, San Diego, California, US, pp. 363-370.
- Kikuzawa, K. & Ackerly, D. 1999. Significance of leaf longevity in plants. *Plant Species Biology* 14: 39-46.
- Killingbeck, K.T. 1996. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology* 77 (6): 1716-1727.
- Killingbeck, K.T. 2004. Nutrient Resorption. En: Noodén, L.D. (ed.) *Plant Cell Death Processes*. Elsevier Academic Press, San Diego, California, US, pp. 215-226.
- Killingbeck, K.T., May, J.D. & Nyman, S. 1990. Foliar senescence in an aspen (*Populus tremuloides*) clone: the response of element resorption to interramet variation and timing of abscission. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 1156-1164.
- Killingbeck, K.T. & Whitford, W.G. 2001. Nutrient resorption in shrubs growing by design, and y default in Chihuahuan Desert arroyos. *Oecologia* 128: 351-359.

- Lajtha, K. 1987. Nutrient resorption efficiency and the response to phosphorus fertilization in the desert shrub *Larrea tridentate* (DC) Cov. Biogeochemistry 4: 264-276.
- Lambers, H., Chapin III, F.S. & Pons, T.L. 2000. Plant Physiological Ecology. Springer Verlag, New York, 540 pp.
- Larcher, W. 1995. Physiological Plant Ecology. Springer Verlag. New York, 506 pp.
- Lauenroth, W.K. & Sala, O.E. 1992. Long –term forage production of North American shortgrass steppe. Ecological Applications 2: 397-403.
- Lauenroth, W.K. 1998. Guanacos, spiny shrubs and the evolutionary history of grazing in the Patagonia steppe. Ecología Austral 8 (2): 211-215.
- Lieth, H. 1974. Phenology and seasonality modeling. Springer-Verlag, Berlin pp. 444
- Martinez-Carretero, E. & Dalmaso, A.D. 1992. Litter yield in shrubs of *larrea* in the andean piedmont of Mendoza, Argentina. Vegetatio 101: 21-33.
- May, J.D. & Killingbeck, K.T. 1992. Effects of preventing nutrient resorption on plant fitness and foliar nutrient dynamics. Ecology 73: 1868-1878.
- Maya, Y. & Arriaga, L. 1996. Litterfall and phenological patterns of the dominant overstorey species of a desert scrub community in north-western Mexico. Journal of Arid Environments 34: 23-35.
- McNaughton, S.J., Oesterheld, M, Frank, D.A. & Williams, K.J. 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. Nature 341: 142-144.
- Milla Gutiérrez, R. 2005. Fenología y variaciones estacionales de nutrientes en fanerófitos mediterráneos. Ecosistemas 3: 1-5.

- Milla, R., Castro-Díez, P., Maestro-Martínez, M. & Montserrat-Martí, G. 2005. Does the gradualness of leaf shedding govern nutrient resorption from senescing leaves in Mediterranean woody plants? *Plant and Soil* 278: 303-313.
- Mooney, H.A. & Gulmon, S.L. 1982. Constraints on leaf structure and functions in reference to herbivory. *BioScience* 32: 198-206.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. Wiley, New York.
- Münster-Swendsen, M. 1984. The effect of precipitation on radial increment in Norway spruce (*Picea abies* Karst.) and on the dynamics of lepidopteran pest insects. *Journal of Applied Ecology* 24: 563-571.
- Nambiar, E.K.S. & Fife, D.N. 1991. Nutrient retranslocation in temperate conifers. *Tree Physiology* 9: 185-207.
- Noodén, L.D. 2004. *Plant Cell Death Processes*. Elsevier Academic Press, 392 pp.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert Ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25-52.
- Ok Lim, P., Woo, H.R. & Nam, H.G. 2003. Molecular genetics of leaf senescence in *Arabidopsis*. *TRENDS in Plant Science* 8 (6): 272-278.
- Olivares, S. P. & Squeo, F. 1999. Patrones fenológicos en especies arbustivas del desierto costero del norte-centro de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 353-370.
- Orshan, G. 1954. Surface reduction and its significance as a hydroecological factor. *The Journal of Ecology* 42 (2): 442-444.

- Pastor, J., Aber, J.D. & Melillo, J.M. 1984. Biomass prediction using generalized allometric regressions for some Northeast tree species. *Forest Ecology and Management* 7: 265-274.
- Pastor, J., Naiman, R.J., Dewey, B. & McInnes, P. 1988. Moose, microbes, and the boreal forest. *BioScience* 38: 770-777.
- Pastor, J. Dewey, B., Naiman, R.J., McInnes, P.F. & Cohen, Y. 1993. Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of Isle Royale National Park. *Ecology* 74: 467-480.
- Pavón, N.P., Briones, O., Flores-Rivas, J. 2005. Litterfall production and nitrogen content in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments* 60: 1-13.
- Peñailillo, P. 2002. El género *Jarava* Ruiz et Pav. (Stipeae-Poaceae): Delimitación y nuevas combinaciones. *Gayana Bot.* 59 (1): 27-34
- Peñuelas, J., Filella, I., Zhang, X., Llorens, L., Ogaya, R., Lloret, F., Comas, P., Estiarte, M. & Terradas, J. 2004. Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes. *New Phytologist* 161: 837-846.
- Poorter, H. & Evans, J.R. 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia* 116: 26-37.
- Poorter, H. & De Jong, R. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist* 143: 163-176.
- Pugnaire, F.I. & Chapin III, F.S. 1992. Environmental and physiological factors governing nutrient resorption efficiency in barley. *Oecologia* 90: 1120-126.

- Pyke, K.A. & Leech, R.M. 1987. The control of chloroplast number in wheat mesophyll cells. *Planta* 170: 416-420.
- Read, C., Wright, I.J. & Westoby, M. 2006. Scaling-up from leaf to canopy-aggregate properties in sclerophyll shrub species. *Austral Ecology* 31: 310-316.
- Reich, P.B. 1995. Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. *Canadian Journal of Botany* 73: 164-174.
- Reich, P.B. 1998. Variation among plant species in leaf turnover rates and associated traits: implications for growth at all life stages. En: Cambers, H., Porter, h. & van Vuuren, M.M.I. (eds). *Inherent Variation in Plant Growth: Physiological Mechanisms and Ecological Consequences*. Backhuys Pub., Leiden, The Netherlands. pp 47-487.
- Reich, P.B., Uhl, C., Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. 1991. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 tree species in Amazonian forest communities. *Oecologia* 86:16-24.
- Reich, P.B., Watson, M.B. & Ellsworth, D.S. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 365-392.
- Reich, P.B., Kloeppel, B.D., Ellsworth, D.S. & Walters, M.B. 1995. Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia* 104: 24-30.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 62: 365-392.

- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose, J.M., Gresham, C., Volin, J.C., Bowman, W.D. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80: 1955-1969.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M. & Walters, M.B. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164 (3): S143-S164.
- Reynolds, J.F., Kemp, P.R., Ogle, K. & Fernández R.J. 2004. Modifying the "pulse-reserve" paradigm for deserts of North America: precipitation pulses, soil water, and plant responses. *Oecologia* 141: 194-210.
- Ritchie, M.E., Tilman, D. & Knops, J.M.H. 1998. Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology* 79: 165-177.
- Rodríguez, M.V., Bertiller, M.B. & Bisigato, A. 2007. Are fine roots of both shrubs and perennial grasses able to occupy the upper soil layer? A case study in the arid Patagonian Monte with non-seasonal precipitation. *Plant and Soil* 300: 281-288.
- Sala, O.E., Parton W.J., Lauenroth, W.K. & Joyce, L.A. 1988. Primary production of central grassland region of the United States. *Ecology* 69: 40-45.
- Sala, O.E., Golluscio, R.A., Lauenroth, W.K. & Soriano, A. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia* 81: 501-505.
- Schulze, E.D. 1982. Plant life forms and their carbon, water and nutrient relations. *Enciclopedia of Plant Physiology* 12: 615-666.

- Shackleton, C.M. 1999. Rainfall and topo-edaphic influences on woody community phenology in South African savannas. *Global Ecology and Biogeography* 8: 125-136.
- Skujins, J. 1981. Nitrogen cycling in arid ecosystems. En: Clark, F.E. & Rosswall, T. (eds.) *Terrestrial Nitrogen Cycles*. Swedish Natural Science Research Council, Stockholm. *Ecological Bulletin* 33: 477-491.
- Small, E. 1972. Photosynthetic rates in relation to nitrogen recycling as an adaptation to nutrient deficiency in peat bog plants. *Canadian Journal of Botany* 50: 2227-2233.
- Soil Survey Staff 1998. *Keys to soil taxonomy*. USDA, Washington, DC. pp 326.
- Soriano, A. 1948. Algo más sobre las plantas del Chubut. *Argentina Austral* 201: 12-17.
- Soriano, A. 1950. La Vegetación del Chubut. *Revista Argentina de Agronomía* 17: 30-66.
- Soriano, A. 1956. Aspectos ecológicos y pasturales de la vegetación Patagónica, relacionados con su estado y capacidad de recuperación. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* 10: 349-372.
- Strojan, C.L., Turner, F.B. & Castetter, R. 1979. Litterfall from shrubs in the northern Mojave desert. *Ecology* 60: 891-900.
- Swift, M.J., Heal, O.W. & Anderson, J.M. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Takeda, H., Ishida, Y. & Tsutsumi, T. 1987. Decomposition of leaf litter in relation to litter quality and site conditions. *Memoirs of the College of agriculture, Kyoto University* 180: 17-38.

- Turner, F.B. & Randall, D.C. 1987. The phenology of desert shrubs in southern Nevada. *Journal of Arid Environments*. 13: 119-128.
- Van Soest, P.J. 1963. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. II A rapid method for the determination of fiber and lignin. *Journal of the Association of Official Analytical Chemists* 46: 830-835.
- Van Wijnen, H.J. & Van der Wal, R. 1999. The impact of herbivores on nitrogen mineralisation rate: Consequences for SALT-marsh succession. *Oecologia* 118: 225-231.
- Vargas, D.N., Bertiller, M.B., Ares, J.O., Carrera, A.L. & Sain, C.L. 2006. Soil C and N dynamics induced by leaf-litter decomposition of shrubs and perennial grasses of the Patagonian Monte. *Soil Biology & Biochemistry* 38 (8): 2401-2410.
- Vitousek, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65: 258-298.
- Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Klironomos, J.N., Setälä, H., van der Putten, W.H. & Wall, D.H. 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304: 1629-1633.
- Waterman, P.G. & Mole, S. 1994. Extraction and chemical quantification. En: Waterman, P.G. & Mole, S. (eds.) *Methods in Ecology, Analysis of Phenolics Plant Metabolites*. Blackwell Scientific Publications, pp. 66-103.
- Weatherly, H.E., Zitzer, S.F., Coleman, J.S. & Arnone III, J.A. 2003. In situ litter decomposition and litter quality in a Mojave Desert ecosystem: effects of elevated atmospheric CO₂ and interannual climate variability. *Global Change Biology* 9: 1223-1233.

- Wedin, D.A. & Pastor, J. 1993. Nitrogen mineralization dynamics in grass monocultures. *Oecologia* 96:186-192.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. 2002. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125-159.
- Wright, I.J. & Canon, K. 2001. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Functional Ecology* 15: 351-359.
- Wright, I.J., Westoby, M. & Reich, P.B. 2002. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf lifespan. *Journal of Ecology* 90: 534-543.
- Wright, I.J. & Westoby, M. 2003. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. *Functional Ecology* 17:10-19.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.L., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J. & Villar, R. 2004a. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Cornelissen, J.H.C., Falster, D.S., Garnier, E., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, W., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, Villar, R., Warton, D.I. & Westoby, M. 2004b. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist* 166: 485-495.

-
- Wright, I.J., Reich, P.B. Cornelissen, J.H.C., Falster, D.S., Groom, P.K., Hikosaka, K., Lee, W., Lusk, H., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Warton, D.I. & Westoby, M. 2005. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography* 14: 411-421.
- Yuan, Z.-Y., Li, L.-H., Han, X.-G., Huang, J.-H., Jiang, G.-M., Wan, S.-Q., Zhang, W.-H. & Chen, Q.-S. 2005. Nitrogen resorption from senescing leaves in 28 plant species in a semi-arid region of northern China. *Journal of Arid Environments* 63: 191-202.
- Zuloaga, F.O. & Morrone, O. 1999. Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina. II. Dicotyledoneae. *Missouri Botanical Garden Press* 70: 1-1269.