FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PAMPA

Tesina presentada para obtener el grado académico de

LICENCIADA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

"PATRONES DE FOLIACIÓN, RASGOS FOLIARES Y CRECIMIENTO DE TRES ESPECIES LEÑOSAS Y SU RELACIÓN CON VARIABLES CLIMÁTICAS EN UN ÁREA DE BOSQUE SECO DEL CENTRO DE ARGENTINA"

AUTORA: LUISINA MARTA CARBONELL SILLETTA

DIRECTORA: MSC. PAMELA DIANA LERNER

SANTA ROSA (LA PAMPA) ARGENTINA

2014

PREFACIO

Esta Tesina es presentada como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Licenciada en Ciencias Biológicas, de la Universidad Nacional de La Pampa y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad ni en otra Institución Académica. Se llevó a cabo en la cátedra “Fisiología II”, dependiente del Departamento de Ciencias Biológicas, durante el período comprendido entre el 06 de diciembre de 2013 y el 16 de diciembre de 2014, bajo la dirección de Lerner, Pamela Diana.

AGRADECIMIENTOS

Quiero en primer lugar agradecer a mi directora, Pamela Lerner, por todo el tiempo que me ha dedicado, por su ayuda, consejos y apoyo durante el proceso de realización de la tesina, y además por orientarme y aconsejarme durante la carrera en general y en especial por ayudarme a definir mi futuro. Gracias.

También deseo agradecer a la Universidad Nacional de La Pampa y en particular a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, por brindarme todo lo necesario para estudiar.

A los revisores, Walter Muiño y María de los Ángeles Ruiz, por sus opiniones y sugerencias.

A Pablo Dornes, por facilitarme los datos de humedad del suelo y por su predisposición y ayuda.

A Héctor Jacobi, por brindarme los datos de precipitación en Parque Luro.

A Celeste Gallia, por su compañía durante tantos años de trabajo y salidas de campo juntas.

A mi familia, por su apoyo incondicional durante toda la carrera.

16 de diciembre de 2014

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PAMPA

RESUMEN

En ecosistemas semiáridos, las variaciones estacionales en las temperaturas y las precipitaciones constituyen los factores limitantes más importantes para las plantas. Éstas utilizan diferentes estrategias para adaptarse a las condiciones ambientales, pudiendo coexistir especies con hábitos foliares opuestos. Mientras que especies caducifolias son "oportunistas", alcanzando tasas de crecimiento altas durante el período favorable del año, especies perennifolias son "conservativas", con ganancia de biomasa relativamente constante durante el año. Esto puede estar asociado con diferencias en rasgos foliares y en el patrón de foliación, teniendo generalmente las caducifolias mayor área foliar específica y menor longevidad foliar, y foliación más tardía y de mayor duración que las perennifolias. Con el objetivo de buscar evidencias de diferenciación ecológica entre especies coexistentes que contribuyan a comprender las causas de la arbustización del caldenal, se caracterizaron tres leñosas dominantes (*Prosopis caldenia*, *Schinus fasciculatus* y *Condalia microphylla*) en cuanto a sus rasgos foliares, parámetros de foliación, crecimiento y a relaciones entre crecimiento, producción y caída de hojas con variables climáticas. *P. caldenia* (caducifolia) tuvo rasgos foliares asociados a mayor crecimiento en períodos favorables (primavera), mientras que *C. microphylla* (perennifolia) presentó características que le permitieron continuar creciendo en períodos desfavorables (verano). La otra perennifolia, *S. fasciculatus*, tuvo rasgos foliares intermedios y su crecimiento ocurrió solo durante la primavera, comportándose como la caducifolia. Ningún parámetro de foliación se relacionó con el crecimiento. La temperatura y la disponibilidad de agua fueron buenos predictores del crecimiento y la producción foliar, a pesar de diferencias en dinámicas de crecimiento y de producción foliar entre las especies. Los resultados indican diferenciación ecológica entre las especies, que podría estar asociada con su capacidad de usar agua del suelo de forma diferente en espacio y tiempo, con distintas estrategias para evitar la herbivoría y/o para afrontar cambios en las condiciones atmosféricas.

ABSTRACT

In semiarid ecosystems, seasonal variations in temperature and precipitation are the most important limiting factors for plants. These use different strategies to adapt to environmental conditions, and species with opposing leaf habits may coexist. While deciduous species are "opportunistic", reaching high growth rates during the favorable period of the year, evergreen species are "conservative", with relatively constant biomass gain during the year. This may be associated with differences in leaf traits and leafing pattern, generally deciduous having greater specific leaf area and lower leaf longevity, and late and longer leafing than the evergreens. In order to search for evidences of ecological differentiation among coexisting species that contribute to understand the causes of shrub encroachment in the caldenal, three dominant woody (*Prosopis caldenia, Schinus fasciculatus* and *Condalia microphylla*) were characterized in terms of their leaf traits, leafing parameters, growth and relationships between growth, leaf production and leaf fall and climatic variables. *P. caldenia* (deciduous) had leaf traits associated with greater growth in favorable periods (spring), while *C. microphylla* (evergreen) exhibited features that allowed it to continue growing in unfavorable periods (summer). The other evergreen, *S. fasciculatus*, had intermediate leaf traits and the growth occurred only during the spring, behaving as deciduous. No leafing parameter related to growth. Temperature and water availability were good predictors of growth and leaf production, despite differences in dynamics of growth and leaf production among species. The results indicate ecological differentiation between species, which could be associated with their ability to use soil water differently in space and time, with different strategies to avoid herbivory and/or to cope with changes in atmospheric conditions.

ÍNDICE GENERAL

1. INTRODUCCIÓN **1**
2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS **4**
2.1. Objetivo general **4**
2.2. Objetivos específicos **4**
2.3. Hipótesis **4**
2.4. Predicciones **4**
3. MATERIALES Y MÉTODOS **6**
3.1. Sitio de estudio **6**
3.2. Especies de estudio **6**
3.3. Variables climáticas **7**
3.4. Mediciones **8**
3.5. Análisis de datos **10**
4. RESULTADOS **12**
4.1. Variables climáticas **12**
4.2. Fenología foliar **13**
4.3. Rasgos foliares **16**
4.4. Crecimiento **16**
4.5. Relación entre parámetros de foliación, rasgos foliares y crecimiento **17**
4.6. Relación entre crecimiento, producción y caída de hojas, y variables climáticas **20**
5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES **22**
6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS **27**
7. APÉNDICE **32**

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 3.4.1. Representación del modelo sigmoidal utilizado para estimar el número acumulado de hojas nuevas por tallo. **9**
Figura 4.1.1. Variables climáticas registradas durante el período de estudio y registros históricos de temperatura media y lluvias. **12**
Figura 4.2.1. Número acumulado de hojas nuevas por tallo durante la primavera. **14**
Figura 4.2.2. Dinámicas de producción y caída de hojas por yema durante el período de estudio. **15**

Figura 4.4.1. Dinámicas de crecimiento en diámetro y en longitud de tallos nuevos y viejos durante el período de estudio. **17**

Figura 4.5.1. Regresiones lineales simples entre: área foliar específica y área foliar, día con tasa de producción foliar máxima y área foliar, tasa de foliación y duración del período de foliación, y crecimiento en diámetro de tallos nuevos durante la primavera y área foliar específica. **19**

Figura 4.5.2. Análisis de componentes principales con valores promedio de rasgos foliares, parámetros de foliación y crecimiento. **20**

Figura 7.1. Fotografías de yemas marcadas en muestreos sucesivos, con las hojas numeradas. **32**

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 4.1.1. Matriz de correlación de Pearson entre las variables climáticas. **13**

Tabla 4.2.1. Diferencias entre las especies en los parámetros de foliación. **14**

Tabla 4.3.1. Diferencias entre las especies en rasgos foliares. **16**

Tabla 4.5.1. Matriz de correlación de Pearson entre rasgos foliares, parámetros de foliación y crecimiento. **19**

Tabla 4.6.1. Relaciones entre crecimiento en diámetro de tallos nuevos, producción y caída de hojas, y variables climáticas. **21**

1. INTRODUCCIÓN

Casi todos los biomas del mundo están sujetos a la estacionalidad, con períodos favorables y desfavorables para el crecimiento de las plantas. A escala mundial, las temperaturas bajas (van Ommen Kloeke *et al*, 2012) y la reducción en la disponibilidad de agua (Kikuzawa *et al*, 2013) son los factores principales que limitan el largo de la estación de crecimiento. En ecosistemas semiáridos, las marcadas variaciones estacionales en las temperaturas y las precipitaciones constituyen los factores limitantes más importantes para las plantas (Casagrande y Conti, 1980; Nemani *et al*, 2003; Fellows y Goulden, 2013). Éstas utilizan diferentes estrategias para adaptarse a las condiciones ambientales limitantes y, de hecho, especies con hábitos foliares opuestos, como caducifolias y perennifolias, pueden coexistir en un mismo ambiente (Reich, 1998). El hábito foliar caducifolio puede ser considerado una estrategia "oportunista", capaz de alcanzar tasas de ganancia de carbono altas cuando las condiciones ambientales son favorables, evitando las condiciones desfavorables (Lambers *et al*, 2008; van Ommen Kloeke *et al*, 2012). En cambio, el hábito foliar perennifolio se considera una estrategia más "conservativa"; estas especies pueden continuar fotosintetizando durante la estación no favorable, amortizando los costos de mantenimiento y las ganancias de carbono bajas (Wright *et al*, 2004; Reich *et al*, 2007; van Ommen Kloeke *et al*, 2012). Estos patrones contrastantes entre perennifolias y caducifolias pueden ser explicados a través de una regla simple de maximización de la ganancia de carbono y de eficiencia en el uso de los recursos, como nitrógeno y agua (Kikuzawa *et al*, 2013).

La longevidad foliar, que representa la duración de la fuente de ingresos de cada hoja construida, es un rasgo clave relacionado con el funcionamiento de la hoja, la planta y el ecosistema, y está fuertemente asociada con el hábito foliar, siendo en general mayor la longevidad en especies perennifolias que en caducifolias (Kikuzawa *et al*, 2013). Sin embargo, existe un espectro universal de economía foliar (Wright *et al*, 2004), en el que ciertos atributos foliares, como la longevidad foliar y el área foliar específica, covarían fuertemente para un gran número de especies independientemente de la forma de crecimiento, grupo funcional o bioma, superponiéndose muchos rasgos entre especies con diferente hábito foliar. La longevidad foliar y el área foliar específica, que expresa la cantidad de área por unidad de masa foliar y da un índice de captación de luz, se relacionan negativamente (Westoby *et al*, 2002; Wright *et al*, 2004; Kikuzawa *et al*, 2013), mientras que la capacidad fotosintética se relaciona directamente con el área foliar específica y el contenido de nitrógeno foliar e inversamente con la longevidad foliar (Reich *et al*, 1997;

Wright *et al*, 2004). La asociación entre una longevidad foliar larga y una tasa fotosintética por unidad de masa foliar baja podría ser interpretada como la consecuencia de un compromiso entre rasgos foliares que otorgan resistencia (concentración alta de componentes estructurales, área foliar específica baja) y aquellos que maximizan la productividad instantánea (concentración alta de nitrógeno foliar, área foliar específica alta) (Reich *et al*, 1997). Variaciones en rasgos foliares, entre ellos el área foliar específica, también están relacionados a nivel de planta completa con la tasa de crecimiento relativo (Reich *et al*, 1997; Garnier *et al*, 2001), siendo esta última mayor en especies caducifolias, con área foliar específica, concentración de nitrógeno y tasa fotosintética altas en comparación con especies perennes y semi-caducifolias (Prior *et al*, 2004).

La foliación (momento de emergencia foliar y duración de la foliación, entre otros parámetros) está relacionada con los rasgos foliares (Campanella y Bertiller, 2009), y es también una estrategia para maximizar la asimilación fotosintética y minimizar la pérdida de hojas (Sun *et al*, 2006), reflejando distintas estrategias de las plantas (Liu *et al*, 2011). Para compensar su menor capacidad fotosintética y sus mayores costos de construcción foliar, y quizás también para evitar daños por herbivoría, especies con menor área foliar específica tienden a extender más su tiempo fotosintético foliar a través de una emergencia foliar más temprana y concentrada (Sun *et al*, 2006; Liu *et al*, 2011; Wright *et al*, 2004). Según Kikuzawa (1995), existen dos tipos de foliación: una foliación simultánea en la que las hojas nuevas aparecen durante un corto período de tiempo, y una foliación sucesiva en la que las hojas van apareciendo durante un período de tiempo mayor. Ambos patrones de foliación están asociados con diferentes rasgos foliares, siendo la longevidad foliar mayor y el área foliar específica menor en el tipo de foliación simultánea (Campanella y Bertiller, 2009).

Varios estudios han descripto variaciones en rasgos foliares o parámetros de foliación de una gran cantidad de especies de diferentes formas de crecimiento en un amplio rango de ambientes (Reich *et al*, 1997; Wright *et al*, 2004; van Ommen Kloeke *et al*, 2012; Kikuzawa *et al*, 2013). Unos pocos estudios han analizado rasgos foliares y parámetros de foliación simultáneamente (Sun *et al*, 2006; Liu *et al*, 2011; Campanella y Bertiller, 2009) en determinados ambientes. Sin embargo, no se han estudiado relaciones entre rasgos foliares, parámetros de foliación y crecimiento de especies leñosas caducifolias y perennifolias de bosques templados secos, como el Caldenal, en el centro de Argentina.

Este ecosistema boscoso está dominado por una especie arbórea caducifolia, *Prosopis caldenia* Burkart (caldén), y frecuentemente codominado por especies arbustivas perennifolias, como *Condalia microphylla* Cavanilles (piquillín) (Cano, 1988) y *Schinus fasciculatus* (Gris.) Johnston (molle). En estos bosques, han sido registrados importantes cambios en el último siglo, tales como el reemplazo de las sabanas originales por formaciones vegetales con altas densidades de leñosas (Cano *et al*, 1980; Llorens, 1995; Lerner, 2004), y como en otros ecosistemas del planeta, es aparente la expansión de arbustos perennifolios esclerófilos no siendo claras las causas de estos cambios.

La evaluación de rasgos foliares, parámetros de foliación y crecimiento de especies leñosas dominantes del caldenal puede proveer evidencia de diferenciación ecológica entre especies coexistentes en ambientes templados. Además, podría ayudar a comprender las causas de la arbustización del caldenal. Por último, es crucial conocer características funcionales de las especies en relación a condiciones actuales del clima, ya que éstas podrían conferir diferente vulnerabilidad a cambios en las condiciones ambientales. Respuestas diferentes entre especies son de gran importancia dado que pueden conducir a modificaciones en la estructura de las comunidades, alteraciones de interacciones interespecíficas y cambios en el funcionamiento de los ecosistemas.

2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

2.1. OBJETIVO GENERAL

Caracterizar tres especies leñosas dominantes del caldenal (*Prosopis caldenia*, *Schinus fasciculatus* y *Condalia microphylla*) en cuanto a sus rasgos foliares, parámetros de foliación, crecimiento y a relaciones entre crecimiento, producción y caída de hojas con variables climáticas, en búsqueda de evidencias de diferenciación ecológica entre especies coexistentes que contribuyan a comprender las causas de la arbustización del caldenal.

2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1) Evaluar parámetros de foliación (fecha de tasa de producción foliar máxima, número máximo acumulado de hojas nuevas, duración del período de foliación y tasa de foliación), rasgos foliares (longevidad foliar, área foliar y área foliar específica) y crecimiento de tres especies leñosas dominantes del caldenal durante la estación de crecimiento 2013-2014.

2) Evaluar si existen diferencias en estas variables entre las especies.

3) Analizar relaciones (correlaciones y regresiones) entre las variables.

4) Analizar relaciones entre crecimiento, producción y caída de hojas de cada especie con diferentes variables climáticas (temperatura del aire, lluvias, humedad del suelo, humedad relativa del aire y evapotranspiración potencial).

2.3. HIPÓTESIS

1) Especies leñosas caducifolias como *P. caldenia* poseen parámetros de foliación y rasgos foliares asociados a mayor crecimiento en períodos favorables de condiciones ambientales, mientras que especies leñosas perennifolias como *C. microphylla* y *S. fasciculatus* poseen parámetros de foliación y rasgos foliares que les permiten continuar creciendo en períodos desfavorables de condiciones ambientales.

2) La dinámica del crecimiento, producción y caída de hojas de *P. caldenia, C. microphylla* y *S. fasciculatus* se relacionan con variaciones de la temperatura y de la disponibilidad de agua.

2.4. PREDICCIONES

1) Las hojas de la especie caducifolia tendrán un área foliar y área foliar específica mayores y una longevidad foliar menor que las especies perennifolias.

2) La especie caducifolia tendrá una foliación sucesiva mientras que las perennifolias tendrán una foliación simultánea. En las perennifolias la foliación será más temprana, con una duración menor y una tasa de foliación mayor que en la especie caducifolia.

3) La especie caducifolia tendrá un crecimiento mayor que las perennifolias durante el período más favorable del año, mientras que en períodos desfavorables solo las especies perennifolias continuarán creciendo.

4) La temperatura y la disponibilidad de agua serán buenos predictores del crecimiento, producción y caída de hojas en las tres especies.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. SITIO DE ESTUDIO

El estudio se realizó en un área de Bosque de Caldén abierto, dominado por *Prosopis caldenia* en el estrato arbóreo y con altas densidades de arbustos (*Condalia microphylla, Schinus fasciculatus, Lycium chilense, L. gilliesianum, Ephedra triandra*). El sitio está ubicado en la Reserva Provincial Parque Luro, Dpto. Toay, La Pampa (36º 55' S, 64º 01' O) y se caracteriza por un clima templado continental, subhúmedo seco, con una marcada estacionalidad climática, con veranos cálidos e inviernos fríos y precipitaciones mayormente concentradas en primavera y principios de otoño, con ocurrencia de sequías de invierno de duración variable (Cabrera, 1976; Casagrande y Conti, 1980). La temperatura media anual se encuentra entre 14 y 16°C, la media del mes más cálido (enero) es de 24°C y la del mes más frío (julio) de 8°C, con un período libre de heladas de 160 días. Se han registrado temperaturas máximas y mínimas absolutas de 43°C (enero) y de -13°C (julio), respectivamente (Casagrande y Conti, 1980). El área se encuentra en la región delimitada por las isohietas de 600 y 700 mm, aunque se ha observado una importante variabilidad en las precipitaciones entre años, estaciones y meses (Casagrande *et al*, 2006; Buss *et al*, 2011).

3.2. ESPECIES DE ESTUDIO

Prosopis caldenia Burkart (caldén) es una especie de árbol caducifolio, de porte variable, con una altura de 5 a 12 metros, y tronco grueso, de 1 a 2 metros de diámetro. Tiene ramas flexuosas con pequeñas espinas axilares pareadas, hojas compuestas bipinnadas, cada pinna formada por dos hileras de folíolos lineales pequeños (± 3 mm de longitud) y aproximados (Steibel y Troiani, 1999). La orientación de las ramas y el desarrollo de inflorescencias y de frutos se produce mayormente en sectores del canopeo orientados al norte y este (Peinetti *et al*, 1991). Su ciclo anual de crecimiento y desarrollo coincide con la estación cálida y con mayor disponibilidad de agua, aproximadamente octubre-abril (Cano, 1988; Distel y Peláez, 1985; Peinetti *et al*, 1991). La preferencia de la especie por suelos profundos (Cano *et al*, 1980; Peláez *et al*, 1994) podría indicar capacidad de su sistema de raíces para explorar y obtener agua subterránea y evitar el estrés hídrico, como ha sido encontrado en otras especies de *Prosopis* (Jobággy *et al*, 2008; Alvarez y Villagra, 2009).

Condalia microphylla Cavanilles (piquillín) es una especie de arbusto perennifolio, muy ramoso, con una altura de 0,80 a 2 metros. Tiene ramas rígidas, rectas, espinosas en el ápice. Las hojas son simples, muy pequeñas, elípticas, coriáceas, con nervaduras bien marcadas en la cara inferior (Cano, 1988). Como en otros arbustos perennifolios escleromorfos, *C. microphylla* conserva las hojas durante los meses del año con menor disponibilidad de agua, estando expuesto a estrés hídrico durante parte del año y probablemente presentando mecanismos para tolerar el estrés hídrico (Lambers *et al*, 2008), tales como la presencia de hojas muy pequeñas con cutícula gruesa (Peláez *et al*, 1994). La distribución de las raíces de *C. microphylla* en las capas más superiores del suelo y la alta correlación entre el potencial agua de las plantas y el de esta zona del suelo sugiere que esta especie hace un uso mayor del agua de las capas superiores del suelo (Peláez *et al*, 1994).

Schinus fasciculatus (Gris.) Johnston (molle negro) es una especie de arbusto perennifolio, espinoso, con una altura de 1,50 a 4 metros. Los tallos son muy ramificados, con ramas jóvenes pubescentes y espinosas, y ramas adultas glabras. Las hojas son cortas, anchas y enteras o sinuadas en las ramas jóvenes, y oblongo-lanceoladas, de borde entero en las adultas (Cano, 1988). Una especie cercana, *Schinus johnstonii* Barkley, tiene un sistema radical profundo, superior a 2,5 metros, que estaría relacionado con un potencial agua más constante a lo largo del año comparado con especies con sistemas radicales superficiales (Bucci *et al*, 2009).

3.3. VARIABLES CLIMÁTICAS

En el sitio de estudio, se midió la temperatura y humedad relativa del aire a intervalos de una hora, mediante un colector de datos programable equipado con sensores (HOBO®). Se obtuvieron datos de precipitación diaria, medidos con pluviómetros por residentes en el área de estudio. Los registros se complementaron con datos del Servicio Meteorológico Nacional y de la Red Provincial Pluviométrica de la Administración Provincial del Agua correspondiente a la estación de registro más cercana al área de estudio. Se obtuvieron datos históricos (1973-2011) de temperatura media mensual y lluvias mensuales correspondientes a la Estación Meteorológica Anguil (36º 30´ S, 63º 59´ O), ubicada a 45 Km del sitio de estudio. Se obtuvieron datos del contenido volumétrico de agua del suelo a una profundidad de 10 cm, registrados a intervalos de 10 minutos por un sensor de humedad del suelo (ONSET S-SMC-M005, rango: 0-1.00 m^3/m^3) en la estación hidrometeorológica El Guanaco, ubicada en un sitio cercano al área de estudio (Estancia la

Constancia, 36° 16' S, 64° 15' O). Si bien las características particulares de ese sitio difieren en cobertura vegetal y características edáficas debidas fundamentalmente al manejo, la existencia de un mismo régimen pluviométrico resulta en que los valores de humedad de suelo registrados representan adecuadamente una estimación del agua del suelo a escala regional. Además, se calculó la evapotranspiración potencial mensual con el método de Thornthwaite, utilizando los datos de temperatura media mensual registrados en el área de estudio.

3.4. MEDICIONES

En agosto de 2013 se ubicaron al azar diez puntos de muestreo, y en cada uno se eligieron y marcaron las plantas de caldén, piquillín y molle más cercanas, teniendo en cuenta que fueran ejemplares adultos, sanos y no sombreados. En cada planta, se seleccionaron aleatoriamente y se marcaron dos ramas del año anterior, con un hilo en su base, y en cada fecha de muestreo, cada 7 a 15 días aproximadamente, desde el reinicio del crecimiento vegetativo hasta que no se detectaron más hojas nuevas en primavera (aproximadamente a mediados de octubre), se contó el número de hojas presentes en cada rama. Se registró el número acumulado de hojas nuevas por tallo en cada planta y se ajustó la siguiente función sigmoidal: $\mathbf{HN}_{(x)} = \mathbf{a}/(1+(e^{(-(x-\mathbf{x0})/\mathbf{b})}))$ (Fig. 3.4.1), donde **HN** es el número acumulado de hojas nuevas por tallo en el día x (expresado como número de días transcurridos desde 1 de julio), **a** es el número máximo acumulado de hojas nuevas por tallo, $\mathbf{x_0}$ es el día con tasa de producción foliar máxima (pico), y **b** es una constante que determina la curvatura de la función HN y que es directamente proporcional a la duración del período de foliación (Campanella y Bertiller, 2009). Además, se calculó la duración del período de foliación como el número de días entre el comienzo y el final (10 y 90%, respectivamente) del período de foliación como 4,4***b** (Campanella y Bertiller, 2009). La tasa de foliación de cada planta se determinó como el cociente entre el número de hojas totales producidas por tallo y la duración de la foliación.

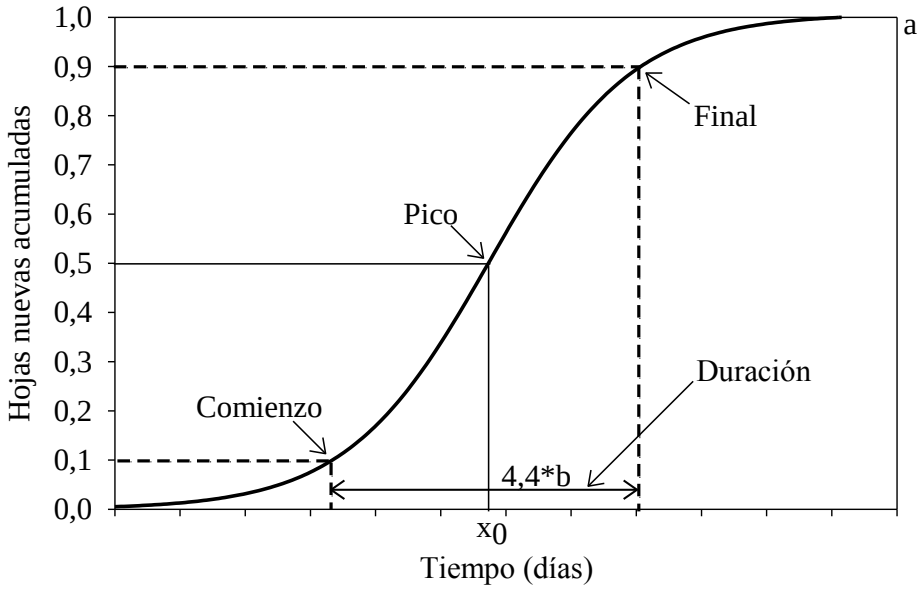

Figura 3.4.1. Representación del modelo sigmoidal utilizado para estimar el número acumulado de hojas nuevas por tallo, según la ecuación $\mathbf{HN}_{(x)} = \mathbf{a}/(1+(e^{(-(x-\mathbf{x0})/\mathbf{b})}))$, donde **HN** es el número acumulado de hojas nuevas por tallo en el día x, **a** es el número máximo acumulado de hojas nuevas por tallo, $\mathbf{x_0}$ es el día con tasa de producción foliar máxima, y **b** es una constante que determina la curvatura de **HN** y que es directamente proporcional a la duración del período de foliación, 4,4***b**, correspondiente al número de días entre el comienzo y el final (10 y 90%, respectivamente) del período de foliación. (Adaptado de Campanella y Bertiller, 2009).

La longevidad foliar (**LF**, días) se calculó para las hojas que aparecieron durante la primavera. Previamente a la emergencia de las hojas, se seleccionaron aleatoriamente y se marcaron tres yemas foliares en cada planta. Se monitorearon todas las hojas que aparecieron en las yemas foliares, cada 15 a 30 días aproximadamente, hasta su abscisión, mediante la toma de fotografías (cámara digital SONY DSC-W350 de 14,1 megapixeles) (ver Apéndice, Fig. 7.1). La fecha de emergencia de cada hoja se estimó como la fecha intermedia entre dos muestreos sucesivos con hoja ausente y hoja presente, respectivamente. De manera similar, la fecha de abscisión de cada hoja se estimó como la fecha intermedia entre dos muestreos sucesivos con hoja presente y hoja ausente, respectivamente. La longevidad de cada hoja se calculó como el número de días transcurridos entre la emergencia y la abscisión foliar. Además, al contar con los datos de hojas nuevas y caídas durante todo el período de estudio, se determinó la producción foliar como el número de hojas nuevas por yema en función del tiempo, y la caída de hojas como

el número de hojas caídas por yema en función del tiempo, que posteriormente se relacionaron con la dinámica de variables climáticas.

El área foliar (**AF**, cm^2) y el área foliar específica (**AFE**, cm^2/g) se calcularon en cuatro hojas completamente expandidas, pero jóvenes y sanas, seleccionadas aleatoriamente en cada planta. En noviembre, se cortaron cuatro tallos con hojas de cada planta, de diferentes sectores del canopeo, y se colocaron en bolsas plásticas selladas junto con un papel de filtro húmedo. Las muestras se almacenaron en una conservadora en la oscuridad hasta que fueron procesadas, dentro de las 24 horas posteriores a la recolección. Para calcular el AF, se separaron las hojas de los tallos (una hoja de cada tallo cortado), conservando los pecíolos, se escanearon (HP Scanjet G3010) almacenándose en formato de imagen TIFF y posteriormente se analizaron con el software ImageJ (Rasband, 2007). Para obtener el peso seco (**PS**), las hojas se secaron en estufa a 56°C durante 72 horas y luego se pesaron en una balanza (Ohaus PA214, precisión de 0,0001 g). Dado el pequeño tamaño de las hojas de estas especies, para mejorar la precisión en el pesaje, se escanearon, se secaron y se pesaron las cuatro hojas de cada planta en forma conjunta, obteniendo un único valor de AF y de PS para cada planta, que luego se dividió por cuatro para obtener un valor promedio de AF y de PS por hoja. El AFE de cada hoja se calculó como AF/PS.

En cuatro fechas (mediados de noviembre y de diciembre, principios de marzo y de mayo), se midió en cada planta el diámetro en la base (con un calibre digital, precisión de 0,01 mm) y la longitud de tres tallos nuevos y de los lignificados de un año que sostenían esos tallos (tallos viejos). Los datos se expresaron como crecimiento acumulado en cada fecha por rama o como la diferencia entre fechas por rama (para analizar la relación con dinámica de variables climáticas), que luego se promediaron por planta.

3.5. ANÁLISIS DE DATOS

Las diferencias entre las especies en parámetros de foliación y rasgos foliares se evaluaron mediante ANOVAs simples y posteriormente se utilizó el test de Bonferroni para comparaciones múltiples. Algunos datos (área foliar y tasa de foliación) fueron transformados (log_{10}) antes de realizar los análisis para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Las diferencias entre las especies en producción foliar, caída de hojas y crecimiento acumulado se evaluaron mediante ANOVAs de medidas repetidas, incluyendo en estos análisis las especies como factor fijo y las fechas como medidas repetidas. Se utilizaron como réplicas valores promedios por individuo. Las relaciones entre rasgos foliares, parámetros de foliación y crecimiento se evaluaron

mediante análisis de correlación de Pearson y con análisis de regresión lineal simple. Además, se realizaron análisis de componentes principales para diferenciar las especies en función de sus valores promedios de rasgos foliares, parámetros de foliación y crecimiento. Se realizaron análisis de correlación de Pearson entre las variables climáticas, habiendo transformado (log_{10}) previamente los datos de lluvias. Se utilizaron análisis de regresión lineal simple o múltiple para predecir crecimiento, producción foliar y caída de hojas en función de variables climáticas, seleccionando el mejor modelo en cada caso. Las variables climáticas incluyeron temperatura media diaria promedio del aire, lluvias acumuladas, humedad relativa diaria promedio del aire, contenido volumétrico de agua del suelo (10 cm de profundidad) diario promedio y evapotranspiración potencial promedio, entre fechas de muestreo. Los análisis estadísticos se realizaron con los software InfoStat (Escuela de Agricultura, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina) y SigmaPlot (Systat Software, San Jose, CA).

4. RESULTADOS

4.1. VARIABLES CLIMÁTICAS

Durante el período de estudio (julio 2013 - junio 2014), las lluvias acumuladas fueron de 705 mm, aproximadas a las lluvias históricas acumuladas (760 mm), con déficits notorios en los meses de agosto, octubre, diciembre, enero y febrero (Fig. 4.1.1A), durante los cuales la evapotranspiración (ETP) superó ampliamente a las lluvias (Fig. 4.1.1B). Los meses más lluviosos fueron septiembre, noviembre, marzo, abril y mayo, que superaron a las medias mensuales históricas. La temperatura media del período de estudio fue de 15,4°C, semejante a la media histórica (15,3°C), aunque el verano de 2013 fue aproximadamente 3-4°C más caluroso que el histórico (Fig. 4.1.1A). La temperatura se correlacionó positivamente con la ETP, y negativamente con la humedad relativa del aire y con el contenido volumétrico de agua del suelo a los 10 cm de profundidad, que a su vez se correlacionaron entre sí (Tabla 4.1.1). No se encontraron correlaciones entre las lluvias y las demás variables climáticas (Tabla 4.1.1).

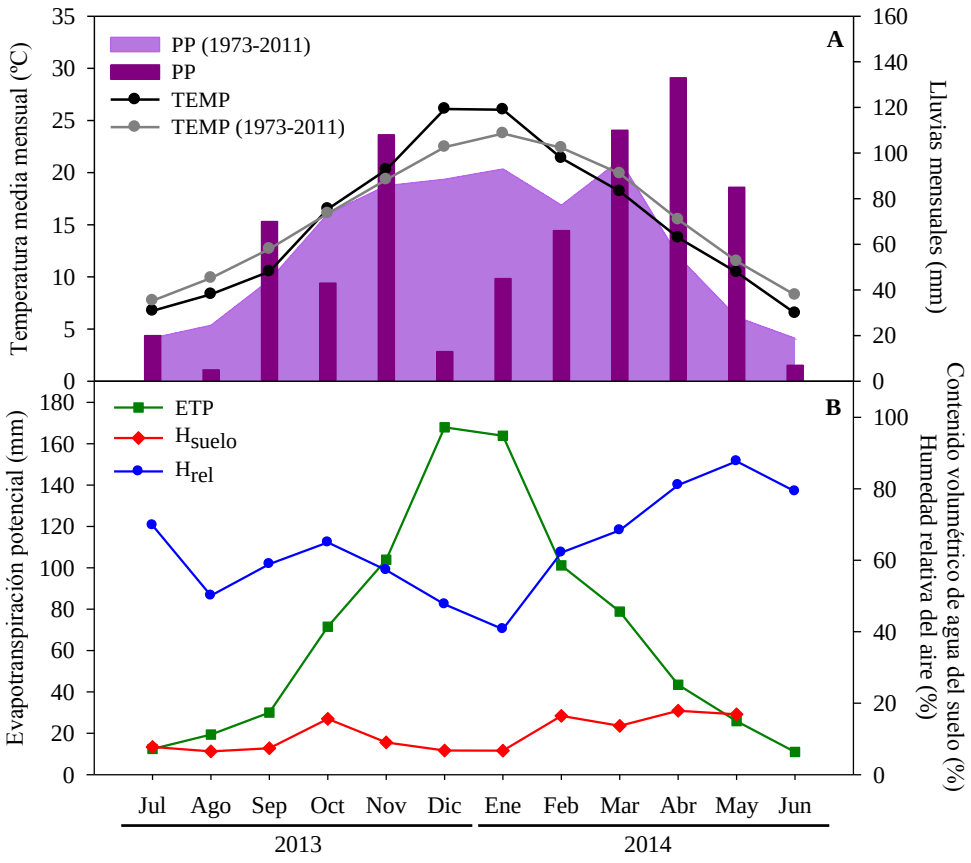

Figura 4.1.1. A) Temperatura media mensual (°C) y lluvias mensuales (mm) del sitio de estudio, temperatura media mensual histórica (°C) y lluvias mensuales históricas (mm)

(1973-2011) de la Estación Meteorológica Anguil (36º 30´ S, 63º 59´ O), cercana al sitio de estudio; y B) evapotranspiración potencial mensual (mm) y humedad relativa del aire (%) del sitio de estudio, y contenido volumétrico de agua del suelo a 10 cm de profundidad (%) de la estación hidrometeorológica El Guanaco (36° 16' S, 64° 15' O), cercana al área de estudio, de julio 2013 a junio 2014.

Tabla 4.1.1. Matriz de correlación de Pearson entre las variables climáticas. Se resaltan en negrita las correlaciones significativas con un nivel de significancia de $p<0,01$. N=11. Las variables son: temperatura media diaria (°C), TEMP; lluvias acumuladas (mm), PP; humedad relativa diaria del aire (%), H_{rel}; contenido volumétrico diario de agua del suelo (10 cm) (%), H_{suelo}; y evapotranspiración potencial mensual (mm), ETP.

	TEMP	**PP**	**H_{rel}**	**H_{suelo}**
PP	-0,19			
H_{rel}	**-0,91**	0,38		
H_{suelo}	**-0,71**	0,04	**0,77**	
ETP	**0,91**	-0,43	**-0,86**	**-0,69**

4.2. FENOLOGÍA FOLIAR

P. caldenia tuvo la menor duración del período de foliación, al contrario que *Schinus fasciculatus* (Fig. 4.2.1 y Tabla 4.2.1). Sin embargo, no se encontraron diferencias entre las especies en el número máximo acumulado de hojas nuevas ($Hojas_{máx}$) ni en la tasa de foliación (Tabla 2). La fecha de tasa de producción foliar máxima (Pico) fue más temprana en *Condalia microphylla*, aproximadamente 8-10 días antes que en *P. caldenia* y *S. fasciculatus* (Fig. 4.2.1 y Tabla 4.2.1).

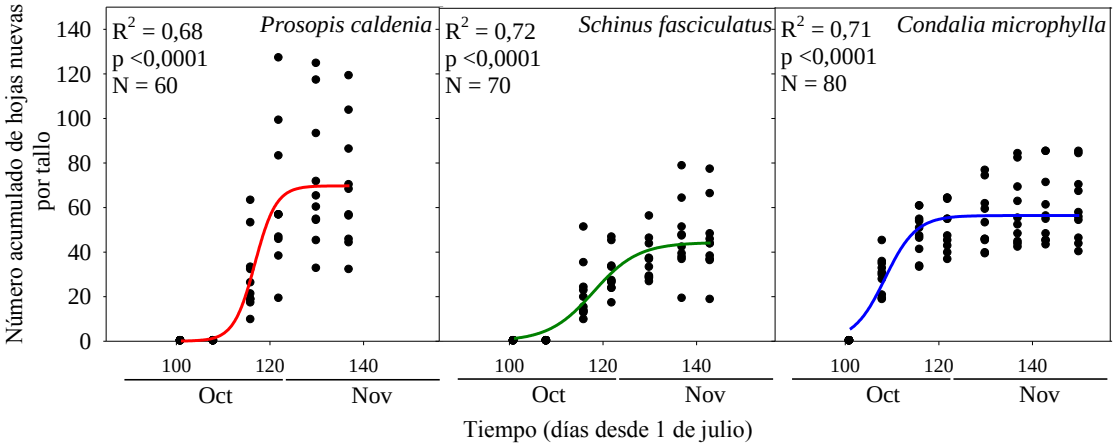

Figura 4.2.1. Número acumulado de hojas nuevas por tallo, promediado por planta (puntos negros) en función del tiempo (días desde 1 de julio de 2013), y funciones sigmoideas ajustadas (líneas), en *Prosopis caldenia, Schinus fasciculatus y Condalia microphylla*.

Tabla 4.2.1. Diferencias entre las especies en los parámetros de foliación (ANOVAs); números en negrita indican diferencias estadísticamente significativas (p<0,05). Los números entre paréntesis indican el error estándar. Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas (p<0,05) con el test de Bonferroni. Los parámetros son: número máximo acumulado de hojas nuevas por tallo, $Hojas_{máx}$; día con tasa de producción foliar máxima (días desde 1 de julio), Pico; duración del período de foliación (días), Duración; y tasa de foliación (n° de hojas/día), Tasa.

	Prosopis caldenia	***Schinus fasciculatus***	***Condalia microphylla***
$Hojas_{máx}$	70,36 (±9,19)	46,59 (±5,28)	57,16 (±4,83)
Pico	**117,36 (±0,55) [a]**	**118,79 (±1,42) [a]**	**109,02 (±0,67) [b]**
Duración	**8,93 (±1,69) [b]**	**19,28 (±3,47) [a]**	**12,65 (±2,58) [ab]**
Tasa	26,15 (±16,06)	5,27 (±2,45)	8,05 (±2,72)

Considerando todo el período de estudio, se encontró un efecto significativo de la interacción especie x fecha en el número de hojas nuevas por yema (p<0,001) (Fig. 4.2.2A). *P. caldenia* tuvo un único pico de producción de hojas nuevas, que fue significativamente superior a las otras dos especies en esa fecha (p<0,0001), mientras que *C. microphylla*, siendo la especie que inició antes la producción foliar de primavera, presentó otro pico hacia el final de la primavera (p<0,0001). Por su parte, *S. fasciculatus* tuvo dos períodos de producción foliar, en primavera y a principios del otoño. También se encontró un efecto significativo de la interacción especie x fecha en la caída de hojas por

yema durante todo el período de estudio (p<0,0001) (Fig. 4.2.2B). Durante el verano, se produjo caída de hojas en *S. fasciculatus*, siendo significativamente superior a la caída de las otras dos especies (p<0,0001), mientras que al final del otoño se registró en las tres especies, siendo superior en *P. caldenia* y menor en *S. fasciculatus* (p=0,0035). Cabe destacar que en esa época hubo una tormenta de granizo que provocó la ruptura de muchas ramas, por lo cual estaría sobrestimada la caída de hojas de fines de otoño.

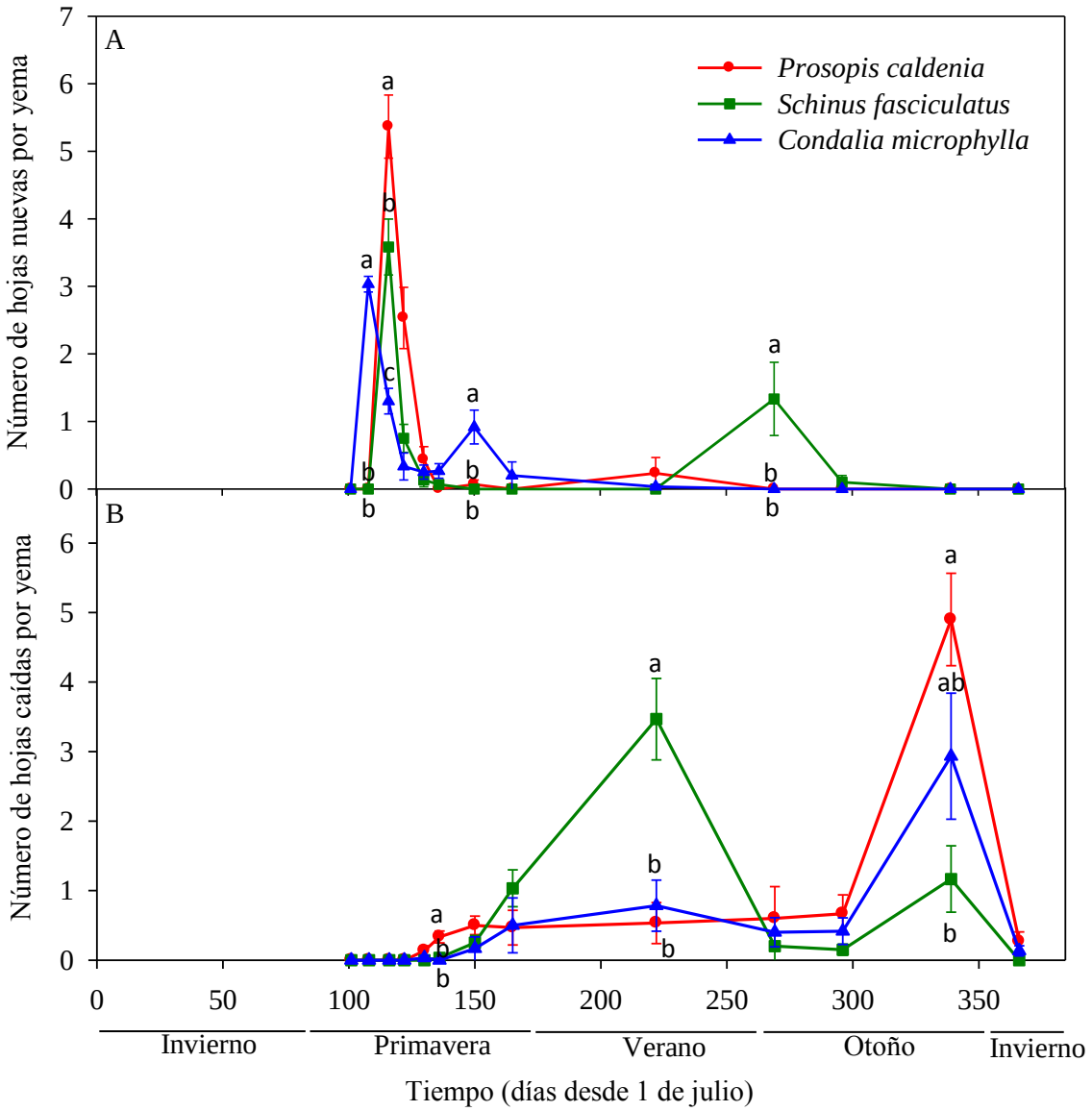

Figura 4.2.2. Dinámicas de producción (A) y caída (B) de hojas por yema de *Prosopis caldenia* (líneas rojas), *Schinus fasciculatus* (líneas verdes) y *Condalia microphylla* (líneas azules) durante la estación de crecimiento 2013-2014. Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas entre especies en cada fecha (p<0,05).

4.3. RASGOS FOLIARES

El área foliar y el área foliar específica fueron significativamente mayores en *P. caldenia*, mientras que entre las perennifolias fueron menores en *C. microphylla* (Tabla 4.3.1). La longevidad foliar promedio de caldén fue de 156,18±4,43 días (252 hojas). En cambio, no se pudo determinar la longevidad foliar de las especies perennifolias, ya que a la fecha del último muestro (01 de agosto de 2014) un 32% de las hojas muestreadas de piquillín (218 hojas en total) y un 18% de las hojas de molle (267 hojas en total) permanecían vivas. Por esta razón, no se utilizó la variable LF en análisis posteriores.

Tabla 4.3.1. Diferencias entre las especies en área foliar (AF, cm^2) y área foliar específica (AFE, cm^2/g). Los números entre paréntesis indican error estándar. Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p<0,05$) con el test de Bonferroni.

	Prosopis caldenia	***Schinus fasciculatus***	***Condalia microphylla***
AF (cm^2)	2,91 (±0,20) [a]	0,45 (±0,03) [b]	0,16 (±0,00) [c]
AFE (cm^2/g)	48,70 (±0,99) [a]	31,71 (±1,03) [b]	26,52 (±0,56) [c]

4.4. CRECIMIENTO

Se encontró un efecto significativo de la interacción especie x fecha en el crecimiento en diámetro de tallos nuevos ($p<0,001$) (Fig. 4.4.1A). En las tres especies, el mayor crecimiento ocurrió durante la primavera. *P. caldenia* alcanzó su máximo crecimiento en diámetro hacia el final de la primavera, superando a las perennifolias. Sin embargo, al final del período de crecimiento en otoño, los tallos nuevos de *C. microphylla* alcanzaron un diámetro similar a los de *P. caldenia* y superaron a los de *S. fasciculatus*. Mientras que *C. microphylla* continuó creciendo durante el verano y el otoño, *S. fasciculatus* cesó su crecimiento en diámetro al final de la primavera, comportándose como la caducifolia. También se encontró un efecto significativo de la interacción especie x fecha en el crecimiento en longitud de los tallos nuevos ($p<0,0001$) (Fig. 4.4.1B). A mediados de la primavera, *P. caldenia* alcanzó su máximo crecimiento en longitud, superando a las perennifolias. Posteriormente, los ápices de los tallos de *P. caldenia* se secaron y cortaron, reduciendo su longitud final. Los tallos nuevos de *S. fasciculatus* y de *C. microphylla* alcanzaron su longitud máxima a fines de la primavera y, a diferencia de *P. caldenia*, no sufrieron reducción en su longitud. Los tallos viejos de las tres especies no crecieron en diámetro ni en longitud durante el período de tiempo analizado, siendo éstos superiores en *P. caldenia* (Fig. 4.4.1C, D).

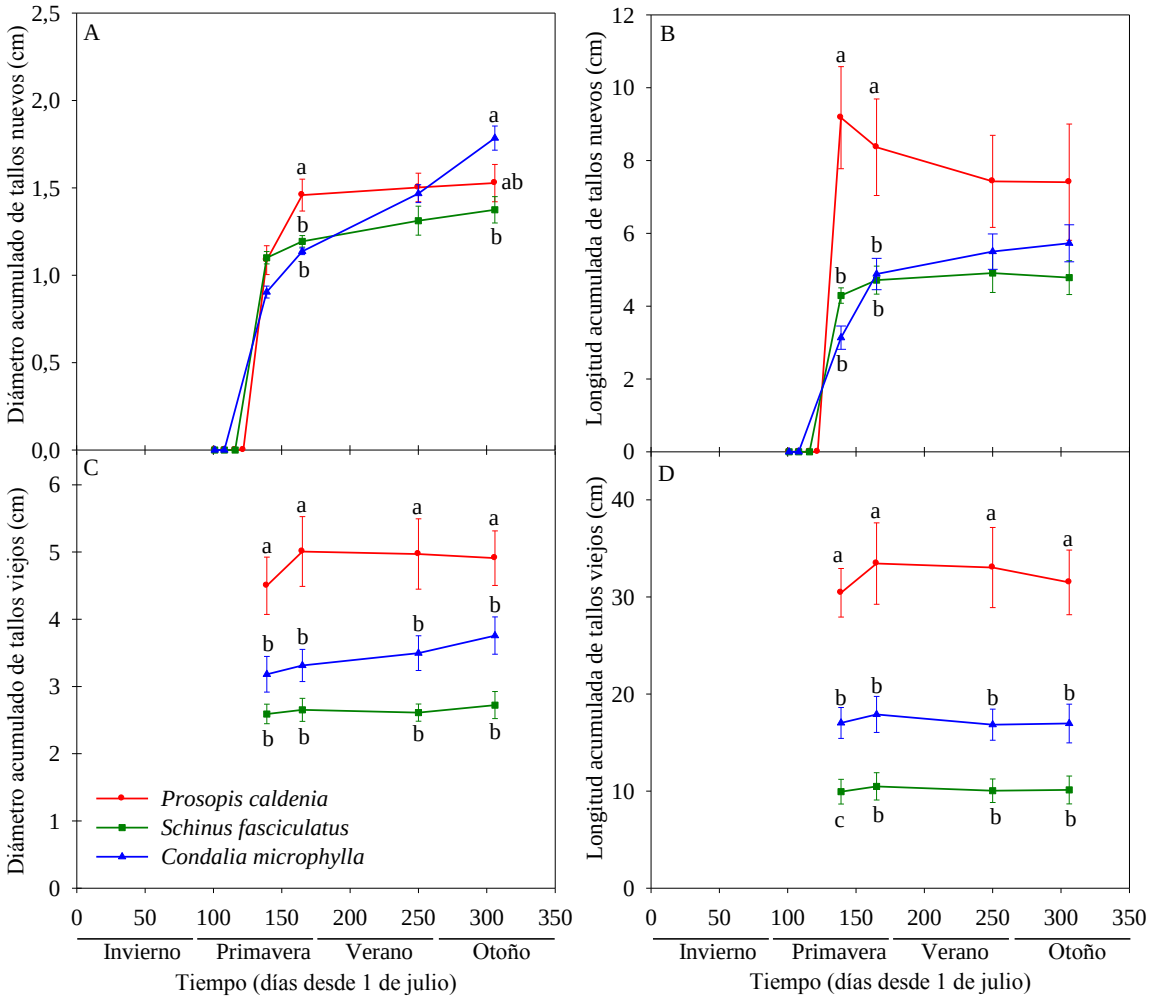

Figura 4.4.1. Dinámicas de crecimiento en: A) diámetro de tallos nuevos, B) longitud de tallos nuevos, C) diámetro de tallos viejos y D) longitud de tallos viejos, de *Prosopis caldenia* (líneas rojas), *Schinus fasciculatus* (líneas verdes) y *Condalia microphylla* (líneas azules). Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas entre especies en cada fecha ($p<0,05$).

4.5. RELACIÓN ENTRE PARÁMETROS DE FOLIACIÓN, RASGOS FOLIARES Y CRECIMIENTO

Los análisis de regresión lineal mostraron que el área foliar específica se relacionó con el área foliar ($R^2=0,88$, $p<0,0001$; Fig. 4.5.1A), y la fecha con tasa máxima de producción foliar (Pico) se relacionó con el área foliar ($R^2=0,31$, $p=0,0015$; Fig. 4.5.1B). Ambos rasgos foliares se correlacionaron positivamente con la fecha de tasa máxima de producción foliar, y a su vez se correlacionaron positivamente entre sí (Tabla 4.5.1).

A pesar de que las tasas de foliación no fueron significativamente diferentes entre las especies (Tabla 4.2.1), este parámetro se correlacionó positivamente con el número máximo acumulado de hojas nuevas y negativamente con la duración de la foliación (Tabla 4.5.1). El análisis de regresión mostró una mejor relación de la tasa de foliación con la duración de la foliación (R^2= 0,67, p<0,0001; Fig. 4.5.1C) que con el número máximo acumulado de hojas nuevas (R^2=0,17, p=0,0126; figura no mostrada).

El crecimiento en diámetro de tallos nuevos durante la primavera, que corresponde al período más favorable para el crecimiento, fue significativamente mayor en *P. caldenia* que en las especies perennes (Fig. 4.4.1A). Los análisis de regresión mostraron una relación significativa del crecimiento tanto con el área foliar (R^2=0,41, p=0,0002; figura no mostrada) como con el área foliar específica (R^2=0,49, p<0,0001; Fig. 4.5.1D), existiendo correlaciones positivas con tales variables (Tabla 4.5.1). El crecimiento no se relacionó con ningún parámetro de foliación (Tabla 4.5.1). Los resultados fueron similares cuando se usaron los datos de crecimiento en longitud de tallos nuevos durante la primavera (resultados no mostrados). También se analizaron relaciones del crecimiento acumulado en diámetro y longitud al final del período de estudio con el resto de las variables, pero no se encontraron relaciones significativas (resultados no mostrados).

El análisis de componentes principales agrupó en el eje CP 1, como valores positivos, los rasgos foliares de *P. caldenia* (AF y AFE altos) con valores altos de crecimiento de primavera, tasa de foliación y número máximo de hojas nuevas (Fig. 4.5.2). Por el contrario, valores altos de la duración de la foliación de las especies perennifolias se agruparon con valores bajos de rasgos foliares, crecimiento, tasa de foliación y número máximo de hojas nuevas como valores negativos del eje CP 1 (Fig. 4.5.2). El eje CP 2 separó además las especies perennifolias según el día del pico de la foliación, con valores mayores en *S. fasciculatus* (Fig. 4.5.2).

Tabla 4.5.1. Matriz de correlación de Pearson entre rasgos foliares, parámetros de foliación y crecimiento. Se resaltan en negrita las correlaciones significativas con un nivel de significancia de p<0,05. Las variables son: área foliar (cm^2), AF; área foliar específica (cm^2/g), AFE; número máximo acumulado de hojas nuevas por tallo, $Hojas_{máx}$; duración del período de foliación (días), Duración; tasa de foliación (n° de hojas/día), Tasa; día con tasa de producción foliar máxima (días desde 1 de julio), Pico; y diámetro acumulado durante la primavera (cm), Crecimiento.

	AF	AFE	$Hojas_{máx}$	Duración	Tasa	Pico
AFE	**0,94**					
$Hojas_{máx}$	0,30	0,36				
Duración	-0,23	-0,37	-0,05			
Tasa	0,28	0,35	**0,45**	**-0,82**		
Pico	**0,56**	**0,43**	0,11	**0,52**	-0,35	
Crecimiento	**0,64**	**0,70**	0,28	-0,19	0,28	0,31

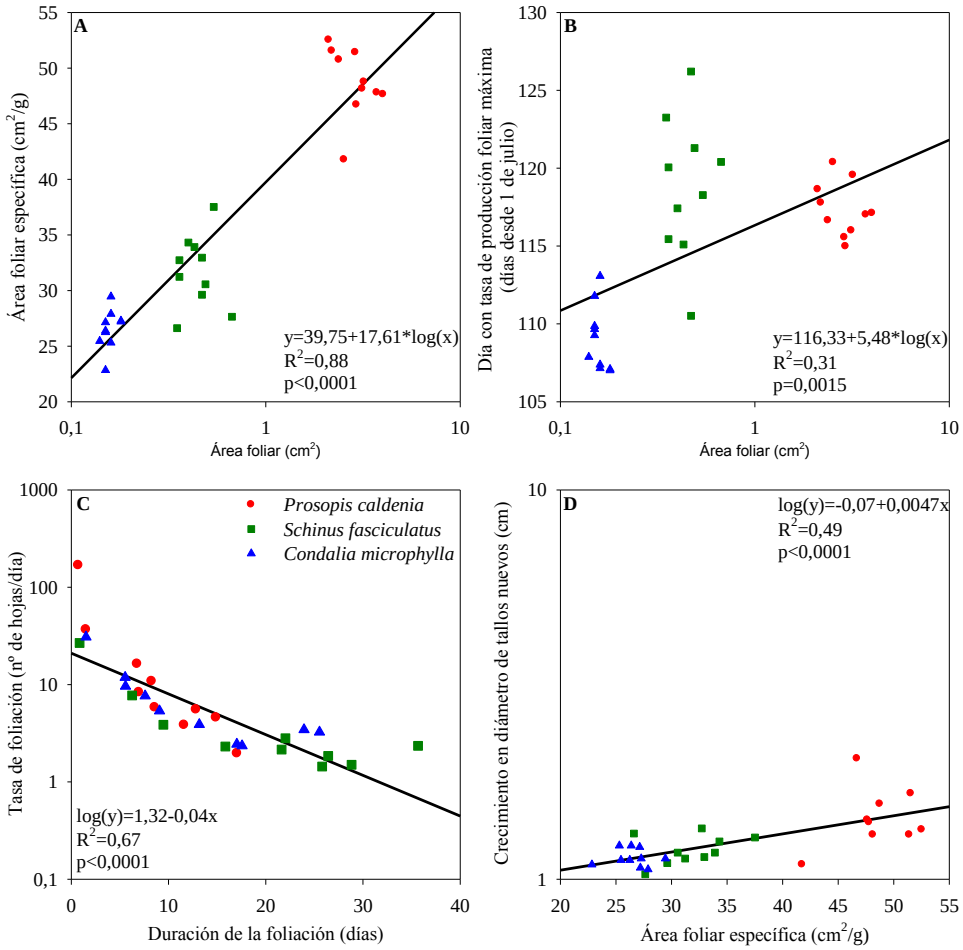

Figura 4.5.1. Regresiones lineales simples entre: A) área foliar específica (cm^2/g) y área foliar (cm^2), B) día con tasa de producción foliar máxima (días desde 1 de julio) y área

foliar (cm^2), C) tasa de foliación (n° de hojas/día) y duración del período de foliación (días), y D) crecimiento en diámetro de tallos nuevos durante la primavera (cm) y área foliar específica (cm^2/g). Los puntos representan valores promedios por planta de *Prosopis caldenia* (círculos rojos), *Schinus fasciculatus* (cuadrados verdes) y *Condalia microphylla* (triángulos azules).

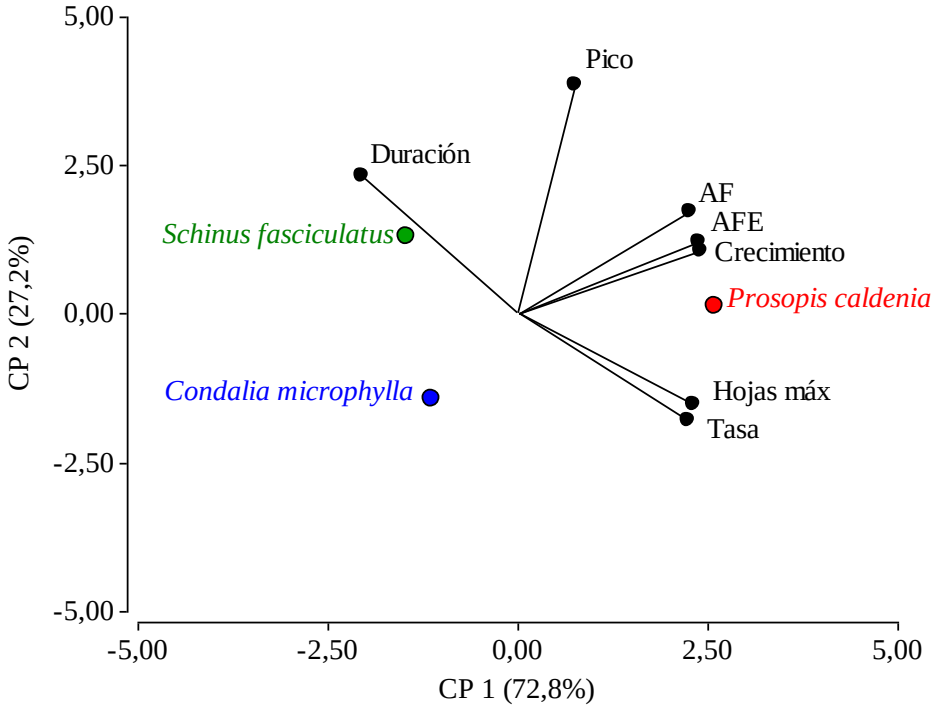

Figura 4.5.2. Análisis de componentes principales mostrando los valores promedio de rasgos foliares, parámetros de foliación y crecimiento con respecto a los dos componentes principales de la matriz de correlación entre área foliar (log) (AF), área foliar específica (AFE), número máximo acumulado de hojas nuevas por tallo ($Hojas_{máx}$), duración del período de foliación (Duración), tasa de foliación (log) (Tasa), día con tasa de producción foliar máxima (Pico) y diámetro acumulado de tallos nuevos durante la primavera (log) (Crecimiento).

4.6. RELACIÓN ENTRE CRECIMIENTO, PRODUCCIÓN Y CAÍDA DE HOJAS, Y VARIABLES CLIMÁTICAS

En general, la evapotranspiración potencial (ETP) y la humedad relativa del aire (H_{rel}) fueron los mejores predictores del crecimiento en diámetro de tallos nuevos (Tabla 4.6.1). En particular, la ETP se asoció negativamente con el crecimiento en *P. caldenia* y *S. fasciculatus*, mientras que la H_{rel} se asoció positivamente con el crecimiento en *S.*

fasciculatus y *C. microphylla* (Tabla 4.6.1). Por otra parte, la temperatura media del aire (TEMP) también se relacionó fuertemente con el crecimiento en las tres especies, pero con valores de R^2 más bajos, y por eso no fue incluida como mejor predictor.

El contenido volumétrico de agua del suelo (H_{suelo}) fue el mejor predictor de la producción foliar en las tres especies, asociándose positivamente (Tabla 4.6.1). En *P. caldenia* y *S. fasciculatus* intervino además como mejor predictor la ETP, asociándose negativamente con la producción foliar (Tabla 4.6.1).

La temperatura media del aire (TEMP) fue el mejor predictor de la caída de hojas en *P. caldenia*, asociándose negativamente, aunque el valor R^2 fue bajo (Tabla 4.6.1). No se incluyó en este análisis la caída de hojas de *S. fasciculatus* y *C. microphylla*, ya que la caída de hojas registrada en otoño fue en gran parte a causa de la tormenta de granizo, que provocó la rotura de muchas ramas.

Tabla 4.6.1. Relaciones entre crecimiento en diámetro de tallos nuevos, producción y caída de hojas, y variables climáticas en *Prosopis caldenia*, *Schinus fasciculatus* y *Condalia microphylla*. Las variables son: temperatura media diaria (°C), TEMP; humedad relativa diaria del aire (%), H_{rel}; contenido volumétrico diario de agua del suelo (10 cm) (%), H_{suelo}; y evapotranspiración potencial mensual (mm), ETP.

	Mejores predictores	**R^2**	**P**
Crecimiento			
Prosopis caldenia	- ETP	0,81	<0,0001
Schinus fasciculatus	- ETP, H_{rel}	0,94	<0,0001
Condalia microphylla	H_{rel}	0,88	<0,0001
Producción foliar			
Prosopis caldenia	- ETP, H_{suelo}	0,54	<0,0001
Schinus fasciculatus	H_{suelo}, - ETP	0,54	<0,0001
Condalia microphylla	H_{suelo}	0,51	<0,0001
Caída de hojas			
Prosopis caldenia	-TEMP	0,30	0,0002

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las especies estudiadas presentaron diferencias en la mayoría de las variables analizadas. La especie leñosa caducifolia *P. caldenia* tuvo rasgos foliares (mayor AF y AFE y baja LF) asociados a mayor crecimiento en períodos favorables de condiciones ambientales (primavera), mientras que la perennifolia *C. microphylla* presentó características que le permitieron continuar creciendo en períodos desfavorables (verano), de acuerdo a lo planteado en la primera hipótesis. Sin embargo, la otra especie perennifolia, *S. fasciculatus*, tuvo rasgos foliares intermedios y su crecimiento ocurrió solo durante la primavera, comportándose como la caducifolia. A pesar de las diferencias encontradas en algunos parámetros de foliación entre las especies, estas variables no se relacionaron con el crecimiento, contrario a lo planteado en la hipótesis. Por otra parte, y de acuerdo con la segunda hipótesis, la temperatura (o una variable relacionada, la ETP) y la disponibilidad de agua (humedad relativa del aire o humedad del suelo) fueron buenos predictores del crecimiento y de la producción foliar.

Las especies presentaron diferencias en la duración del período de foliación y en la fecha del pico de foliación. A pesar de que las diferencias en la duración de la foliación fueron opuestas a lo esperado (habíamos predicho una mayor duración en caldén, con una foliación sucesiva), las tres especies tendrían según Kikuzawa (1995) un patrón de foliación simultáneo, a principios de la primavera, aprovechando de este modo todo el período favorable para el crecimiento. El patrón de foliación simultáneo es característico de ambientes estables y evidencia un arreglo estructural del canopeo en monocapa, con los tallos inclinados, para evitar el auto-sombreado (Kikuzawa, 1995 y 2003). La fecha del pico de foliación fue más temprana en la especie que registró AF y AFE menores (*Condalia microphylla*), coincidiendo con resultados obtenidos por Liu *et al* (2011), Sun *et al* (2006) y Campanella y Bertiller (2009); estas relaciones entre rasgos foliares y fenología foliar reflejan la importancia de una emergencia foliar más temprana en especies con costos de construcción foliar más altos. Este fenómeno podría ser el resultado de un balance evolutivo entre ganancia de carbono y pérdidas de carbono (por herbivoría o heladas tardías, por ejemplo), reflejando la historia de vida de cada especie (Liu *et al*, 2011; Kikuzawa *et al*, 2013). La otra especie perennifolia, *S. fasciculatus*, contrario a lo esperado, tuvo una fecha de pico de foliación coincidente con la especie caducifolia, de tal modo que no fue posible diferenciar la caducifolia de las perennifolias en cuanto a relaciones entre parámetros de foliación y crecimiento. Los otros dos parámetros de foliación, tasa de foliación y número máximo acumulado de hojas nuevas, no se

diferenciaron entre las especies. Igualmente, la tasa de foliación se relacionó negativamente con la duración de la foliación y positivamente con el número máximo de hojas nuevas, es decir, plantas que produjeron más hojas lo hicieron en menos tiempo. Campanella y Bertiller (2009), por el contrario, encontraron una relación positiva entre el número máximo de hojas nuevas y la duración de la foliación de cuatro especies de arbustos perennes, algunos teniendo foliación simultánea y otros con foliación sucesiva.

Patrones de alocación específicos a nivel de individuo resultan en un aumento de una función particular a expensas de otra, particularmente en ambientes limitados por agua (Bucci *et al*, 2009). Por ejemplo, la LF es un rasgo involucrado en un compromiso entre una producción rápida de biomasa y una conservación eficiente de los nutrientes (Navas *et al*, 2003), mientras que el AFE es un rasgo involucrado en un compromiso entre una adaptación de las hojas a factores de estrés tales como la sequía, a temperaturas bajas (Ogaya y Peñuelas, 2007), a una defensa anti-herbivoría y/o a una disponibilidad baja de nutrientes, y la capacidad fotosintética (Reich *et al*, 1997). El análisis de componentes principales con los rasgos foliares y el crecimiento proveyó evidencia de este compromiso, agrupando valores altos de AFE (y AF) con un mayor crecimiento durante la primavera (Fig. 4.5.2), separando a la especie caducifolia de las perennifolias, lo cual es consistente con lo que ocurre a escala regional (Prior *et al*, 2004; Poorter y Bonger, 2006; Franco *et al*, 2005) y global (Wright *et al*, 2004).

Se encontró una correlación positiva alta entre el AF y el AFE, coincidiendo con Villar y Merino (2001), que analizó un gran número de especies con diferente LF y de diferentes biomas, y a diferencia de Liu *et al* (2011), que analizó especies leñosas perennes en un bosque subtropical y de Sun *et al* (2006), que estudió leñosas y herbáceas en un bosque templado monzónico. Como propuso Villar y Merino (2001), esta relación podría depender de las especies involucradas en cada caso; por ejemplo, en su estudio todas las especies perennes tenían hojas más pequeñas que las caducifolias. A pesar de que no se pudo determinar la longevidad foliar de las perennifolias, porque a la fecha de finalización del trabajo no se habían caído todas las hojas marcadas durante la primavera de 2013, se espera que la longevidad foliar de estas especies sea superior a la de la caducifolia *P. caldenia*, teniendo en cuenta los resultados obtenidos de AFE y la conocida relación negativa entre la LF y el AFE a escala regional (Navas *et al*, 2013; Mediavilla *et al*, 2008) y global (Wright *et al*, 2004; Reich *et al*, 2007; Kikuzawa *et al*, 2013; Westoby *et al*, 2002).

Las diferencias en crecimiento, producción y caída de hojas entre las especies podrían estar asociadas, al menos en parte, con diferencias en la profundidad de las raíces, como fue sugerido para arbustos perennes en el Monte Patagónico (Campanella y Bertiller, 2013). Peláez *et al* (1994) sugirieron, a través del análisis de potenciales hídricos de las plantas y del suelo a diferentes profundidades en un arbustal de La Pampa, que *P. caldenia* toma el agua de capas profundas del suelo. En los meses más secos y calurosos del año, los potenciales hídricos foliares fueron relativamente altos en esta especie, con recuperación del estado hídrico durante la noche, y el potencial agua foliar mínimo fue más o menos constante durante el verano y el otoño. Esto podría explicar la razón por la cual *P. caldenia* retuvo sus hojas durante la sequía de verano, senesciendo éstas recién a fines del otoño. Esta especie alcanzó su crecimiento máximo al final de la primavera. Entre la perennifolias, *S. fasciculatus* también cesó su crecimiento al final de la primavera, y tuvo una gran caída de hojas durante el verano, que podría ser considerado como un modo de reducir el área foliar total para evitar el estrés hídrico (Campanella y Bertiller, 2010). Esto nos permite suponer que *S. fasciculatus* carece de raíces lo suficientemente profundas, para nuestro área de estudio, que le permita mantener una alta homeostasis en los potenciales hídricos a lo largo del año, contrario a lo que Bucci *et al* (2009) encontraron en una especie cercana, *S. johnstonii*, con raíces de más de 2 m, que le permite alcanzar zonas del suelo con adecuada humedad. A principios del otoño, cuando las condiciones de humedad mejoraron, *S. fasciculatus* produjo nuevamente hojas, demostrando recuperación de su estado hídrico, comportándose como una especie estacionalmente dimórfica (Simões *et al*, 2008). La otra perennifolia, *C. microphylla*, retuvo sus hojas durante la sequía de verano y sus tallos nuevos continuaron creciendo en diámetro, a pesar de que esta especie parece captar agua de las capas superiores del suelo, tener menores potenciales agua en los meses más secos del año con respecto a *P. caldenia* (aunque es capaz de recuperar su estado hídrico durante la noche) y mayores variaciones en el potencial agua foliar mínimo durante el verano y el otoño (Peláez *et al*, 1994). *C. microphylla* parece haber desarrollado tolerancia al estrés hídrico utilizando mecanismos diferentes al caldén, por ejemplo a través de sus rasgos foliares xerofíticos (cutícula gruesa, hojas muy pequeñas, regulación estomática).

Ramírez-Valiente *et al* (2010) encontraron que leñosas con hojas más escleromorfas (menor AFE) tuvieron mayor crecimiento de tallos en un año seco pero no en un año húmedo, con un uso más eficiente del agua. El período de crecimiento analizado (2013-2014), caracterizado por una primavera seca y un verano caluroso y seco relativo a

lo histórico, parecería haber favorecido el crecimiento de la especie con menor AFE, *C. microphylla* (sus tallos nuevos crecieron en diámetro tanto como los de *P. caldenia*), comparado con el crecimiento de tallos de la temporada previa (2012-2013), la cual se caracterizó por una primavera lluviosa y un verano típico, cuando creció más el caldén (ver Fig. 4.4.1 C, D). El mayor crecimiento de *P. caldenia* en años más lluviosos estaría relacionado con la mayor disponibilidad de nutrientes en el suelo y no con la mayor disponibilidad de agua, que no la requieren debido a sus raíces profundas, como fue demostrado por Pinto *et al* (2011) para un árbol perenne mediterráneo. La otra especie perenne, *S. fasciculatus*, tendría un comportamiento diferente a *C. microphylla*, e incluso parece haber sido afectada por la sequía de verano. Esta especie se comportaría como un arbusto perenne mediterráneo que al ser sometido a un tratamiento de calentamiento y sequía (Prieto *et al*, 2009) redujo la elongación final de los tallos, debido a que se secaron desde el ápice; sin embargo, esta especie fue capaz de producir nuevos tallos cuando el agua estuvo nuevamente disponible, confiriéndole cierta capacidad competitiva.

En bosques templados, la foliación de las plantas leñosas y el inicio de la estación de crecimiento son principalmente desencadenados por la temperatura (Polgar y Primack, 2011; Kramer *et al*, 2000). A nivel global, van Ommen Kloeke *et al* (2012) encontraron que la temperatura media anual es el mejor predictor del período favorable para el crecimiento, mientras que la disponibilidad de agua y de N en el suelo tienen solo efectos marginales. Sin embargo, como propusieron Kikuzawa *et al* (2013), la disponibilidad de agua podría ser una variable importante para definir el período favorable a escala local, ya que es muy heterogénea debido a diferencias espaciales en la distancia a la fuente de agua, topografía y propiedades físicas del suelo, o profundidad de las raíces. En ambientes semiáridos, el crecimiento de las plantas está restringido principalmente a períodos con disponibilidad de agua alta (Peñuelas *et al*, 2004). En el caldenal, un mayor crecimiento tanto de la especie leñosa caducifolia como de las perennifolias, se asoció con una menor ETP (relacionada con la temperatura) y una mayor humedad relativa del aire (relacionada con la disponibilidad de agua) como mejores predictores. Por otro lado, una mayor producción foliar se relacionó con una menor ETP y una mayor humedad del suelo. En ningún caso se encontraron relaciones con las precipitaciones. En un estudio en la estepa patagónica, Campanella y Bertiller (2013) analizaron la relación entre crecimiento y producción foliar de arbustos perennes con la temperatura media, las precipitaciones y la humedad del suelo y encontraron una relación negativa del crecimiento con la temperatura y una relación positiva de la producción foliar con la humedad del suelo para el período

verano-otoño. Estos autores tampoco hallaron relación con las precipitaciones. Por lo tanto, el crecimiento y la producción foliar de leñosas en ambientes limitados por el agua dependerían de la disponibilidad de agua y la temperatura del aire, pero no estarían directamente controlados por la precipitación. La caída foliar de *P. caldenia* se asoció negativamente con la temperatura, aunque dado el bajo valor de R^2, es posible que estén involucradas otras variables climáticas, como el fotoperíodo, como fue sugerido por Mahall *et al* (2010) para un arbusto caducifolio en un chaparral.

Los resultados de este estudio indican cierta diferenciación ecológica entre las especies analizadas en el caldenal, que podría estar asociada con su capacidad de usar agua del suelo de forma diferente en espacio y tiempo, y/o con diferentes estrategias para evitar la herbivoría y/o para responder a cambios en las condiciones atmosféricas. Esta diferenciación ecológica entre las especies, por ejemplo en rasgos foliares, en la dinámica de la producción foliar y en el patrón de crecimiento, posiblemente contribuya a la coexistencia de las especies y al mantenimiento de la diversidad. Este estudio también subraya la importancia de analizar otros rasgos foliares para determinar defensas antiherbivoría, como contenido de lignina y compuestos fenólicos, y de evaluar el potencial hídrico de las plantas y del suelo a diferentes profundidades para determinar efectivamente cuáles son las fuentes de agua para cada especie y cuánto afectan a su estado hídrico las sequías estacionales.

Este estudio también subraya la importancia de variables ambientales relacionadas tanto con la temperatura como con la disponibilidad de agua en el crecimiento y la producción foliar de especies leñosas en un ambiente semiárido. La disponibilidad real de agua para las plantas disminuirá durante el siglo XXI debido al aumento de la evapotranspiración como consecuencia del aumento de temperatura; un aumento de 2-4°C previsto para mediados del siglo XXI conllevará un incremento de la evapotranspiración de 200-300 mm, lo que agravará las sequías (Valladares *et al*, 2004). Si las diferentes especies de leñosas responden de manera diferente a un cambio climático, esto podría alterar las relaciones competitivas entre ellas y provocar cambios en la composición de especies del bosque y en su rango geográfico.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alvarez, J.A. y Villagra, P.E. (2009). *Prosopis flexuosa* DC. (Fabaceae, Mimosoideae). Kurtziana, 35: 49-63.

Bucci, S.J.; Scholz, F.G.; Goldstein, G.; Meinzer, F.C. and Arce, M.E. (2009). Soil water availability and rooting depth as determinants of hydraulic architecture of Patagonian woody species. Oecologia, 160: 631-641.

Buss, R.G.; Secco, N.D. y Dornes, P.F. (2011). Análisis de la distribución espacial de las precipitaciones en la provincia de La Pampa. XXIII Congreso Nacional del Agua (CONAGUA 2011) (pp. 333-343). 22-24 de junio. Resistencia, Chaco.

Cabrera, A.L. (1976). Regiones fitogeográficas Argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Segunda Edición. Tomo" fasc. 1. Ed. ACME, 85 p.

Campanella, M.V. and Bertiller, M.B. (2009). Leafing patterns and leaf traits of four evergreen shrubs in the Patagonian Monte, Argentina. Acta Oecologica, 35: 831-837.

Campanella, M.V. and Bertiller, M.B. (2010). Leaf litterfall patterns of perennial plant species in the arid Patagonian Monte, Argentina. Plant Ecology, 210: 43-52.

Campanella, M.V. and Bertiller, M.B. (2013). Leaf growth dynamics in four plant species of the Patagonian Monte, Argentina. Journal of Plant Research, 126: 497-503.

Cano, E. (1988). Pastizales Naturales de La Pampa. Descripción de las especies más importantes. Convenio AACREA-Provincia de La Pampa. Capital federal, Buenos Aires, Argentina.

Cano, E.; Fernández, B. y Montes, D.M. (1980). Vegetación. Inventario Integrado de los Recursos Naturales de La Provincia de La Pampa. INTA, Provincia de La Pampa, Universidad Nacional de La Pampa. Buenos Aires.

Casagrande, G. y Conti, H. (1980). Clima. En: INTA, Gob. Provincia de La Pampa y Universidad Nacional de la Pampa (eds.). Inventario Integrado de los Recursos Naturales de la Provincia de La Pampa (pp. 19-32). Buenos Aires, Argentina.

Casagrande, G.A.; Deanna de Gómez, M.E. y Babinec, F.J. (2006). Precipitaciones 1921-2005. EEA Anguil "Ing. Agr. Guillermo Covas", Ediciones INTA.

Distel, R.A. y Peláez, D.V. (1985). Fenología de algunas especies del distrito del Caldén (*Prosopis caldenia* Burk). IDIA 441-444: 35-40.

Fellows, A.W. and Goulden, M.L. (2013). Controls on gross production by a semiarid forest growing near its warm and dry ecotonal limit. Agricultural and Forest Meteorology, 169: 51-60.

Franco, A.C.; Bustamante, M.; Caldas, L.S.; Goldstein, G.; Meinzer, F.C.; Kozovits, A.R.; Rundel, P. and Coradin, V.T.R. (2005). Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. Trees, 19: 326-335.

Garnier, E.; Laurent, G.; Bellmann, A.; Debain, S.; Berthelier, P.; Ducout, B.; Roumet, C. and Navas, M. L. (2001). Consistency of species ranking based on functional leaf traits. New Phytologist, 152: 69–83.

Jobbágy, E.G; Nosetto, M.G.; Villagra, P.E. y Jackson, R.B. (2008). Isótopos estables como trazadores de las fuentes de agua de bosques de algarrobo en un desierto arenoso. En: Libro de Resúmenes del XXI Congreso Argentino de Ciencias del Suelo, Potrero de los Funes, San Luis, pp. 556.

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.; Onoda, Y.; Wright, I.J. and Reich, P.B. (2013). Mechanisms underlying global temperature-related patterns in leaf longevity. Global Ecology and Biogeography, 22 (8): 982-993.

Kramer, K.; Leinonen, I. and Loustau, D. (2000). The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forest ecosystems: an overview. International Journal of Biometeorology, 44: 67-75.

Lambers, H.; Chapin III; Stuart, F. and Pons, T.L. (2008). Plant Physiological Ecology (2nd ed.). Springer Science+Business Media, New York.

Lerner, P.D. (2004). El caldenar: dinámica de poblaciones de caldén y procesos de expansión de leñosas en pastizales. En: Arturi, M.F.; Frangi, J.L. y Goya, J.F. (eds.). Ecología y Manejo de los Bosques de Argentina. EDULP, Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina, 15 p.

Liu, Z.; Li, K.; Cai, Y. and Fang, Y. (2011). Correlations between leafing phenology and traits: woody species of evergreen broad-leaved forests in Subtropical China. Polish Journal of Ecology, 59 (3): 463-473.

Llorens, E. (1995). Viewpoint: The state and transition model applied to the herbaceous layer of Argentina's caldén forest. Journal of Range Management, 48: 442-447.

Mahall, B.E.; Thwing, L.K. and Tyler, C.M. (2010). A quantitative comparison of two extremes in chaparral shrub phenology. Flora, 205: 513-526.

Mediavilla, S.; Garcia-Ciudad, A.; Garcia-Criado, B. and Escudero, A. (2008). Testing the correlations between leaf life span and leaf structural reinforcement in 13 species of European Mediterranean woody plants. Funcional Ecology, 22: 787-793.

Navas, M.L.; Ducout, B.; Roumet, C.; Richarte, J.; Garnier, J. and Garnier, E. (2003). Leaf life span, dynamics and construction cost of species from Mediterranean old-fields differing in successional status. New Phytologist, 159: 213-228.

Nemani, R.R.; Keeling, C.D.; Hashimoto, H.; Jolly, W.M.; Piper, S.; Tucker, C.J.; Myneni, R.B. and Running, S.W. (2003). Climate-driven increased in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. Science, 300: 1560-1563.

Ogaya, R. and Peñuelas, J. (2007). Leaf mass per area ratio in *Quercus ilex* leaves under a wide range of climatic conditions. The importance of low temperatures. Acta Oecologica, 31: 168-173.

Peinetti, R.; Martinez, O. andBalboa, O. (1991). Intraespecific variability in vegetative and reproductive growth of a *Prosopis caldenia* Burkart population in Argentina. Journal of Arid Environments, 21: 37-44.

Peláez, D.V.; Distel, R.A.; Bóo, R.M.; Elia, O.R. and Mayor, M.D. (1994). Water relations between shrubs and grasses in semi-arid Argentina. Journal of Arid Environments, 27: 71-78.

Peñuelas, J.; Filella, I.; Zhang, X.; Llorens, L.; Ogaya, R.; Lloret, F.; Comas, P.; Estiarte, M. and Terradas, J. (2004). Complex spatiotemporal phenological shift as a response to rainfall changes. New Phytologist, 161: 837-846.

Pinto, C.A.; Henriques, M.O.; Figueiredo, J.P.; David, J.S.; Abreu, F.G.; Pereira, J.S.; Correia, I. and David, T.S. (2011). Phenology and growth dynamics in Mediterranean evergreen oaks: Effects of environmental conditions and water relations. Forest Ecology and Management, 262: 500-508.

Polgar, C.A. and Primack, R.B. (2011). Leaf-out phenology of temperate woody plants: from trees to ecosystems. New Phytologist, 191: 926-941.

Poorter, L. and Bongers, F. (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. Ecology, 87 (7): 1733-1743.

Prieto, P.; Peñuelas, J.; Llusià, J.; Asensio, D. and Estiarte, M. (2009). Effects of experimental warming and drougth on biomass accumulation in a Mediterranean shrubland. Plant Ecology, 205: 179-191.

Prior, L.D.; Eamus, D. and Bowman, D.M.J.S. (2004). Tree growth rates in north Australian savanna habitats: seasonal patterns and correlations with leaf attributes. Australian Journal of Botany, 52: 303–314.

Ramírez-Valiente, J.A.; Sánchez-Gómez, D.; Aranda, I. and Valladares, F. (2010). Phenotypic plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of 13 contrasting cork oak populations under different water availabilities. Tree Physiology, 30(5): 618-627.

Rasband, W.S. (2007). ImageJ, US National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, http://rsbweb.nih.gov/ij/; consulta: junio 2013.

Reich, P.B. (1998). Variation among plant species in leaf turnover rates and associated traits: implication for growth at all life stages. En: Lambers, H.; Porter, H. and van Vuuren, M.M. (eds.). Inherent variation in plant growth: physiological mechanisms and ecological consequences (pp. 467-487). Backhuys Pub., Leiden, The Netherlands.

Reich, P.B.; Walters, M.B. and Ellsworth, D.S. (1997). From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 94; 13730-13734.

Reich, P.B.; Wright, I.J. and Lusk, C.H. (2007) Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes: a global GLOPNET analysis. Ecological Applications, 17: 1982–1988.

Simões, M.P.; Madeira, M. and Gazarini, L. (2008). The role of phenology, growth and nutrient retention during competitive potential of two species of Mediterranean shrubs of global climate changes. Flora, 203: 578-589.

Steibel, P.E. y Troiani, H.O. (1999). El género *Prosopis* (Leguminosae) en la Provincia de La Pampa (República Argentina). Revista Facultad Agronomía (UNLPam), 10(2): 25-48.

Sun, S., Jin, D. y Li, R. (2006). Leaf emergence in relation to leaf traits in temperate woody species in East-Chinese *Quercus fabri* forests. Acta Oecologica, 30: 212-222.

Valladares, F.; Vilagrosa, A.; Peñuelas, J.; Ogaya, R.; Camarero, J.J.; Corcuera, L.; Sisó, S y Gil-Pelegrín, E. (2004). Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. En: Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF S.A. (Eds.). Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante (pp.163-190). Madrid, España.

van Ommen Kloeke, A.E.E.; Douma, J.C.; Ordoñez, J.C.; Reich, P.B. and van Bodegom, P.M. (2012). Global quantification of contrasting leaf life span strategies for deciduous and evergreen species in response to environmental conditions. Global Ecology and Biogeography, 21 (2): 224–235.

Villar, R. and Merino, J. (2001). Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystem. New Phytologist, 151: 213–226.

Westoby, M.; Falster, D.S.; Moles, A.T.; Vesk, P.A. and Wright, I.J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 33: 125–159.

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, U.; Oleksyn, J.; Osada, N.; Poorter, H.; Poot, P.; Prior, L.; Pyankov, V.L.; Roumet, C.; Thomas, S.C.; Tjoelker, M.G.; Veneklaas, E.J. and Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 428; 821–827.

7. APÉNDICE

A

23/10/2013 13/11/2013 27/11/2013 10/12/2013 07/02/2014 26/03/2014 22/04/2014

B

23/10/2013 13/11/2013 27/11/2013 10/12/2013 07/02/2014 26/03/2014 04/06/2014

C

26/10/2013 13/11/2013 27/11/2013 10/12/2013 06/02/2014 26/03/2014 04/06/2014

Figura 7.1. Fotografías de una yema marcada de A) *Prosopis caldenia*, B) *Schinus fasciculatus* y C) *Condalia microphylla* en muestreos sucesivos, con las hojas numeradas, para la determinación de longevidad foliar.