

Crecimiento y supervivencia de plántulas de cinco especies de *Acacia* (Fabaceae), que coexisten en bosques secos neotropicales de Argentina, en distintas condiciones de disponibilidad de luz y agua

Paula Venier¹, Marcelo Cabido², Arnaldo Mangeaud³ & Guillermo Funes²

1. Instituto de Fisiología y Recursos Genéticos Vegetales (CIAP-INTA). Camino 60 cuadras Km 5 ½-(Av. 11 de setiembre 4755), CP: X5020ICA Córdoba, Argentina; paulavenier@gmail.com
2. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (UNC-CONICET). Casilla de correo 495, 5000, Córdoba, Argentina; mcabido@imbiv.unc.edu.ar, gfunes@imbiv.unc.edu.ar
3. Cátedra de Estadística y Biometría. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Av. Vélez Sarsfield 299-CP: X5000JJC, Córdoba, Argentina; amangeaud@efn.uncor.edu

Recibido 29-V-2012. Corregido 20-IX-2012. Aceptado 23-X-2012.

Abstract: Seedlings growth and survival of five *Acacia* (Fabaceae) species that coexists in neotropical semi-arid forests of Argentina, under different light and water availability conditions. Seedling establishment is one of the most risky stages of plants, especially in arid and semiarid regions, where low water availability and high solar radiation influence its emergence, development and survival. In seasonally dry xerophytic forests occurring in North-Western Córdoba, central Argentina, five neotropical species of *Acacia* co-exist: *A. aroma*, *A. caven*, *A. atramentaria*, *A. gilliesii* and *A. praecox*. With the aim to evaluate growth variables and survival of these five species seedlings, in response to water stress and different light availability conditions, a greenhouse experiment was undertaken from March to June of 2010. Although small differences were found between species ($F=5.66$, $p=0.001$), all of them showed high percentages of seedling survival in response to different light and water treatments, suggesting that seedlings would be tolerant to water stress and could be established both in light and shade. On the other hand, although all species showed an increase in growth in light conditions and without water stress, we have found some trends towards a greater growth in the seedlings of *A. aroma*, *A. caven* and *A. atramentaria* when compared to those of *A. praecox* and *A. gilliesii* in most of the variables considered ($F=41.9$, $p<0.0001$; $F=7.06$, $p<0.0001$; $F=53.59$, $p<0.0001$). This pattern was confirmed through a cluster analysis that classified the species in two main groups. These results, together with others already reported, would indicate a regenerative niche differentiation that might be favoring the regional coexistence of these five species in semiarid forests in central Argentina. Rev. Biol. Trop. 61 (2): 501-514. Epub 2013 June 01.

Key words: *Acacia*, seedling, shade, water stress, coexistence, semiarid woodland, Argentina.

Le emergencia y establecimiento de la plántula son etapas muy críticas en el ciclo de vida de las plantas (Harper 1977), especialmente en las zonas áridas y semiáridas donde la baja disponibilidad de agua suele ser limitante (Noy-Meir 1973). La luz es otro de los factores ambientales que influyen sobre la emergencia, desarrollo, establecimiento y supervivencia de las plántulas (Sack 2004, Sánchez-Gómez *et al.* 2006b, Sánchez-Gómez *et al.* 2008, Quero *et al.* 2008).

El estudio de caracteres relacionados con la tolerancia de las plántulas a la disponibilidad de luz y agua ha recibido especial atención, ya que pueden ocurrir efectos interactivos entre esos dos factores. Ambos, se presentan en la naturaleza de forma heterogénea y su influencia sobre el desarrollo y establecimiento de las plántulas ha sido muy estudiada, principalmente en bosques de climas tropicales y en matorrales mediterráneos (Poorter *et al.* 2005, Sánchez-Gómez *et al.* 2006a, Quero *et*

al. 2008, Sánchez-Gómez *et al.* 2008). Se han encontrado distintos compromisos o *trade-offs* entre la tolerancia a la sombra y la tolerancia a la sequía en muchas especies leñosas, en especial de sistemas mediterráneos (Sack 2004, Sánchez-Gómez *et al.* 2008). De esta manera, la utilización diferencial de la luz y el agua por parte de las diferentes especies podría favorecer su coexistencia tanto en el espacio como en el tiempo (Sack 2004, Sánchez-Gómez *et al.* 2006a), especialmente en especies que son morfo-funcionalmente similares en la etapa adulta (Grubb 1977).

La reducción en la cantidad y calidad de luz (R/RL) así como en la disponibilidad de agua en el suelo, puede repercutir fuertemente en el desarrollo y supervivencia de la plántula, disminuyendo en muchas ocasiones la biomasa tanto aérea como subterránea, aunque esta respuesta puede ser especie-específica (Kitajima & Fenner 2000, Sack 2004, Gómez-Aparicio *et al.* 2006, Villagra & Cavagnaro 2006).

En bosques subtropicales estacionales del centro de Argentina, como los bosques xerófilos del Chaco Occidental de la Provincia de Córdoba, se ha encontrado que algunas especies leñosas se establecen preferentemente debajo de las copas de los árboles debido a las condiciones favorables que encuentran las plántulas bajo sombra, al resguardo de las altas temperaturas y de la radiación directa (Páez & Marco 2000, Barchuck *et al.* 2005). En tales sistemas, las plantas están expuestas a períodos de sequía en invierno debido a la falta de lluvias. No obstante, deben soportar un déficit hídrico también en verano, debido a que, si bien esa es la estación más húmeda del año, las temperaturas extremas, junto a la alta radiación solar (Venier 2011), aumentan la evaporación del agua del suelo generando un estrés hídrico estival para las plantas (Noy-Meir 1985).

Entre las especies que habitan estos bosques, coexisten cinco del género *Acacia*: *A. aroma* Guilles ex Hook. & Arn., *A. caven* (Molina) Molina, *A. atramentaria* Benth., presentes preferentemente en sitios perturbados o abiertos junto a *A. gilliesii* Steud. y *A. praecox* Griseb frecuentes en sitios conservados

o cerrados. Si bien estas cinco especies son en su etapa adulta muy similares en términos de caracteres vegetativos (Díaz *et al.* 1998), trabajos previos han demostrado que existen diferencias marcadas entre ellas en características de la cubierta seminal (Venier *et al.* 2012a) y en algunas respuestas de la germinación a diversos factores (Funes & Venier 2006, Funes *et al.* 2009, Venier 2011, Venier *et al.* 2012b). No obstante, aún falta conocer si difieren en caracteres propios de la etapa de plántula. Los sitios abiertos y cerrados que conforman el mosaico de bosques xerófilos del noroeste de Córdoba -producto de distintos niveles de perturbación antrópica- (Cabido *et al.* 1994) varían en las condiciones ambientales (Venier 2011). Por lo tanto, cabría esperar diferencias en la capacidad de establecimiento de las plántulas que pudieran facilitar la coexistencia de estas especies congéneres que viven en simpatria en los bosques heterogéneos del noroeste de la provincia de Córdoba.

Muchos de los estudios que evalúan la interacción entre los factores luz y agua sobre las plántulas se refieren a especies de climas mediterráneos (Sánchez-Gómez *et al.* 2006a, Quero *et al.* 2008, Sánchez-Gómez *et al.* 2008). Mientras que, hasta lo que conocemos, no existen estudios que evalúen las respuestas de las plántulas a los efectos combinados de disponibilidad de luz y agua, en especies congéneres neotropicales de zonas semiáridas. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue determinar, mediante un experimento controlado, la capacidad de supervivencia y crecimiento de las plántulas de cinco especies neotropicales de *Acacia*, en diferentes condiciones de disponibilidad de luz y de agua. Por otro lado, diferencias interespecíficas en la susceptibilidad de las plántulas a amenazas físicas y bióticas durante el establecimiento pueden generar una diferenciación en el nicho regenerativo facilitando la coexistencia de las especies (Dalling & Hubbell 2002). Por lo tanto, a partir de una combinación de análisis univariados y multivariados, se buscó comprender el patrón general de las respuestas de las plántulas de estas cinco especies a factores ambientales, con el

propósito de contribuir a explicar su coexistencia en los bosques xerófilos de la Provincia de Córdoba, en el centro de Argentina.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y especies: El área de estudio corresponde a los bosques xerófilos estacionales del noroeste de la provincia de Córdoba, en el centro de Argentina, pertenecientes al Distrito de los Llanos (Ragonese & Castiglioni 1970) o Chaco Árido (Morello *et al.* 1985), dentro de la Provincia Fitogeográfica Chaqueña (con coordenadas 30°45'32" S - 64°55'30" W en su punto central) (Cabrera 1976). La precipitación media anual es de 500mm, principalmente concentrada en la estación cálida (entre noviembre y marzo), y una temperatura media anual de 19°C (Zak *et al.* 2008).

En la actualidad estos bosques se componen de un mosaico de comunidades en diferente estado sucesional (Cabido *et al.* 1994, Zak & Cabido 2002). Dentro de los parches de bosque maduro (con alta cobertura de leñosas y canopia cerrada), es frecuente la presencia de *A. praecox* y *A. gilliesii*, mientras que en los matorrales abiertos, con escasos emergentes arbóreos y diferentes niveles de perturbación, prosperan *A. aroma*, *A. caven* y *A. atramentaria* (Cabido *et al.* 1994, Zak & Cabido 2002).

Estimación de la supervivencia y crecimiento de plántulas en invernadero: Para cada especie se utilizaron 120 semillas recolectadas de frutos maduros de al menos diez individuos en el noroeste de la Provincia de Córdoba. Debido a que tres de las especies presentan dormición física -*A. aroma*, *A. caven* y *A. atramentaria*- (Funes & Venier 2006, Venier *et al.* 2012a), las semillas de las cinco especies fueron escarificadas con papel de lija y luego se incubaron en cámara de germinación a 25/15°C 12/12hr luz/oscuridad-temperatura óptima de germinación de las cinco especies (Funes & Venier 2006, Funes *et al.* 2009). Una vez emergida la radícula, las semillas fueron trasladadas al invernadero, sembradas cada una

en un recipiente de plástico negro de 30cm de largo por 5cm de diámetro, rellenos con un sustrato de tierra rica en materia orgánica y perlita (mineral de origen volcánico) en una proporción 3:1. Cada recipiente fue previamente humedecido alcanzando al comienzo del experimento un nivel de humedad promedio del 23.7% según registros realizados sobre el sustrato de recipientes controles utilizando el dispositivo Moisture Probe Meter -MPM-160-B-. Este contenido de humedad inicial tanto para el tratamiento de luz como de sombra, correspondió a un potencial hídrico de -0.71MPa obtenido a través de un psicrómetro (Wescor C-52 Sample Chamber-HR-33T-Dew Point Microvoltmeter). Las 120 semillas de cada especie fueron distribuidas en tres réplicas de luz y tres de sombra, y regadas manualmente con agua de grifo. Cada réplica consistió de 20 recipientes de los cuales diez fueron sometidos a estrés hídrico, y los diez restantes fueron mantenidos a capacidad de campo a través del riego periódico durante los 105 días que duró el experimento.

Tratamiento estrés hídrico: Una vez emergida la plántula, entendiendo como tal a la planta desde el momento de apertura de los cotiledones hasta lo que duró el experimento (Barchuck *et al.* 2006), aquellas correspondientes al tratamiento de estrés hídrico dejaron de ser regadas, no recibiendo agua hasta el final del experimento (Quero *et al.* 2006). Además, cada condición de agua estuvo sometida a las distintas condiciones de luz (Sánchez-Gómez 2007).

Con el propósito de obtener un registro periódico del nivel de estrés hídrico al que fueron sometidas las plántulas, se midió semanalmente la humedad del sustrato de los recipientes controles (cuatro en sombra y cinco en luz), con el dispositivo Moisture Probe Meter-MPM-160-B, el cual registra el contenido volumétrico de agua que presenta el sustrato (volumetric water content, VWC) (Quero *et al.* 2006). Al final del experimento se registraron valores de humedad del sustrato cercanos al 0% en la condición luz y 2.8% en

la condición sombra. Estos valores se corresponden con potenciales hídricos de -28.44MPa y -19.46MPa, respectivamente, medidos a partir de un psicrómetro (Wescor C-52 Sample Chamber-HR-33T-Dew Point Microvoltmeter).

Tratamiento luz y sombra: Se crearon tres réplicas de luz y tres de sombra. La condición de sombra fue generada cubriendo las macetas con dos telas tipo “media sombra” (Battaglia *et al.* 2000, Sánchez-Gómez *et al.* 2008) consiguiendo sobre las plántulas una radiación fotosintéticamente activa promedio (RFA-medida con el dispositivo LICOR LI 1 400-) a lo largo del día de $29.46 \pm 17 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ (un 7% de la luz promedio incidente en el invernadero en el horario de mayor insolación). Para la condición de luz, las plántulas contaron con la luz natural del día alcanzada en el invernadero, la cual resultó en promedio de $262.68 \pm 121 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ (un 63% de la luz promedio incidente en el invernadero en el horario de mayor insolación). Durante los 105 días que duró el experimento las plántulas fueron mantenidas en el invernadero a la temperatura controlada de $25 \pm 2^\circ\text{C}$.

VARIABLES MEDIDAS: Al final del experimento se registró el porcentaje de supervivencia de las plántulas en las distintas condiciones de disponibilidad de luz y agua. Además, se midieron variables de crecimiento considerando en este caso a cada plántula una réplica: la altura de la plántula (desde la base del tallo –superficie del sustrato– hasta la yema foliar más alta), la longitud de la raíz, la biomasa aérea (tallos y hojas) y subterránea (raíces), y la biomasa total (Reich *et al.* 1998, de Villalobos & Peláez 2001). Para la determinación de la biomasa aérea y subterránea, se consideró el peso seco (g) de la parte aérea y subterránea de cada plántula, luego de haber sido almacenadas en estufa a 60°C durante 72hr (Villagra & Cavagnaro 2006). Luego se calculó la relación entre inversión de biomasa en la parte aérea y subterránea de la plántula de cada especie (biomasa aérea/biomasa subterránea –g/g–) y para

cada tratamiento (Villagra & Cavagnaro 2000, Sánchez-Gómez *et al.* 2008).

Para comparar el porcentaje de supervivencia, la longitud de la raíz y la altura de la plántula entre las especies, se realizó un Análisis de la Varianza trifactorial con Rangos, puesto que las variables no cumplieron con los supuestos de normalidad ni homogeneidad de varianzas, ni aún cuando se intentó transformar los datos a arcoseno (para el caso de los porcentajes de supervivencia) o logaritmo (Conover & Iman 1981, Zar 1999, Urcelay *et al.* 2003). La interpretación de los resultados que arroja este tipo de ANAVA, se realiza de la misma manera que para un ANAVA paramétrico (Zar 1999, Urcelay *et al.* 2003).

Se analizó la inversión de biomasa de cada especie en la parte aérea y subterránea de la plántula a través de la relación biomasa aérea/biomasa subterránea (g/g). Se comparó tal relación entre las especies por medio de un Análisis de la Varianza trifactorial con Rangos (Conover & Iman 1981). El mismo análisis se utilizó para comparar la biomasa total de las plántulas entre las especies.

En cada uno de los análisis, los factores fueron: Especie, Sombra y Estrés hídrico. Para las variables en que la interacción trifactorial fue significativa se realizó un test *a posteriori* LSD Fisher cuyos resultados se muestran en el apéndice 1.

Luego de analizar el comportamiento individual de las variables, se realizó un Análisis de Conglomerados para evaluar el patrón multivariado en las respuestas de las plántulas a las distintas condiciones de disponibilidad de luz y agua, de manera tal que se pudiera determinar el patrón general de similitud entre las especies de *Acacia* teniendo en cuenta todos los caracteres conjuntamente (Crisci & López-Armengol 1983). Para la construcción del dendrograma se utilizaron las siguientes 20 variables: porcentaje de supervivencia en cada tratamiento (cuatro variables), altura de la plántula y longitud de la raíz en cada tratamiento (ocho variables), biomasa total en cada tratamiento (cuatro variables), y relación biomasa aérea/biomasa subterránea ante cada

tratamiento (cuatro variables). Se utilizó la técnica “ligamiento promedio aritmético no ponderado” (Unweighted Paired Group Method of Arithmetic Averages -UPGMA-) (Sneath & Sokal 1973). Para visualizar grupos diferentes, la línea de corte se realizó con el 95% de la variabilidad acumulada (medida como distancia euclídea) según Infostat 2007 (Di Rienzo *et al.* 1999). Para realizar los análisis, se utilizaron los programas estadísticos Infostat 2007 (Di Rienzo *et al.* 1999) y SPSS 15.0 (2006).

RESULTADOS

Supervivencia de las plántulas: Sólo el factor Especie y la interacción Sombra*Estrés Hídrico resultaron significativos ($F=5.66$, $p=0.001$; $F=9.2$, $p=0.0042$, respectivamente), mientras que la interacción triple entre los factores Especie*Sombra*Estrés Hídrico no resultó significativa ($F=1.18$, $p=0.334$).

Si bien las cinco especies mostraron altos porcentajes de supervivencia en los distintos tratamientos (entre un 65% y un 100%, Fig. 1), se destaca *A. praecox* obteniendo entre el 95 y 100% de supervivencia en todos los tratamientos. *Acacia atramentaria* mostró los menores porcentajes de supervivencia en los

tratamientos de sombra con y sin estrés hídrico, mientras que *A. aroma* obtuvo el menor porcentaje de supervivencia en luz con estrés hídrico.

Altura de la plántula: Los tres factores analizados (Especie, Sombra y Estrés Hídrico) y sus interacciones resultaron significativos (Cuadro 1). Aunque todas las especies alcanzaron mayor altura con luz sin estrés hídrico y menor altura en sombra con estrés hídrico (Fig. 2), *A. caven* alcanzó la mayor altura promedio y *A. praecox* la menor (Fig. 2). Asimismo *A. praecox* no varió significativamente entre los distintos tratamientos; y *A. aroma* mostró una marcada disminución de la altura de la plántula en sombra con estrés hídrico (Fig. 2).

Longitud de la raíz: Los factores Especie, Sombra y su interacción, además de la interacción de los factores Sombra*Estrés Hídrico y Especie*Sombra*Estrés Hídrico resultaron significativos (Cuadro 1).

Aunque en general todas las especies alcanzaron raíces más largas creciendo en luz, con escasa variación dentro del tratamiento de estrés hídrico (con y sin estrés hídrico), *A. aroma*, *A. caven* y *A. atramentaria* fueron las

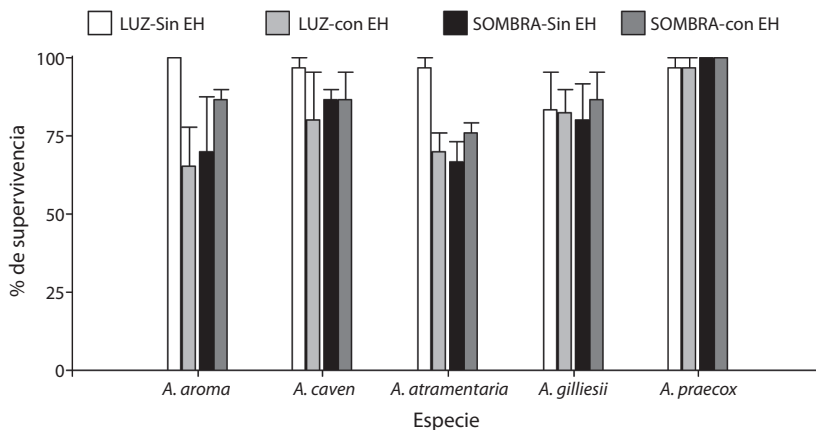


Fig. 1. Porcentajes promedios ($\pm EE$) de supervivencia de plántulas, en luz y sombra, con y sin estrés hídrico, para cada una de las especies de *Acacia*. EH=Estrés Hídrico.

Fig. 1. Mean percentages ($\pm SE$) of seedlings survival in light and shade, with and without water stress for each species of *Acacia*. EH=Water Stress.

CUADRO 1

Resultados del ANAVA trifactorial con rangos correspondientes a los efectos de los factores “especies”, “estrés hídrico”, “sombra” y sus interacciones, sobre la altura de la plántula y la longitud de la raíz (p≤0.05 corresponde a resultados estadísticamente significativos)

TABLE 1

Results of three-factor ANOVA with ranks corresponding to the effects of the factors “species”, “water stress”, “shade” and their interactions on height and length seedling (p≤0.05 indicates statistically significant results)

Fuente de variación	Altura de la plántula			Longitud de la raíz		
	gl	F	p-valor	gl	F	p-valor
Especie	4	41.9	<0.0001	4	5.53	0.0002
Sombra	1	91.58	<0.0001	1	624.48	<0.0001
Estrés Hídrico	1	83.01	<0.0001	1	3.4	0.0659
Especie*Sombra	4	20.28	<0.0001	4	17.17	<0.0001
Especie*Estrés Hídrico	4	3.75	0.0051	4	2.08	0.0817
Sombra*Estrés Hídrico	1	19.14	<0.0001	1	9.27	0.0025
Especie*Sombra*Estrés Hídrico	4	2.88	0.0224	4	3.33	0.0104

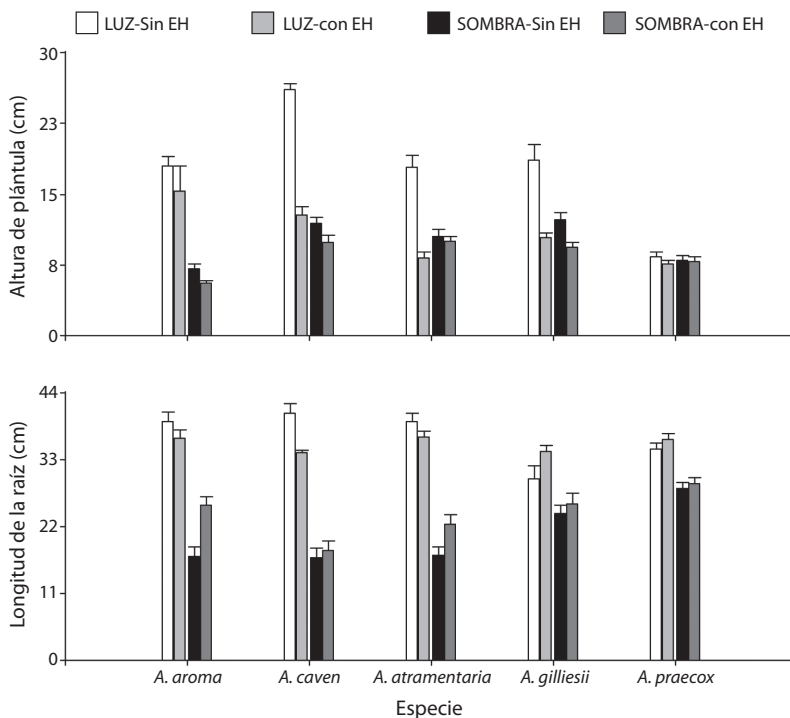


Fig. 2. Altura promedio de la plántula y longitud promedio de la raíz (±EE) para cada especie de *Acacia* en luz y sombra, con y sin estrés hídrico. EH=Estrés Hídrico.

Fig. 2. Mean height of the seedling and mean root length (±SE) for each species of *Acacia* in light and shade, with and without water stress. EH=Water Stress.

que presentaron las mayores longitudes (Fig. 2). Asimismo estas tres especies fueron las de menor crecimiento radicular cuando estuvieron a la sombra y sin estrés hídrico (Fig. 2).

Biomasa total: Los tres factores analizados (Especie, Sombra, Estrés Hídrico) y la interacción entre ellos resultaron significativos (Cuadro 2).

Si bien las plántulas de las cinco especies tuvieron mayor biomasa cuando crecieron con luz que bajo sombra, y además la producción de biomasa fue mayor con luz sin estrés hídrico que con estrés hídrico, *A. aroma*, *A. caven* y *A. atramentaria* fueron las de mayor crecimiento, y *A. praecox* presentó la menor producción de biomasa total. En sombra, las cinco especies no difirieron en la producción de biomasa total y además el crecimiento fue similar entre las distintas condiciones de disponibilidad de agua (Fig. 3).

Relación biomasa aérea/subterránea: Los tres factores analizados y sus interacciones resultaron significativos (Cuadro 2).

Con disponibilidad de luz, con y sin estrés hídrico, en general todas las especies, invirtieron biomasa de manera similar entre la parte aérea y la subterránea (ya que los valores

fueron cercanos a 1). No obstante, sólo *A. gilliesii* mostró mayor inversión en la parte aérea que en la subterránea, mientras que *A. aroma* y *A. atramentaria* presentaron mayor biomasa subterránea cuando estuvieron con estrés hídrico (valores menores a 1) (Fig. 3).

En cambio a la sombra, aunque todas las especies invirtieron más biomasa en la parte aérea (valores mayores a 1) que en la subterránea, en el caso de *A. aroma*, *A. caven* y *A. atramentaria* la inversión fue mayor en la parte aérea cuando estuvieron sin estrés hídrico, mientras que en *A. gilliesii* y *A. praecox* la inversión fue similar dentro del tratamiento de estrés hídrico (con y sin estrés hídrico). Asimismo en *A. aroma*, *A. caven* y *A. atramentaria*, la relación entre biomasa aérea y biomasa subterránea fue mayor que en *A. gilliesii* y *A. praecox*, siendo esta última la especie que presentó menor relación (Fig. 3).

El análisis conjunto de las respuestas de las plántulas a las distintas condiciones de disponibilidad de luz y agua permitió distinguir a través del dendrograma, dos grupos principales de especies según la similitud entre ellas considerando todas las variables medidas (Fig. 4). Uno comprendido por *A. aroma*, *A. caven* y *A. atramentaria*, y el otro conformado por *A. gilliesii* y *A. praecox* (Fig. 4).

CUADRO 2

Resultados del ANAVA trifactorial con rangos correspondientes a los efectos de los factores “especies”, “estrés hídrico”, “sombra” y sus interacciones, sobre la biomasa total de las plántulas y la relación biomasa aérea/biomasa subterránea ($p < 0.05$ corresponde a resultados estadísticamente significativos)

TABLE 2

Results of three-factor ANOVA with ranks corresponding to the effects of the factors “species”, “water stress”, “shade” and their interactions, on total biomass of seedlings and on the ratio aerial biomass/belowground biomass ($p \leq 0.05$ indicates statistically significant results)

Fuente de variación	Biomasa Total			Relación Biomasa Aérea/Biomasa Subterránea		
	gl	F	p-valor	gl	F	p-valor
Especie	4	7.06	<0.0001	4	53.59	<0.0001
Sombra	1	1 717.82	<0.0001	1	2 529.15	<0.0001
Estrés Hídrico	1	69.73	<0.0001	1	46.1	<0.0001
Especie*Sombra	4	14.33	<0.0001	4	100.09	<0.0001
Especie*Estrés Hídrico	4	2.82	0.0247	4	8.76	<0.0001
Sombra*Estrés Hídrico	1	16.92	<0.0001	1	10.34	0.0014
Especie*Sombra*Estrés Hídrico	4	4.19	0.0024	4	3.03	0.0173

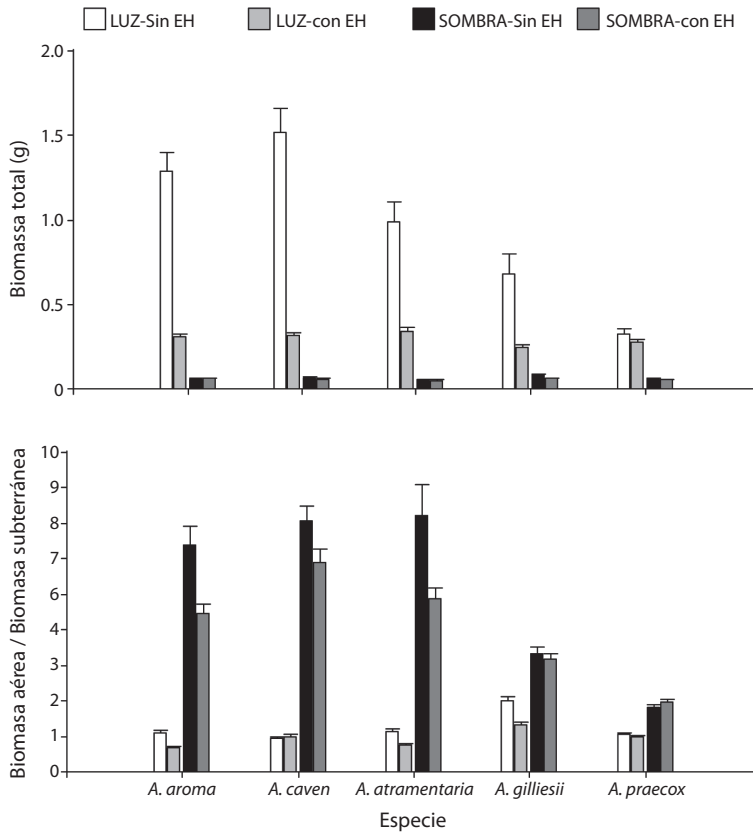


Fig. 3. Biomasa total promedio (\pm EE) y relación entre biomasa aérea y subterránea (biomasa aérea/biomasa subterránea-g/g-) (\pm EE) de las plántulas de cada especie de *Acacia* en luz y sombra, con y sin estrés hídrico. EH=Estrés Hídrico.
Fig. 3. Mean total biomass (\pm SE) and aerial and belowground biomass ratio (aerial biomass/belowground biomass-g/g) (\pm SE) of seedlings of each species of *Acacia* in light and shade, with and without water stress. EH=Water Stress.

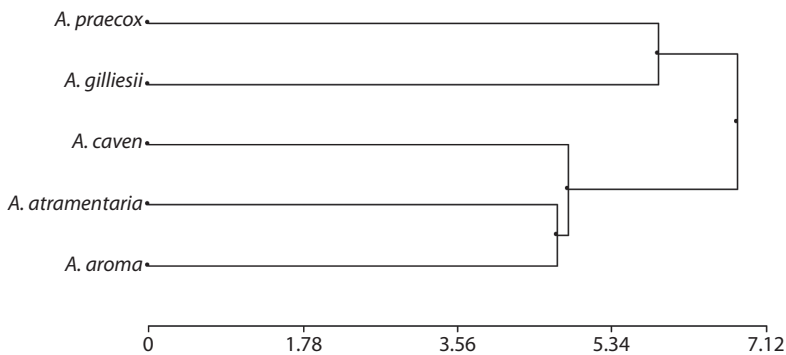


Fig. 4. Dendrograma. Agrupación de las especies de *Acacia* según la similitud entre ellas en las respuestas de las plántulas a distintas condiciones de luz y agua. Correlación Cofenética=0.954.
Fig. 4. Dendrogram. Grouping of *Acacia* species by the similarity between them in the responses of seedlings to different light and water conditions. Cophenetic correlation=0.954.

DISCUSIÓN

Los altos porcentajes de supervivencia de las plántulas obtenidos en las cinco especies de *Acacia* en todos los tratamientos realizados, sugieren que estas especies no tendrían fuertes restricciones de los factores analizados para su establecimiento, al menos en condiciones de laboratorio. Sin embargo, cabe destacar algunas diferencias observadas. Por ejemplo, *A. praecox* mostró en general, los mayores porcentajes de supervivencia, en especial en los tratamientos de reducción de luz con y sin estrés hídrico. En los bosques estudiados, esta especie se encuentra muy asociada al interior de los mismos (Cabido *et al.* 1994) en donde se observa una reducción de la cantidad y calidad de luz (relación rojo: rojo lejano) que llega al suelo (Zalazar *et al.* 2009). Por otra parte, los elevados porcentajes de supervivencia de las cinco especies de *Acacia* en condiciones de estrés hídrico, indicarían que podrían soportar durante la temprana etapa de establecimiento de las plántulas, el déficit de agua existente en el Chaco Seco del centro de Argentina.

En general, todas las especies crecieron menos a la sombra que con disponibilidad de luz (reflejado en la menor altura de las plántulas, menor longitud de las raíces y menor biomasa total). Tal disminución en el crecimiento puede deberse a la importante reducción de radiación fotosintéticamente activa que existe a la sombra (Holmgren *et al.* 1997). Además, tanto *A. caven* como *A. aroma* se encuentran fuertemente asociadas a parches de vegetación abiertos en donde la cantidad de radiación fotosintéticamente activa (RFA) no es una limitante como en el interior del bosque (Venier 2011). Asimismo, a la sombra, el estrés hídrico tendría menor impacto sobre las plántulas que en condiciones de disponibilidad de luz, ya que los individuos de las distintas especies alcanzaron un crecimiento similar con déficit de agua y sin estrés hídrico. Posiblemente, las condiciones de sombra alivian el efecto de la escasez de agua, o al menos no agravan el impacto del estrés hídrico sobre las plántulas, tal como se ha mostrado en otras especies

leñosas (Sánchez-Gómez *et al.* 2006a, Quero *et al.* 2008), en parte porque se reducen las demandas de evapotranspiración de las plántulas (Holmgren *et al.* 1997). Sin embargo, el crecimiento de la mayoría de las especies se vio afectado por el estrés hídrico cuando sus plántulas crecieron con disponibilidad de luz, disminuyendo el crecimiento principalmente en *A. caven*, *A. atramentaria* y *A. gilliesii*; mientras que *A. praecox* sería la especie menos influenciada por el estrés hídrico. Resultados similares se registraron para especies leñosas de sistemas mediterráneos, en donde se encontró que las condiciones de sequía redujeron significativamente la producción de biomasa ante condiciones de mayor intensidad de luz (Sack 2004).

En general, las plántulas de las cinco especies tuvieron en promedio raíces de mayor longitud que la altura de la parte aérea, relación que fue más marcada en *A. praecox*. Diversos autores han reportado que los arbustos que crecen en zonas áridas y semiáridas tienden a tener largas raíces para poder acceder al agua de las capas más profundas del suelo (Noy-Meir 1973, Gutiérrez & Squeo 2004), y aumentar así la posibilidad de captura de agua. De esta manera, la mayor longitud de la raíz en relación al tallo, resultaría ventajoso para las plántulas, permitiéndoles sobrevivir en ambientes secos (Lloret *et al.* 1999). Por lo tanto, nuestro resultado podría estar también relacionado con las características de escasa humedad del suelo de la región en donde habitan las especies estudiadas.

Un aspecto a destacar es que *A. aroma*, *A. caven* y *A. atramentaria* presentaron mayor biomasa total que *A. gilliesii* y *A. praecox* cuando crecieron con luz. La alta acumulación de biomasa le otorgaría cierta ventaja competitiva a estas especies, permitiéndoles colonizar rápidamente suelos desnudos en sitios de bosque abierto. Este resultado se relacionaría con la condición de “cicatrizadoras” de los bosques xerófilos perturbados de Córdoba, con que son conocidas estas especies, principalmente *A. aroma* y *A. caven* (Demaio *et al.* 2002, Zak & Cabido 2002). Al mismo tiempo, sería

contrastante con los patrones de establecimientos de muchas plántulas en los sistemas áridos y semiáridos que son mediados por un proceso de facilitación bajo el efecto nodriza de plantas adultas (Flores & Jurado 2003).

Por último, la relación entre biomasa aérea y biomasa subterránea fue mayor en sombra que con disponibilidad de luz, para las cinco especies, con la mayor relación en *A. aroma*, *A. caven* y *A. atramentaria*. Este resultado indicaría que durante los primeros meses de vida, las plántulas de estas especies invertirían más biomasa en tallo y hojas que en raíces cuando están a la sombra, coincidiendo con resultados reportados por otros autores para especies leñosas del hemisferio norte (Reich *et al.* 1998), pero en desacuerdo con Sánchez-Gómez (2007), quien reportó como una estrategia de tolerancia a la sombra, el uso conservador de los recursos a través de una baja relación biomasa aérea/biomasa subterránea.

En conclusión, si bien las cinco especies de *Acacia* crecen mejor en condiciones de disponibilidad de luz y sin estrés hídrico, existen diferencias entre ellas que muestran una tendencia hacia un mayor crecimiento en las plántulas de *A. aroma*, *A. caven* y *A. atramentaria* que en las de *A. praecox* y *A. gilliessi* en la mayoría de las variables y tratamientos considerados. Estas diferencias se evidencian en el análisis de conglomerados, en donde se incorporaron todas las variables en su conjunto, las de crecimiento y supervivencia, mostrando dos grupos bien definidos. Por un lado, *A. aroma*, *A. caven* y *A. atramentaria*, especies que en general se encuentran asociadas a sitios abiertos, con cierto grado de perturbación antrópica, y por otro *A. gilliessi* y *A. praecox*, especies asociadas a bosques cerrados, bien conservados (Cabido *et al.* 1994, Zak & Cabido 2002). Venier *et al.* (2012a) encontraron diferencias entre las especies en distintas características de la cubierta seminal, tales como espesor de los tejidos seminales y presencia de dormición física, lo cual también permitió agruparlas de la misma manera que en este trabajo. La diferenciación

en estas variables es importante ya que pueden originar distintos patrones de germinación entre las especies (Wang *et al.* 2009).

Los resultados obtenidos por Venier *et al.* (2012a), sumados a diferencias interespecíficas encontradas en respuestas germinativas (Venier 2011), junto a los observados en el presente estudio, podrían indicar la existencia de posibles diferencias en el nicho regenerativo de las especies congéneres estudiadas. De esta manera, los caracteres regenerativos podrían estar favoreciendo la coexistencia regional de las cinco especies de *Acacia* en los bosques xerófilos del centro de Argentina (Grubb 1977, Silvertown 2004, Pérez-Ramos *et al.* 2010).

Por último, teniendo en cuenta la alta tasa de deforestación que vienen sufriendo los bosques de Córdoba debido principalmente a la expansión de la agricultura (Grau *et al.* 2005, Zak *et al.* 2008, Hoyos *et al.* 2012), la información obtenida en este estudio podría ser de utilidad para considerarla en planes de manejo y restauración con especies nativas en zonas áridas. Particularmente, las tres especies de *Acacia* que mostraron mayor crecimiento en condiciones de luz, podrían ser consideradas para recuperar sitios que actualmente presentan grandes superficies de suelo desnudo.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por aportes parciales de las siguientes instituciones: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET-PIP 01286 y 6196/05), Secretaría de Ciencia y Tecnología (SECYT), de la Universidad de Córdoba, el Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) CRNII-2005, el FONCyT (ANPCyT), y el Ministerio de Ciencia y Tecnología de la Provincia de Córdoba (Préstamo BID-PID No. 013/2009 y PIO 2012). Agradecemos a tres revisores anónimos y al editor por sus valiosos comentarios y sugerencias que seguramente han incrementado la calidad del manuscrito.

RESUMEN

El establecimiento de la plántula es una de las etapas más riesgosas para las plantas, especialmente en zonas áridas y semiáridas donde la sequía y alta radiación solar influyen sobre su emergencia, desarrollo y supervivencia. Se evaluó en invernadero la supervivencia y variables de crecimiento en plántulas sometidas a estrés hídrico y a distintas condiciones de luz, en cinco especies de *Acacia* (*A. aroma*, *A. caven*, *A. atramentaria*, *A. gilliesii* y *A. praecox*) que coexisten en los bosques xerófilos de Córdoba, Argentina. Aunque se encontraron diferencias entre las especies ($F=5.66$, $p=0.001$), todas tuvieron altos porcentajes de supervivencia en las distintas condiciones de luz y agua, sugiriendo que serían tolerantes al estrés hídrico y podrían establecerse bajo luz o sombra. Si bien todas las especies mejoraron el crecimiento con luz y sin estrés hídrico, *A. aroma*, *A. caven* y *A. atramentaria* mostraron una tendencia hacia un mayor crecimiento en la mayoría de las variables consideradas ($F=41.9$, $p<0.0001$; $F=7.06$, $p<0.0001$; $F=53.59$, $p<0.0001$). Estos resultados sumados a otros ya reportados indicarían una diferenciación de nichos regenerativos favoreciendo la coexistencia regional de estas especies en los bosques xerófilos de Córdoba.

Palabras clave: *Acacia*, plántula, sombra, estrés hídrico, coexistencia, bosque semiárido, Argentina.

REFERENCIAS

- Barchuck, A.H., A. Valiente-Banuet & M.P. Díaz. 2005. Effect of shrubs and seasonal variability of rainfall on the establishment of *Aspidosperma quebrachoblanco* in two edaphically contrasting environments. *Austral Ecol.* 30: 695-705.
- Barchuck, A.H., E.B. Campos, C. Oviedo & M.P. Díaz. 2006. Supervivencia y crecimiento de plántulas de especies leñosas del Chaco Árido sometidas a remoción de la biomasa aérea. *Ecol. Austral* 16: 47-61.
- Battaglia, L.L., S.A. Foré & R.R. Sharitz. 2000. Seedling emergence, survival and size in relation to light and water availability in two bottomland hardwood species. *J. Ecol.* 88: 1041-1050.
- Cabido, M., A. Manzur, L. Carranza & C. González-Albarracín. 1994. La vegetación y el medio físico del Chaco Árido en la provincia de Córdoba, Argentina Central. *Phytocoenología* 24: 423-460.
- Cabrera, A. 1976. Regiones Fitogeográficas de Argentina. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. ACME, Buenos Aires, Argentina.
- Conover, W.J. & R.L. Iman. 1981. Rank transformations as a bridge between parametric and nonparametric statistics. *Am. Stat.* 35: 124-129.
- Crisci, J.V. & M.F. López-Armengol. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Cátedra de Introducción a la Taxonomía. Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Dalling, J.W. & S.P. Hubbell. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *J. Ecol.* 90: 557-568.
- de Villalobos, A.E. & D.V. Peláez. 2001. Influences of temperature and water stress on germination and establishment of *Prosopis caldenia* Burk. *J. Arid Environ.* 49: 321-328.
- Demaió, P., U.O. Karlin & M. Medina. 2002. Árboles Nativos del Centro de Argentina. Lola, Buenos Aires, Argentina.
- Díaz, S., M. Cabido & F. Casanoves. 1998. Plant functional and environmental filters at a regional scale. *J. Vegetation Sci.* 9: 113-122.
- Di Rienzo, J., W. Robledo, F. Casanoves, M. Balzarini, L. González, A.W. Guzmán & E.M. Tablada. 1999. Infostat. Versión Beta. Estadística y Biometría, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Flores, J. & E. Jurado. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *J. Vegetation Sci.* 14: 911-916.
- Funes, G., S. Díaz & P. Venier. 2009. La temperatura como principal determinante de la germinación en especies del Chaco seco de Argentina. *Ecol. Austral* 19: 129-138.
- Funes, G. & P. Venier. 2006. Dormancy and germination in three *Acacia* (Fabaceae) species from central Argentina. *Seed Sci. Res.* 16: 77-82.
- Gómez-Aparicio, L., F. Valladares & R. Zamora. 2006. Differential Light responses of Mediterranean tree saplings: linking ecophysiology with regeneration niche in four co-occurring species. *Tree Physiol.* 26: 947-958.
- Grau, H.R., N.I. Gasparini & T.M. Aide. 2005. Agriculture expansion and deforestation in seasonally dry forests of north-west Argentina. *Environ. Conserv.* 32: 140-148.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107-145.
- Gutiérrez, J.R. & F.A. Squeo. 2004. Importancia de los arbustos en los ecosistemas semiáridos de Chile. *Ecosistemas* 13: 36-45.
- Harper, J. 1977. Population Biology of Plant. Academic, Londres, Inglaterra.
- Holmgren, M., M. Scheffer & M.A. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975.

- Hoyos, L., A.M. Cingolani, M.R. Zak, M.V. Vaieretti, D.E. Gorla & M.R. Cabido. 2012. Deforestation and precipitation patterns in the arid Chaco forests of central Argentina. *Appl. Veg. Sci.* DOI: 10.1111/j.1654-109X.2012.01218.X
- Kitajima, K. & M. Fenner. 2000. *Ecology of Seedling Regeneration in Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Wallingford, Oxon, Reino Unido.
- Lloret, F., C. Casanovas & J. Peñuelas. 1999. Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root: shoot ratio, seed size and water and nitrogen use. *Funct. Ecol.* 13: 210-216.
- Morello, J.H., C. Protomastro, L. Sancholuz & C. Blanco. 1985. Estudio macroecológico de los Llanos de La Rioja. Serie del cincuentenario de la Administración de Parques Nacionales N° 5. Administración de Parques Nacionales Buenos Aires, Argentina.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert Ecosystems: Environment and producers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 25-51.
- Noy-Meir, I. 1985. Desert ecosystem structure and function, p. 92-103. *In* M. Evenari, I. Noy-Meir & D. Goodall (eds.). *Ecosystems of the World: Hot Deserts and Arid Shrublands*. Elsevier, Amsterdam, Holanda.
- Páez, S.A. & D.E. Marco. 2000. Seedling habitat structure in dry Chaco forest (Argentina). *J. Arid Environ.* 46: 57-68.
- Pérez-Ramos, I.M., L. Gómez-Aparicio, R. Villar, L.V. García & T. Marañón. 2010. Seedling growth and morphology of three oak species along field resource gradients and seed mass variation: a seedling age-dependent response. *J. Vegetation Sc.* 21: 419-437.
- Poorter, L., F. Bongers, F.J. Sterck & H. Wöll. 2005. Beyond the regeneration phase: differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *J. Ecol.* 93: 256-267.
- Quero, J.L., R. Villar, T. Marañón & R. Zamora. 2006. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytol.* 170: 819-839.
- Quero, J.L., R. Villar, T. Marañón, A. Murillo & R. Zamora. 2008. Respuesta plástica a la luz y al agua en cuatro especies mediterráneas del género *Quercus* (Fagaceae). *Rev. Chil. Hist. Nat.* 81: 373-385.
- Ragonese, A. & J. Castiglione. 1970. La vegetación del Parque Chaqueño. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 11: 133-160.
- Reich, P.B., M.G. Tjoelker, M.B. Walters, D.W. Vanderklein & C. Buschena. 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Funct. Ecol.* 12: 327-338.
- Sack, L. 2004. Responses of temperate woody seedlings to shade and drought: do trade-offs limit potential niche differentiation? *Oikos* 107: 110-127.
- Sánchez-Gómez, D., F. Valladares & M.A. Zabala. 2006a. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytol.* 170: 795-806.
- Sánchez-Gómez, D., M.A. Zabala & F. Valladares. 2006b. Seedling survival responses to irradiance are differentially influenced by low-water availability in four tree species of the Iberian cool temperate-Mediterranean ecotone. *Acta Oecol.* 30: 322-332.
- Sánchez-Gómez, D. 2007. Respuesta de plántulas leñosas mediterráneas a la disponibilidad de luz y agua en condiciones experimentales. *Ecosistemas* 16: 119-123.
- Sánchez-Gómez, D., M.A. Zavala & F. Valladares. 2008. Functional traits and plasticity linked to seedlings' performance under shade and drought in Mediterranean woody species. *Ann. For. Sci.* 65: 311.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends Ecol. Evol.* 19: 605-611.
- Sneath, P.H.A. & R.R. Sokal. 1973. *Numerical Taxonomy. The Principles and Practice of Numerical Classification*. Freeman, San Francisco, California, EE.UU.
- SPSS. 2006. SPSS Versión 15.0. IBM SPSS Statistics, Chicago, EE.UU.
- Urcelay, C., M.S. Bret-Harte, S. Díaz & F.S. Chapin. 2003. Mycorrhizal colonization mediated by species interactions in Arctic tundra. *Oecologia* 137: 399-404.
- Venier, P. 2011. ¿Pueden los caracteres regenerativos explicar la coexistencia de especies de *Acacia* (Fabaceae) en los bosques xerófilos de la Provincia de Córdoba? Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Venier, P., G. Funes & C. Carrizo-García. 2012a. Physical dormancy and histological features of seeds of five *Acacia* species (Fabaceae) from xerophytic forests of central Argentina. *Flora* 207: 39-46.
- Venier, P., C. Carrizo-García, M. Cabido & G. Funes. 2012b. Survival and germination of three hard-seeded *Acacia* species after simulated cattle ingestion: The importance of the seed coat structure. *S. Afr. J. Bot.* 79: 19-24.
- Villagra, P.E. & J.B. Cavagnaro. 2000. Effects of clayish and sandy soils on the growth of *Prosopis argentina* and *P. alata* seedlings. *Ecol. Austral* 10: 113-121.

- Villagra, P.E. & J.B. Cavagnaro. 2006. Water stress effects on the seedling growth of *Prosopis argentina* and *Prosopis alpataco*. *J. Arid Environ.* 64: 390-400.
- Wang, J.H., C.C. Baskin, X.L. Cui & G.Z. Du. 2009. Effect of phylogeny, life history and habitat correlates on seed germination of 69 arid and semiarid zone species from northwest China. *Evol. Ecol.* 23: 827-846.
- Zak, M. & M. Cabido. 2002. Spatial patterns of the Chaco vegetation of central Argentina: Integration of remote sensing and phytosociology. *Appl. Veg. Sci.* 5: 213-226.
- Zak, M.R., M. Cabido, D. Cáceres & S. Díaz. 2008. What drives accelerated land cover change in central Argentina? Synergistic consequences of climatic, socioeconomic, and technological factors. *Environ. Manag.* 42: 181-189.
- Zalazar, M., G. Funes & M.P. Venier. 2009. Factores que afectan la germinación de *Justicia squarrosa* Griseb, forrajera nativa de la región chaqueña de la Argentina. *Agriscientia* 26: 1-6.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey, EE.UU.

APÉNDICE 1

Resultados del test *a posteriori* LSD Fisher para la interacción entre los factores Especie*Estrés Hídrico*Sombra sobre la altura de la plántula, la longitud de la raíz, la biomasa total y la relación biomasa aérea/biomasa subterránea. Todas las variables están expresadas en rangos. Diferentes letras indican diferencias estadísticamente diferentes ($p < 0.05$)

APPENDIX 1

Results of a *post-hoc* LSD Fisher test for the interaction between the factors Species*Water Stress*Shade on the seedling height, root length, total biomass and aerial biomass/belowground biomass ratio. All variables are expressed as ranks.

Different letters indicate statistically different ($p < 0.05$)

Especie -Estrés Hídrico - Luz/Sombra	Altura de la plántula (rango)	Longitud de la raíz (rango)	Biomasa total (rango)	Relación biomasa aérea/ biomasa subterránea (rango)
<i>A. aroma</i>				
Luz-Con EH	273.63 e f g h	356.5 h i	343.39 f g h	49 a
Luz-Sin EH	392.4 i	392.02 i	449.22 i j	143.47 c
Sombra-Con EH	67.19 a	172.4 c d e	129.63 b c d	398.19 g
Sombra-Sin EH	126.83 a b	79.64 a	128.07 b c d	445.14 h i
<i>A. caven</i>				
Luz-Con EH	316.58 h	332.98 h	345.85 g h	117 b c
Luz-Sin EH	478.91 j	405.31 i	468.55 j	109.43 b
Sombra-Con EH	233.29 d e	97.02 a b	122.15 b c d	438.98 h i
Sombra-Sin EH	300.85 f g h	83 a	155.04 d e	461.54 i
<i>A. atramentaria</i>				
Luz-Con EH	179.95 b c d	368.95 h i	359.36 g h	69.86 a
Luz-Sin EH	387 i	395.16 i	430.14 i	140.95 c
Sombra-Con EH	243.27 d f	137.8 b c	82.68 a	411.98 g h
Sombra-Sin EH	246.3 e f g	79.13 a	93.5 a b	449.78 i
<i>A. gilliesii</i>				
Luz-Con EH	257.69 e f g h	327.69 h	307.58 f	192.58 d
Luz-Sin EH	376.54 i	274.44 g	364.66 h	271.44 e
Sombra-Con EH	220.6 c d e	192.37 d e f	125.35 b c d	351.02 f
Sombra-Sin EH	306.28 g h	160.87 c d	182.72 e	356.3 f
<i>A. praecox</i>				
Luz-Con EH	145.6 b	364.95 h i	326.59 f g	120.22 b c
Luz-Sin EH	176.14 b c	334.91 h	340.48 f g h	131.53 b c
Sombra-Con EH	163.52 b	223.77 f	113.88 a b c	275.63 e
Sombra-Sin EH	171.52 b c	214.08 d f	140.25 c d	251.7 e
Interacción Especie- Estrés Hídrico-Sombra	F=2.88 p=0.0224	F=3.33 p=0.0104	F=4.19 p=0.0024	F=3.03 p=0.0173