

Composición química y caracteres foliares en plantas de distintos tipos funcionales del centro-oeste de Argentina

Fernanda Vendramini^{1,3,6}, Sandra Díaz^{1,4,5}, Natalia Pérez-Harguindeguy^{1,3,5}, Marcelo Cabido^{1,4,5}, José M. Llano-Sotelo² & Alejandro Castellanos²

¹ Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV). CONICET-Universidad Nacional de Córdoba. Casilla de Correo 495, 5000 Córdoba, Argentina.

² Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad de Sonora (DICTUS), Rosales y Niños Héroes Ap. 1819, Hermosillo, Sonora, México.

³ Becario de Formación de Postgrado. CONICET.

⁴ Miembro de la Carrera del Investigador Científico. CONICET.

⁵ Cátedra de Biogeografía, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba.

⁶ E-mail: fvendramini@com.uncor.edu.

Resumen

Fernanda Vendramini, Sandra Díaz, Natalia Pérez-Harguindeguy, Marcelo Cabido, José M. Llano-Sotelo & Alejandro Castellanos. 2000. Composición química y caracteres foliares de distintos tipos funcionales de plantas del centro-oeste de Argentina. *Kurtziana* 28 (2): 181-193.

La importancia de la composición química foliar, particularmente de nitrógeno y fósforo, como indicador de la estrategia de crecimiento de las plantas ha sido reconocida en la literatura. Sin embargo, la mayoría de los estudios previos se restringen a grupos de especies emparentadas, o bien representan floras con un espectro reducido de formas de vida. El objetivo de este trabajo fue establecer relaciones entre la composición química de las hojas y otros caracteres foliares en diferentes tipos funcionales de plantas provenientes de un gradiente climático del centro-oeste de Argentina. Los mayores contenidos de N y P, y las menores relaciones C:N y C:P, se encontraron en las especies pertenecientes a los tipos funcionales dicotiledóneas herbáceas y leñosas caducifolias. Los menores contenidos de N y P, y las mayores relaciones C:N y C:P, aparecieron en bromelioides, arbustos áfilos y gramínoideas. Las especies con bajo contenido foliar de N y P, y altas relaciones C:N y C:P, en general mostraron mayor contenido de materia seca foliar, hojas más esclerófilas, en algunos casos más angostas, y de descomposición más lenta que las especies con mayores contenidos de N y P y menores relaciones C:N y C:P. Los patrones observados en este estudio confirmarían la importancia de la composición química como indicador del comportamiento ecológico de las plantas, aún considerando un amplio espectro de tipos funcionales y taxa.

Palabras clave: carbono, nitrógeno, fósforo, tipos funcionales, caracteres foliares, esclerofilia, descomposición.

Abstract

Fernanda Vendramini, Sandra Díaz, Natalia Pérez-Harguindeguy, Marcelo Cabido, José M. Llano-Sotelo & Alejandro Castellanos. 2000. Chemical composition and leaf traits of different plant functional types from central-western Argentina. *Kurtziana* 28 (2): 181-193.

The relevance of leaf nutrient content as an indicator of plant growth strategy is well recognised in the literature. However, most studies are restricted to related group of species, or represent floras with a narrow range of plant life forms. The aim of this study was to document relationships between leaf nutrient content and leaf traits of different plant functional types selected from a climatic gradient of central-western Argentina. Herbaceous dicots and deciduous woody plants showed the highest leaf N and P contents and the lowest C:N and C:P ratios. Bromeliads, aphyllous shrubs and graminoids showed opposite characteristics. In general, species with low leaf N and P content and high C:N and C:P ratios showed higher leaf dry matter content, more sclerophyllous leaves, and lower leaf decomposition rate than species with higher leaf N and P contents and lower C:N and C:P ratios. These patterns highlight the relevance of leaf nutrient content as an indicator of plant ecological behaviour over a wide range of plant functional types and taxa.

Key words: carbon, nitrogen, phosphorous, plant functional types, leaf traits, sclerophylly, decomposition, plant strategies.

Introducción

La composición química de las hojas tiende a estar asociada a la estrategia de crecimiento de las plantas y a su papel dentro de los ecosistemas, en particular en relación con los procesos de herbivoría y descomposición (Chapin, 1980, 1991; Grime et al., 1996; Cornelissen et al., 1999; Pérez-Harguindeguy et al., 2000). Por ello, la importancia de la composición química foliar, particularmente de nitrógeno y fósforo, como indicador del comportamiento ecológico de las plantas ha sido reconocida en la literatura y se han publicado numerosos trabajos comparando los contenidos de dichos nutrientes entre especies y grupos de plantas (p.ej. Lambers & Poorter, 1992; Reich et al., 1992; Grime et al., 1997; Thompson et al., 1997). No obstante, la mayoría de estos estudios se restringen a grupos de especies emparentadas, o bien representan floras con un espectro reducido de formas de vida.

La composición química foliar varía considerablemente entre tipos funcionales extremos (Grime, 1979; Chapin, 1980, 1991; Lambers & Poorter, 1992; Reich et al., 1992). Estos tipos funcionales están representados por plantas de crecimiento rápido, que maximizan la asignación de recursos a fotosíntesis, presentan baja palatabilidad para herbívoros generalistas y alta tasa de descomposición, y plantas de crecimen-

to lento, que maximizan la asignación de recursos a defensa y reservas y presentan baja palatabilidad y baja tasa de descomposición. El primer grupo tiende a prosperar en ambientes con alta disponibilidad de nutrientes, y por lo tanto a presentar altos contenidos de los mismos en sus tejidos vivos, mientras que el segundo grupo puede sobrevivir en ambientes pobres, y típicamente presenta contenidos de nutrientes más bajos (Chapin, 1980; Grime et al., 1988, 1997; Thompson et al., 1997). La composición química de los tejidos de individuos de una misma especie puede variar en función del ambiente en que crecen (Bryant et al., 1991). Existe una variación natural entre sitios dentro de un rango de especies, entre individuos dentro de un sitio, o entre hojas dentro de un individuo. No obstante, en general estas variaciones son pequeñas en comparación con las diferencias entre especies (Thompson et al., 1993). Es importante destacar que un estudio comparativo no asume que la composición química de las hojas es un carácter constante para cada especie, sino que se basa en la premisa de que las diferencias entre especies son ecológicamente significativas (Westoby, 1998).

Para algunas regiones del mundo, se ha comprobado que la composición química foliar se relaciona con varios caracteres clave de las plantas como la tasa de crecimiento (fuerte-

mente asociada al área foliar específica) (Lambers & Poorter, 1992; Reich et al., 1992; Thompson et al., 1993; Cornelissen et al., 1996; Grime et al., 1997), la palatabilidad para herbívoros generalistas (directamente relacionada con la dureza foliar) (Grime et al., 1996), el hábito deciduo o perenne (Aerts, 1995), la presencia de defensas físicas (pelos, espinas, cutículas duras o serosas) y químicas (compuestos secundarios ricos en carbono) (Bryant et al., 1991) y la densidad de tejido foliar (estimada a través del contenido de materia seca foliar) (Niemann et al., 1992; Garnier & Laurent, 1994; Van Arendonk & Poorter, 1994; Van Arendonk et al., 1997; Wilson et al., 1999).

La composición química foliar de las especies localmente más abundantes, en especial su relación carbono:nitrógeno y carbono:fósforo, es de importancia fundamental para los procesos comunitarios y ecosistémicos. Para varias floras del mundo se ha probado que la composición química de los tejidos vegetales está asociada positivamente con la capacidad de sustentar herbívoros (Bryant et al., 1983; Coley, 1983), con la tasa de descomposición de la broza (Cornelissen, 1996; Wardle et al., 1997; Pérez-Harguindeguy et al., 2000) y, en general, con el ciclado de nutrientes (Hoobic, 1992). En definitiva, puede afirmarse que la composición química de las especies dominantes en la vegetación de un área determina fuertemente la magnitud y tasa de los procesos ecosistémicos que allí ocurren (Hoobic, 1992; Schulze & Mooney, 1994). No existen antecedentes publicados de estudios que hayan puesto a prueba si estas tendencias generales se cumplen al nivel de los ecosistemas nativos de Argentina. Una clasificación preliminar de la flora del centro-oeste del país en tipos funcionales, propuesta por Díaz & Cabido (1997), sugiere la existencia de síndromes adaptativos similares a los descritos por Grime (1979) y Chapin (1980). Sin embargo, no incluye información sobre la composición química foliar de las especies.

El objetivo de este trabajo fue establecer relaciones entre la composición química de las hojas y otros caracteres foliares en tipos funcionales de plantas dominantes en un gradiente climático del centro-oeste de Argentina. Para ello: (1) se cuantificó el contenido foliar de

carbono (C) nitrógeno (N) y fósforo (P) de las especies seleccionadas; (2) se investigó si existen diferencias en la composición química foliar entre diferentes familias y entre distintos tipos funcionales de plantas (sensu Díaz & Cabido, 1997); (3) se investigó si existen asociaciones entre la composición química y caracteres foliares de las especies, tales como área foliar específica, contenido de materia seca, tasa de descomposición, fuerza tensil, espesor de la lámina y ancho de la lámina; y (4) se evaluó si los patrones de composición química y sus asociaciones confirman las conclusiones de Díaz & Cabido (1997) en cuanto a la ocurrencia de síndromes adaptativos en especies de la flora del centro-oeste de Argentina.

Materiales y métodos

Área de muestreo

El material vegetal fue recolectado a lo largo de un gradiente climático en el centro-oeste de Argentina (31° 25' - 32° S, 64° 10' - 68° 37' W), con una diferencia de más de 800 mm de precipitación anual y más de 1500 m de altitud entre sus extremos. El gradiente se extiende desde las Sierras Grandes de Córdoba hasta las planicies desérticas del oeste de Argentina, en las proximidades de la ciudad de San Juan. En toda la región los inviernos son fríos y secos y las lluvias se producen durante la estación cálida (Cabido, 1985). La vegetación predominante a lo largo del gradiente se compone de pastizales, matorrales y bosques serranos pertenecientes al Distrito Chaqueño Serrano en las Sierras de Córdoba (Cabrera, 1976; Luti et al., 1979). En las planicies del oeste dominan los bosques xerófilos y matorrales abiertos correspondientes al Chaco Árido (Morello et al., 1985) y al Monte (Morello, 1958). A lo largo del sector más árido del gradiente existen también arbustales abiertos de halófitos sobre suelos salinos en terrenos bajos y mal drenados.

Selección y recolección del material vegetal

Sobre la base de estudios previos (Cabido, 1985; Cabido & Acosta, 1986; Cabido et al., 1989, 1993) se seleccionaron 55 especies (co-

respondientes a 25 familias) de Angiospermas representativas de la vegetación del gradiente (Apéndice 1). Los nombres de las especies estudiadas se citan según Zuloaga et al. (1994) y Zuloaga & Morrone (1996a,b). En la selección se tuvieron en cuenta la abundancia de las especies, que las mismas cubrieran un amplio espectro de familias y tipos funcionales. Los tipos funcionales se identificaron de acuerdo a una clasificación modificada de Díaz & Cabido (1997). Dicha clasificación distingue ocho tipos funcionales los cuales se construyeron sometiendo una matriz de caracteres por especies a técnicas de ordenación y clasificación. Los principales caracteres considerados en dicha clasificación fueron: tipo de asignación de recursos (crecimiento vs. defensa y/o reservas), tamaño de la planta, área foliar específica, tiempo de vida de la hoja y de la planta, vía fotosintética y fenología del tallo. La clasificación utilizada en este trabajo introduce una modificación en cuanto a la subdivisión del grupo funcional árboles y arbustos sensu Díaz & Cabido (1997) en los tipos funcionales leñosas caducifolias y leñosas perennifolias.

Durante la temporada estival 1996-1997 se recogieron hojas maduras, no senescentes, no dañadas, expuestas a la luz y evitando las horas del mediodía, de un mínimo de 6 individuos por especie. Los individuos de cada especie fueron seleccionados en aquellos sectores del gradiente donde la especie se encontraba con mayor abundancia. En las especies áfilas se consideró al tejido fotosintéticamente activo como análogo al de las hojas.

Mediciones en laboratorio

Para el análisis químico y las mediciones de caracteres foliares, las hojas recogidas en el campo fueron previamente secadas en estufa a 70 °C hasta peso constante, y posteriormente molidas y homogeneizadas. El contenido foliar de N y P se determinó utilizando un Autoanalizador Alpkem RFA 300 (Alpkem, Wilsonville, OR, USA). Para determinar el contenido foliar de C, el material seco fue incinerado en una mufla a 600 °C durante 12 hs. El contenido de C se estimó como el 50% de la materia seca libre de cenizas (Schlesinger, 1977; McClau-

gherty et al., 1985; Gallardo & Merino, 1993).

La medición del área foliar específica, expresada como relación área foliar (mm^2):peso seco foliar (mg), se realizó determinando el peso seco de una hoja de superficie conocida. Este material se guardó en bolsas de polietileno y se conservó a -14 °C hasta la etapa de laboratorio. Para medir el área foliar, 4 hojas por individuo fueron digitalizadas con un scanner y el área de la imagen fue calculada con el programa Optimetric. Las hojas fueron secadas a 70 °C hasta peso constante y posteriormente se les midió su peso seco. En las especies áfilas, se tomó una porción de tejido fotosintéticamente activo de área conocida al que luego se le determinó el peso seco.

La fuerza tensil foliar (Nmm^{-1}), un indicador bastante directo de la dureza foliar, fue medida utilizando un aparato construido según las especificaciones de Hendry & Grime (1993). Este aparato mide, mediante un dinamómetro, la fuerza tensil necesaria para romper una hoja de ancho conocido.

La medición del ancho foliar (mm) se realizó con un calibre. En el caso de hojas compuestas se midió el ancho de los foliolulos. El espesor foliar (mm) se midió en cortes transversales de la lámina de las hojas con microscopio óptico a 3x y 10x.

Para la medición del contenido de materia seca foliar se recogieron hojas saturadas en agua (24-36 hs. después de una lluvia) y se almacenaron en bolsas de polietileno con cierre hermético a 4 °C hasta ser medidas en laboratorio en el menor tiempo posible. Las hojas frescas, luego de ser pesadas, fueron secadas en estufa a 70 °C hasta peso constante para cuantificar su peso seco. La cantidad de materia seca foliar se expresó como la relación peso seco:peso fresco de la hoja, en porcentaje. Esta técnica es una modificación de la propuesta por Wilson et al. (1999). Si bien dichos autores recomiendan determinar contenido de materia seca bajo condiciones de saturación en laboratorio, explícitamente recomiendan la adaptación de sus protocolos a las características particulares de floras xerofíticas. En nuestro caso, se suprimió el paso de saturación en laboratorio debido a que ciertas especies

(particularmente algunas provenientes de ambientes áridos) sufrían pérdida de turgencia (suculentas) o notorias alteraciones físico-químicas (especies con hojas resinosas).

Para la determinación de la tasa de descomposición potencial de las especies se enterraron muestras de aproximadamente 1g de material senescente secado al aire, en bolsas de 3 mm de malla, en una cama de descomposición durante 9 y 18 semanas. La tasa de descomposición potencial se definió como el porcentaje de pérdida de peso seco original de las hojas luego del enterramiento ($[1 - (\text{peso seco final} / \text{peso seco inicial})] \times 100$) (para más detalles de datos originales de descomposición y procedimiento experimental ver Pérez-Harguindeguy et al., 1997).

Otros caracteres tales como forma de crecimiento, hábito decíduo o perenne y pertenencia a distintos tipos funcionales, se tomaron de floras, trabajos previos (Díaz et al., 1992; Díaz & Cabido, 1997) y observaciones a campo y en laboratorio.

Análisis estadístico de los datos

Los datos no se distribuyeron normalmente (Hollander & Wolfe, 1972). Por ello, para poner a prueba la existencia de diferencias significativas entre familias y tipos funcionales se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Di Rienzo et al., 1999) y la técnica de comparaciones múltiples descripta en Marascuilo & Sweeney (1977). Las correlaciones entre composición química foliar y caracteres foliares clave se realizaron mediante el análisis de Coeficientes de Correlación de Spearman (Norušis, 1992).

Resultados

Variación de la composición química en distintas taxa y tipos funcionales

El contenido foliar de C en las 55 especies de plantas seleccionadas a lo largo de un gradiente climático del centro-oeste de Argentina varió entre 31.2 y 49.0 %, el contenido foliar de N varió entre 0.52 y 4.33% y el contenido foliar de P varió entre 0.03 y 0.4 % (Apéndice 1). La relación C:N varió entre 9.7 y 94.5, la

relación C:P varió entre 96.7 y 1864.5 y la relación N:P entre 7.07 y 29.63 (Apéndice 1). Se detectaron diferencias en el contenido de C, el contenido de N y la relación C:N entre las 25 familias de plantas analizadas (Apéndice 1). Dado el bajo número de especies en algunas familias, no fue posible aplicar pruebas de significación estadística a dichas diferencias. No obstante, el contenido promedio de C fue mayor en Buddlejaceae, el de N en Fabaceae y la relación C:N en Bromeliaceae. Por otro lado, no se detectaron diferencias aparentes entre familias en cuanto a contenido de P, relación C:P y relación N:P (ver Apéndice 1 para más detalles). Debido a que muchas especies de Fabaceae son fijadoras de N (Sprent, 1987), por lo que tienden a poscer una mayor relación N:P, se realizó un análisis comparando las especies de esta familia contra el resto de las especies en la base de datos. Las diferencias resultaron significativas ($p < 0.05$; test de Kruskal-Wallis; (Di Rienzo et al., 1999)). Sin embargo, la variación en la relación N:P entre las especies de dicha familia es extremadamente amplia (10.1 en *Senna aphylla*, 27.9 en *Trifolium repens* f. *repens*) (Apéndice 1).

Entre tipos funcionales el contenido de C presentó las menores diferencias, siendo menor en suculentas y mayor en bromelioides y gramíneas en macollo (Fig. 1a). Los contenidos de N y P fueron menores en bromelioides y mayores en leñosas caducifolias y dicotiledóneas herbáceas (Fig. 1b,c). Las relaciones C:N y C:P fueron menores en dicotiledóneas herbáceas y mayores en bromelioides (Fig. 2). No se observaron diferencias significativas en la relación N:P de los distintos tipos funcionales ($p < 0.05$; test de Kruskal-Wallis; (Di Rienzo et al., 1999)).

En general, los mayores contenidos de nutrientes, y por consiguiente las menores relaciones C:N y C:P, se encontraron en dicotiledóneas herbáceas y leñosas caducifolias (Figs. 1-2). El patrón en relación a los menores contenidos de N y P y las mayores relaciones C:N, C:P es menos claro, sin embargo coincide con tipos funcionales de ambientes áridos o de altura, tales como bromelioides, suculentas, arbustos áfilos y gramíneas en penacho (Figs. 1-2). No se observaron diferencias significativas entre es-

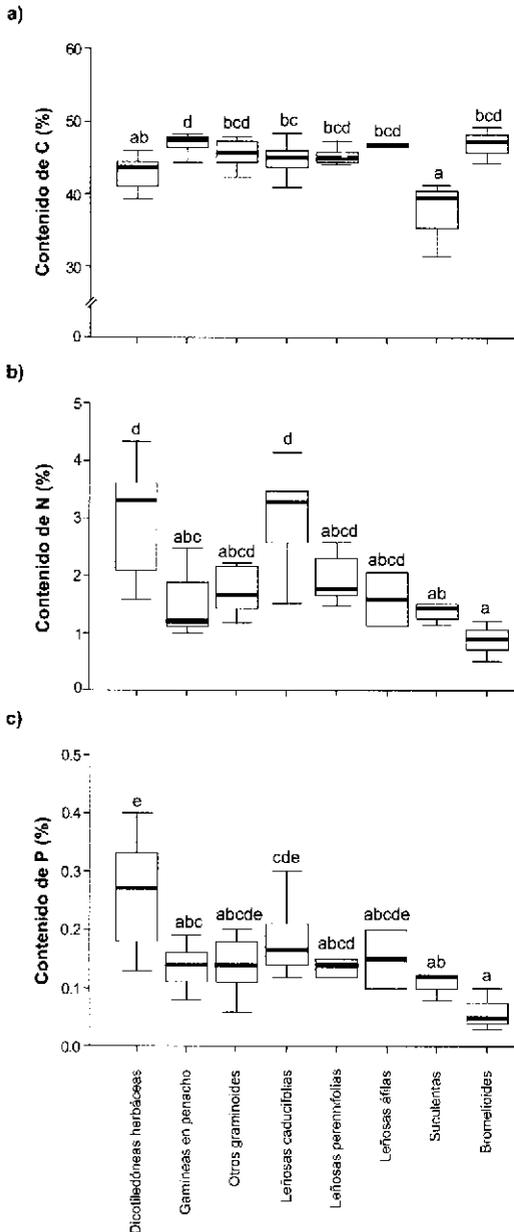


Fig. 1.- Composición química foliar de distintos tipos funcionales de plantas a lo largo de un gradiente climático del centro-oeste de Argentina. a) Contenido foliar de C (%); b) Contenido foliar de N (%); c) Contenido foliar de P (%). En el Diagrama de cajas, la línea gruesa de las cajas indica valores de mediana, las porciones inferior y superior de las cajas abarcan desde el 25to. al 75to. percentil, y las barras de error desde el 10mo. al 90mo. percentil. Letras diferentes representan diferencias significativas entre tipos funcionales (Técnica de Comparaciones Múltiples según Marascuilo & Sweeney (1977)).

pecies anuales y perennes en dicotiledóneas herbáceas, gramíneas en penacho, u otras gramíneas ($p < 0.05$; Kruskal-Wallis; (Di Rienzo et al., 1999); las especies anuales se indican en el Apéndice 1).

Asociaciones entre composición química y caracteres foliares

El contenido foliar de N de las especies seleccionadas se correlacionó significativamente con el contenido de P (Fig. 3). A mayor contenido foliar de N, mayor contenido foliar de P. Los contenidos foliares de N y P no correlacionaron significativamente con el contenido de C ($p > 0.05$; Coeficientes de Correlación de Spearman).

Se encontraron varias asociaciones significativas entre el composición química y los caracteres foliares de las especies consideradas (Tabla 1). Especies con alto contenido foliar de N y P, y bajas relaciones C:N y C:P, mostraron hojas con alta área foliar específica (frecuentemente asociada con alta tasa de crecimiento), poca materia seca, alta tasa de descomposición, menor fuerza tensil (menor esclerofilia) y láminas más anchas. Lo contrario para especies con bajo contenido de N y P foliar y altas relaciones C:N y C:P (ver Tabla 1 para más detalles). En cuanto al espesor foliar, no se encontró ninguna asociación significativa entre el mismo y el contenido foliar de nutrientes (Tabla 1).

Discusión

Los valores de composición química foliar obtenidos en este estudio son comparables a los informados para otras regiones del mundo. Por ejemplo, Thompson et al. (1997) reportaron rangos de 0.9 - 5.15% de N y 0.09 - 0.59% de P en plantas herbáceas y arbustos enanos de Inglaterra. Killingbeck & Whitford (1996) encontraron valores de 1 - 4.4% de N en arbustos de los desiertos de Chihuahua y Sonora (México), Mojave (EE.UU.), Arabia Saudita, Egipto y oeste de Australia y de Argentina. Sin embargo, el presente trabajo abarca el espectro más amplio de tipos funcionales y familias de plantas considerado hasta el momento. Los ma-

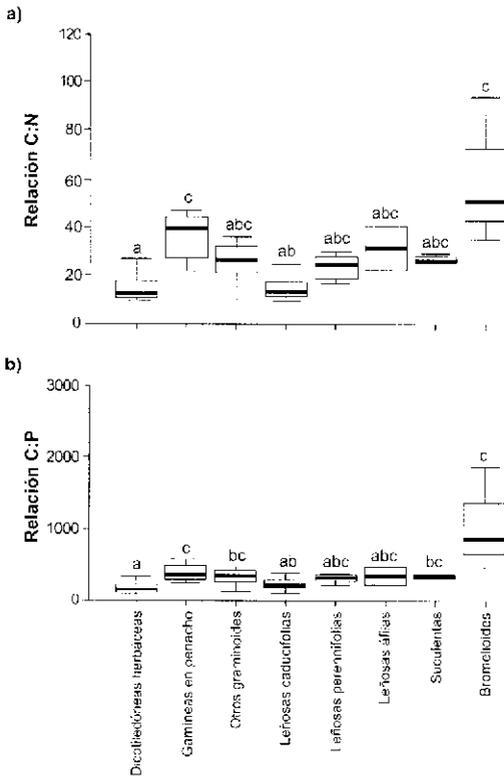


Fig. 2.- Relación C:N y C:P en diferentes tipos funcionales seleccionados a lo largo de un gradiente climático del centro-oeste de Argentina. a) Relación C:N; b) Relación C:P. En el Diagrama de cajas, la línea gruesa de las cajas indica valores de mediana, las porciones inferior y superior de las cajas abarcan desde el 25to. al 75to. percentil, y las barras de error desde el 10mo. al 90mo. percentil. Letras diferentes representan diferencias significativas entre tipos funcionales (Técnica de Comparaciones Múltiples según Marascuilo & Sweeney (1977)).

yores contenidos de N y P y las menores relaciones C:N y C:P se observaron en las especies pertenecientes a los tipos funcionales dicotiledóneas herbáceas y leñosas caducifolias. Por otro lado, los menores contenidos de N y P y las mayores relaciones C:N y C:P correspondieron a los tipos funcionales bromelioides, suculentas, arbustos áfilos y graminoides (principalmente gramíneas en penacho). En general, especies con mayor contenido de N también presentaron un mayor contenido de P. Por consiguiente, también mostraron relaciones C:N y C:P más bajas.

Los patrones de composición química foliar y sus asociaciones con caracteres foliares detectados en este trabajo sugieren que si bien no existen límites netos entre tipos funcionales de plantas *sensu* Díaz & Cabido (1997) se corroborarían las tendencias sugeridas por dicha clasificación para tipos funcionales extremos. Los patrones y asociaciones observadas también estarían de acuerdo con las tendencias generales de especialización en plantas identificadas para otras floras del mundo, en cuanto a la existencia de un compromiso entre asignación preferencial a asimilación y crecimiento versus asignación a defensa y reservas (Grime, 1979, 1997; Chapin, 1980, 1991; Reich et al., 1992; Aerts, 1995; Cornelissen, 1996; Thompson et al., 1997; Wardle et al., 1998). En este trabajo, dicotiledóneas herbáceas y leñosas caducifolias presentaron hojas con alta concentración de N y P, baja relación C:N y C:P, alta área foliar específica, hojas blandas y anchas, bajo contenido de materia seca y alta tasa de descomposición. Estas características y patrones de asociación se corresponden con tipos funcionales de plantas de crecimiento rápido que asignan recursos preferentemente a asimilación (Grime, 1979; Chapin, 1980, 1991; Reich et al., 1992; Poorter & Garnier, 1999). Por otro lado, leñosas perennifolias -cuyas estructuras fotosintéticas están crónicamente

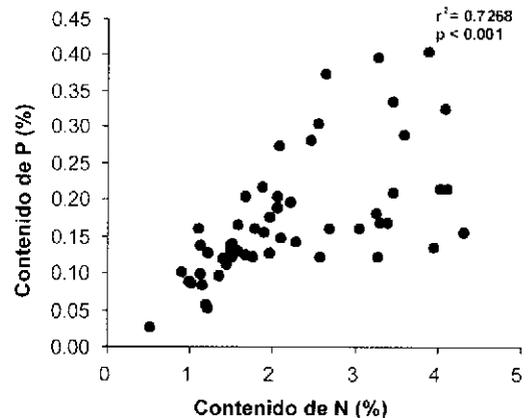


Fig. 3.- Asociación significativa (Coeficientes de Correlación de Spearman) entre los contenidos foliares de N (%) y P (%) en 55 especies de Angiospermas seleccionadas a lo largo de un gradiente climático del centro-oeste de Argentina.

Tabla 1

ASOCIACIONES (CORRELACIONES DE SPEARMAN) ENTRE EL CONTENIDO FOLIAR DE NUTRIENTES Y CARACTERES BIOLÓGICOS CLAVE DE 55 ESPECIES DE ANGIOSPERMAS DEL CENTRO-OESTE DE ARGENTINA (N/S = NO SIGNIFICATIVO; VALORES SIGNIFICATIVOS EN NEGRITA. LOS DATOS ORIGINALES DE LOS CARACTERES BIOLÓGICOS CONSIDERADOS PUEDEN SER SOLICITADOS A LOS AUTORES).

	Contenido de N (%)	Contenido de P (%)	Relación C:N	Relación C:P	Relación N:P
Área foliar específica (mm²mg⁻¹)	0.556 p<0.001	0.479 p<0.001	-0.523 p<0.001	-0.413 p=0.002	0.089 n/s
Contenido foliar de materia seca (%)	-0.279 p=0.041	-0.296 p=0.030	0.324 p=0.019	0.346 p=0.012	0.032 n/s
Descomposición foliar (%)	0.599 p<0.001	0.449 p<0.001	-0.639 p<0.001	-0.462 p=0.001	0.095 n/s
Fuerza tensil foliar (Nmm⁻¹)	-0.597 p<0.001	-0.509 p<0.001	0.661 p<0.001	0.585 p<0.001	-0.078 n/s
Espesor foliar (mm)	-0.194 n/s	-0.117 n/s	0.141 n/s	0.049 n/s	-0.080 n/s
Ancho foliar (mm)	0.309 p=0.022	0.338 p=0.012	-0.363 p=0.008	-0.422 p=0.002	-0.061 n/s

expuestas a herbivoría- y arbustos áfilos, graminoides y bromelioides -típicos de ambientes áridos o pobres en recursos en general-, presentaron bajo contenido foliar de N y P, altas relaciones C:N y C:P, alto contenido foliar de materia seca, hojas esclerófilas y en algunos casos más angostas, y descomposición lenta. Estas características corresponden a plantas que asignan recursos preferencialmente a defensa y reservas (Grime, 1979; Chapin, 1980,1991; Reich et al.,1992; Poorter & Garnier, 1999). Los resultados expuestos permiten afirmar que las tendencias generales observadas por otros autores para bases de datos más restringidas no se pierden cuando se analiza un espectro más amplios de tipos funcionales.

Algunos autores han señalado la conexión entre las características de las hojas vivas de las plantas y tasas de ciclado de nutrientes en los sitios donde éstas dominan, particularmente las relaciones positivas entre composición química en hojas vivas, tasa de crecimiento, palatabilidad para herbívoros y tasa de descom-

posición de broza (Hobbie, 1992; Chapin et al., 1993; Grime et al., 1996; Wardle et al., 1997; Cornelissen et al., 1999). Pérez-Harguindeguy et al. (2000) encontraron una asociación positiva entre la composición química de la broza foliar y la tasa de descomposición de las mismas especies consideradas en el presente estudio. La asociación entre la composición química de las hojas vivas y la tasa de descomposición foliar reforzaría los resultados de Pérez-Harguindeguy et al. (2000) y proveería evidencia a favor de la persistencia de ciertas características de las hojas vivas en la broza, la cual produciría una fuerte influencia de la composición florística de la vegetación sobre el ciclado de nutrientes en el suelo (Cornelissen, 1996; Pérez-Harguindeguy et al., 2000).

Consideraciones finales

Los patrones observados en este estudio confirman la importancia del contenido foliar de nutrientes como indicador del comportamiento

Apéndice I

CONTENIDO FOLIAR DE NUTRIENTES Y RELACIONES ENTRE ELEMENTOS DE 55 ESPECIES DE ANGIOSPERMAS, AGRUPADAS POR TIPOS FUNCIONES, SELECCIONADAS A LO LARGO DE UN GRADIENTE CLIMÁTICO DEL CENTRO-OESTE DE ARGENTINA (S/D) = SIN DATO; * = ESPECIES ANUALES).

ESPECIE	FAMILIA	C %	N %	P %	C:N	C:P	N:P
Dicotiledóneas herbáceas							
<i>Alchemilla pinnata</i> Ruiz & Pav.	Rosaceae	44.4	2.08	0.27	21.3	162.8	7.63
<i>Alternanthera pungens</i> Kunth	Amaranthaceae	39.1	3.90	0.40	10.0	96.7	9.63
<i>Carduus thoermeri</i> Weism. *	Asteraceae	41.6	3.30	0.17	12.6	248.2	19.72
<i>Eryngium agavifolium</i> Griseb.	Apiaceae	43.7	1.58	0.13	27.6	342.2	12.42
<i>Gentianella parviflora</i> (Griseb.) T. N. Ho *	Gentianaceae	s/d	1.97	0.18	s/d	s/d	11.25
<i>Gomphrena pulchella</i> Mart. *	Amaranthaceae	40.0	2.65	0.37	15.1	107.6	7.13
<i>Pithecoctenium cynanchoides</i> DC.	Bignoniaceae	45.8	3.46	0.33	13.2	137.1	10.37
<i>Taraxacum officinale</i> Weber ex F.H. Wigg	Asteraceae	43.3	3.60	0.29	12.0	150.5	12.52
<i>Trifolium repens</i> L. f. <i>repens</i>	Fabaceae	44.0	4.33	0.22	10.2	202.5	27.94
Gramineas en penacho							
<i>Aristida achalensis</i> Mez var. <i>achalensis</i>	Poaceae	47.9	1.01	0.08	47.4	573.5	12.10
<i>Cortaderia rudiuscula</i> Stapf	Poaceae	47.5	1.12	0.16	42.4	300.2	7.07
<i>Festuca tucumanica</i> E. B. Alexeev	Poaceae	47.2	1.44	0.11	32.8	431.1	13.12
<i>Pappophorum caespitosum</i> R.E. Fr.	Poaceae	46.3	2.07	0.19	22.4	246.0	11.00
<i>Paspalum quadrifarium</i> Lam.	Poaceae	47.3	1.00	0.09	48.0	534.2	11.25
<i>Poa stuckertii</i> (Hack.) Parodi	Poaceae	47.9	1.14	0.14	42.0	348.9	8.31
<i>Schizachyrium condensatum</i> (H.B.K.) Nees	Poaceae	46.2	1.22	0.13	38.0	363.4	9.56
<i>Setaria pompeana</i> Parodi ex Nicora	Poaceae	s/d	2.47	0.28	s/d	s/d	8.80
<i>Trichloris erinita</i> (L. ag.) Parodi	Poaceae	44.1	1.89	0.15	23.3	284.5	8.69
Otras graminoides							
<i>Bouteloua aristoides</i> (H.B.K.) Griseb. *	Poaceae	46.8	1.59	0.16	29.4	285.6	9.72
<i>Carex fuscida</i> var. <i>distenta</i> (Kunze ex Kunth) Kük.	Cyperaceae	47.4	2.11	0.15	22.5	322.7	14.36
<i>Juncus uruguensis</i> Griseb.	Juncaceae	47.6	1.49	0.13	31.9	372.0	11.64
<i>Monanthochloë acerosa</i> (Griseb.) Speg.	Poaceae	44.0	1.19	0.06	36.9	772.9	20.94
<i>Muhlenbergia peruviana</i> (P. Beauv.) Steud. *	Poaceae	44.3	1.76	0.12	25.2	364.0	14.47
<i>Neobouteloua lophostachya</i> (Griseb.) Gould	Poaceae	45.4	1.37	0.10	33.2	475.1	14.32
<i>Nothoscordum gracile</i> (Dryand ex Aiton) Stearn	Liliaceae	42.2	4.10	0.32	10.3	130.8	12.70
<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.	Poaceae	45.6	2.22	0.20	20.5	232.6	11.32
Leñosas caducifolias							
<i>Acacia aroma</i> Gilles ex Hook. & Arn.	Fabaceae	47.1	3.46	0.21	13.6	227.2	16.67
<i>Acacia coven</i> (Molina) Molina	Fabaceae	45.3	2.70	0.16	16.8	286.6	17.05
<i>Acalypha communis</i> var. <i>guaranitica</i> Chodat & Hassl.	Euphorbiaceae	44.1	4.13	0.21	10.7	205.4	19.24
<i>Buddleja cordobensis</i> Griseb.	Buddlejaceae	48.0	1.52	0.14	31.7	349.2	11.03
<i>Celtis pallida</i> Torr.	Celtidaceae	39.5	3.39	0.17	11.7	235.0	20.12
<i>Celtis tala</i> Gillies ex Planch.	Celtidaceae	38.6	3.97	0.13	9.7	288.7	29.63
<i>Croton sarcopetalus</i> Müll. Arg.	Euphorbiaceae	43.5	3.27	0.40	13.3	109.8	8.25
<i>Eupatorium viscidum</i> Hook. & Arn.	Asteraceae	43.6	3.25	0.18	13.4	241.8	18.04
<i>Flourensia campestris</i> Griseb.	Asteraceae	45.7	2.57	0.30	17.8	150.6	8.45
<i>Mimozyanthus carinatus</i> (Griseb.) Burkart	Fabaceae	44.4	1.96	0.13	22.6	353.3	15.61
<i>Nicotiana glauca</i> Graham	Solanacea	40.8	4.02	0.21	10.1	190.0	18.73
<i>Prosopis flexuosa</i> DC. var. <i>flexuosa</i>	Fabaceae	46.1	3.28	0.12	14.0	385.3	27.35
<i>Schinopsis haenkeana</i> Engl.	Anacardiaceae	45.4	1.79	0.16	25.3	286.0	11.30
<i>Zizyphus mistol</i> Griseb.	Rhamnaceae	45.5	3.06	0.16	14.8	286.1	20.12

Apéndice 1 (cont.)

ESPECIE	FAMILIA	C %	N %	P %	C:N	C:P	N:P
Leñosas perennifolias							
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schtdl.	Apocynaceae	47.0	1.67	0.12	28.2	378.5	13.44
<i>Capparis atamisquea</i> Kuntze.	Capparaceae	43.8	2.58	0.12	17.0	363.4	21.40
<i>Heterothalamus alienus</i> (Spreng.) Kuntze	Asteraceae	45.2	1.49	0.14	30.4	330.7	10.88
<i>Larrea divaricata</i> Cav.	Zygophyllaceae	44.3	2.29	0.14	19.3	310.8	16.10
<i>Litorea molleoides</i> (Vell.) Engl.	Anacardiaceae	45.5	1.67	0.20	27.2	225.2	8.29
<i>Polytepis australis</i> Bitter	Rosaceae	44.2	1.89	0.15	23.3	288.1	12.35
Arbustos áfilos							
<i>Baccharis articulata</i> (Lam.) Pers.	Asteraceae	46.3	1.13	0.10	41.1	472.3	11.50
<i>Senna aphylla</i> (Cav.) H. S. Irwin & Barneby	Fabaceae	46.7	2.06	0.20	22.7	229.9	10.14
Suculentas							
<i>Allenrolfea patagonica</i> (Moq.) Kuntze	Chenopodiaceae	31.2	1.15	0.08	27.1	376.9	13.92
<i>Mayerenus vitis-idaea</i> Griseb.	Celastraceae	39.3	1.52	0.12	25.9	324.9	12.55
<i>Opuntia sulphurea</i> Gillies. ex Salm-Dyck	Cactaceae	39.2	1.51	0.12	25.9	314.8	12.17
<i>Tephrocactus articulatus</i> (Pfciff.) Backeb. var. <i>articulatum</i>	Cactaceae	41.0	1.40	0.12	29.3	345.1	11.78
Bromelioides							
<i>Bromelia urbaniana</i> (Mez.) L.B. Sm.	Bromeliaceae	47.0	0.92	0.10	51.3	466.0	9.08
<i>Tillandsia capillaris</i> Ruiz & Pav.	Bromeliaceae	44.1	1.23	0.05	35.8	852.6	23.80
<i>Tillandsia duratii</i> Vis.	Bromeliaceae	49.0	0.52	0.03	94.5	1864.5	19.74

ecológico de las plantas, aún considerando un amplio espectro de tipos funcionales y taxa. Los resultados obtenidos sugieren, además, que la clasificación de tipos funcionales propuesta por Díaz & Cabido (1997) sobre la base de caracteres más cualitativos es útil para el análisis de estos patrones en la región centro-oeste de Argentina. La asociación entre composición química foliar y caracteres foliares clave que influyen en el ciclado de nutrientes, tales como la tasa de descomposición de la broza y la dureza foliar, permite reafirmar lo expuesto anteriormente respecto a la fuerte influencia de la composición química foliar de las especies dominantes en la vegetación de un área sobre la magnitud y tasa de los procesos ecosistémicos que allí ocurren (Hoobie, 1992; Ågren et al., 1992; Schulze & Mooney, 1994; Tateno & Chapin, 1997; Pérez-Harguindeguy et al., 2000). Posibles modificaciones en la composición florística o en la abundancia relativa de las especies dominantes de la vegetación, inducidos

por cambios climáticos o de uso de la tierra, podrían alterar la composición química de la biomasa verde y de la broza. Esto podría afectar el ciclado de nutrientes y, por ende, la productividad primaria y secundaria (Hobbie, 1992; Chapin et al., 1993, 1997).

Agradecimientos

Este trabajo fue subsidiado por la Unión Europea (CII*-CT94-0028), The British Council-Fundación Antorchas (BNS 992/21), Fundación Antorchas (A-13532/1-95), CONICET (PEI 0369/97), IAI (ISP I y III), Darwin Initiative (DETR-UK) y la Universidad Nacional de Córdoba a través de la Secretaría de Ciencia y Técnica (Res. 263/95). Agradecemos a la Cátedra de Química General para Ciencias Geológicas de la Escuela de Geología de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba por facilitarnos el uso de la mufla. Los gráficos fueron realizados con la colabora-

ción de D. Abal-Solis. Agradecemos también a los investigadores y técnicos del IMBIV por su colaboración en las distintas etapas del trabajo, y al Dr. Martín Oesterheld y a un revisor anónimo por sus valiosos comentarios.

Referencias bibliográficas

- Aerts, R. 1995. The advantages of being evergreen. *Trends Ecol. Evol.* 10 (10): 402-407.
- Ågren, G. I., R. E. McMurtrie, W. J. Parton, J. Pastor & H. H. Shugart. 1992. State-of-the-art models of production-decomposition linkages in conifer-grassland ecosystems. *Ecol. Applic.* 1: 118-138.
- Bryant, J. P., F. S. III Chapin & D. R. Klein. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357-368.
- Bryant, J. P., I. Heitkoning, P. Kuropat & N. Owen-Smith. 1991. Effects of severe defoliation on the long-term resistance to insect attack and on leaf chemistry in six woody species of the Southern African savanna. *Amer. Naturalist* 137: 50-63.
- Cabido, M. 1985. Las comunidades vegetales de la Pampa de Achala, Sierras de Córdoba, Argentina. *Doc. Phytosoc.* 9: 431-443.
- Cabido, M. & A. Acosta. 1986. Las formaciones vegetales de la Pampa de Achala. Comunidades de las Pampas, en R. Luti (coord.), *Efecto de las Actividades Humanas sobre los Ecosistemas Montañosos y de Tundra* pp. 336-355. Proyecto Regional Andino: Pachón-Pampa de Achala. MaB 6, UNEP-UNESCO, Montevideo.
- Cabido, M., A. Acosta & S. Díaz. 1989. Estudios fitosociológicos en pastizales de las Sierras de Córdoba, Argentina. Las comunidades de la Pampa de San Luis. *Phytocoenologia* 17: 569-592.
- Cabido, M., A. Manzur, M. I. Carranza & C. González. 1993. La vegetación y el medio físico del Chaco Árido en la Provincia de Córdoba, Argentina Central. *Phytocoenologia* 24: 423-460.
- Cabrera, A. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* 2, ACME, Buenos Aires.
- Chapin, III, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 11: 233-260.
- Chapin, III, F. S. 1991. Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use, en H. A. Mooney, W. E. Winner & E. J. Pell (eds.), *Responses of Plants to Multiple Stresses*. pp. 67-88. Academic Press. San Diego.
- Chapin, III, F. S., K. Autumn & F. Pugnaire. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *Amer. Naturalist* 142 (Suppl.): 78-92.
- Chapin, III, F. S., B. H. Walker, R. J. Hobbs, D. U. Hooper, J. H. Lawton, O. E. Sala & D. Tilman. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* 277: 500-504.
- Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a low land tropical forest. *Ecol. Monogr.* 53: 209-233.
- Cornelissen, J. H. C. 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *J. Ecol.* 84: 573-582.
- Cornelissen, J. H. C., P. Castro Diez & R. Hunt. 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *J. Ecol.* 84 (5): 755-765.
- Cornelissen, J. H. C., N. Pérez-Harguindeguy, S. Díaz, J. P. Grime, B. Marzano, M. Cabido, F. Vendramini & B. Cerabolini. 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras of two continents. *New Phytol.* 143: 191-200.
- Díaz, S., A. Acosta & M. Cabido. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *J. Veg. Sci.* 3: 689-696.
- Díaz, S. & M. Cabido. 1997. Plant functional types and ecosystem function in response to global change: a multiscale approach. *J. Veg. Sci.* 8: 463-474.
- Di Rienzo, J., C. W. Robledo, F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. A. González, A. W. Guzmán & E. M. Tablada. 1999. *InfoStat*. Versión Beta. Estadística y Biometría, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.
- Gallardo, A. & J. Merino. 1993. Leaf decomposition in two Mediterranean ecosystems of Southwest Spain: influence of substrate quality. *Ecology* 74 (1): 152-161.
- Garnier, E. & G. Laurent. 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytol.* 128: 725-736.
- Grime, J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. J. Wiley & Sons, New York.
- Grime, J. P., J. G. Hodgson & R. Hunt. 1988. *Comparative Plant Ecology*. Unwind Hyman, London.
- Grime, J. P., J. H. C. Cornelissen, K. Thompson & J.

- G. Hodgson. 1996. Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos* 77: 489-494.
- Grime, J. P., K. Thompson, R. Hunt, J. G. Hodgson, J. H. C. Cornelissen, I. H. Rorison, G. A. F. Hendry, T. W. Ashenden, A. P. Askew, S. R. Band, R. E. Booth, C. C. Bossard, B. D. Campbell, J. E. L. Cooper, A. W. Davison, P. L. Gupta, W. Hall, D. W. Hand, M. A. Hannah, S. H. Hillier, D. J. Hodgkinson, A. Jalili, Z. Liu, J. M. L. Mackey, N. Matthews, M. A. Mowforth, R. J. Neal, R. J. Reader, K. Reiling, W. Ross-Fraser, R. E. Spencer, F. Sutton, D. E. Tasker, P. C. Thorpe & J. Whitehouse. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos* 79: 259-281.
- Hendry, G. A. F. & J. P. Grime. 1993. *Methods in Comparative Plant Ecology*. Chapman and Hall, London.
- Hobbie, S. E. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends Ecol. Evol.* 7 (10):336-339.
- Hollander, M. & D. A. Wolfe. 1972. *Non Parametric Statistical Methods*. John Wiley and Sons, New York.
- Killingbeck, K. T. & W. G. Whitford. 1996. High foliar nitrogen in desert shrubs: an important ecosystem trait or defective desert doctrine? *Ecology* 77 (6): 1728-1737.
- Lambers, H. & H. Poorter. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances Ecol. Res.* 23: 188-242.
- Luti, R., M. A. Bertran, F. M. Galera, N. Muller, M. Berzal, M. Nores, M. A. Herrera & J. C. Barrera. 1979. Vegetación, en J. V. Vazquez, R. Miatello & M. Roque (eds.), *Geografía Física de la Provincia de Córdoba*. pp. 297-368. Boldt, Buenos Aires.
- Marascuilo, L. A. & M. McSweeney. 1977. *Nonparametric and Distribution-Free Methods for the Social Sciences*. Cole publishing Company, Brooks.
- McClagherty, C. A., J. Pastor, J. D. Aber & J. M. Melillo. 1985. Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. *Ecology* 66: 266-275.
- Morello, J. 1958. La provincia fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana* 2: 1-155.
- Morello, J., J. Protomastro, L. Sancholuz & C. Blanco. 1985. Estudio macroecológico de los Llanos de La Rioja. *Serie del cincuentenario de la Administración de Parques Nacionales* 5: 1-53.
- Niemann, G. J., J. B. M. Pureveen, G. B. Eijkel, H. Poorter & J. J. Boon. 1992. Differences in relative growth rate in 11 grasses correlate with differences in chemical composition as determined by pyrolysis mass spectrometry. *Oecologia* 89: 567-573.
- Norušis, M. J. 1992. *SPSS for Windows base system user's guide*. Release 5.0. SPSS Inc., Chicago.
- Pérez-Harguindeguy N., S. Díaz, J. H. C. Cornelissen & M. Cabido. 1997. Comparación experimental de la tasa de descomposición foliar potencial de especies vegetales del centro-oeste de Argentina. *Ecol. Austral* 7: 87-94.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, J. H. C. Cornelissen, F. Vendramini, M. Cabido & A. Castellanos. 2000. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Pl. & Soil* 218: 21-30.
- Poorter, H. & E. Garnier. 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components, en F. I. Pugnaire & F. Valladares (eds.), *Handbook of Functional Plant Ecology*. pp. 81-120. Marcel Dekker, New York.
- Reich, P. B., M. B. Walters & D. S. Ellsworth. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecol. Monogr.* 62: 365-392.
- Schulze, E.-D. & H. A. Mooney. 1994. *Biodiversity and Ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin.
- Schlesinger, W. H. 1977. Carbon balance in terrestrial detritus. *Annual Rev. of Ecol. Syst.* 8: 51-81.
- Sprent, J. I. 1987. *The Ecology of the Nitrogen Cycle*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tateno, M. & F. S. III Chapin. 1997. The logic of carbon and nitrogen interactions in terrestrial ecosystems. *Amer. Naturalist* 149: 723-744.
- Thompson, K., J. G. Hodgson, J. P. Grime, I. H. Rorison, S. R. Band & R. E. Spencer. 1993. Ellemberg numbers revisited. *Phytocoenologia* 23: 277-289.
- Thompson, K., J. A. Parkinson, S. R. Band & R. E. Spencer. 1997. A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional flora. *New Phytol.* 136: 679-689.
- Van Arendonk, J. J. C. M. & H. Poorter. 1994. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Pl. Cell Environm.* 17: 963-970.

- Van Arendonk, J. J. C. M., G. J. Niemann, J. J. Boon & H. Lambers. 1997. Effects of nitrogen supply on the anatomy and chemical composition of leaves of four grass species belonging to the genus *Poa*, as determined by image-processing analysis and pyrolysis-mass spectrometry. *Pl. Cell Environm.* 20: 881-897.
- Wardle, D. A., K. I. Bonner & K. S. Nicholson. 1997. Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystems function. *Oikos* 79: 247-258.
- Wardle, D. A., G. M. Barker, K. I. Bonner & K. S. Nicholson. 1998. Can comparative approaches based on plant ecophysiological traits predict the nature of biotic interactions and individual plant species effects in ecosystems? *J. Ecol.* 86: 405-420.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Pl. & Soil* 199: 213-227.
- Wilson, J., K. Thompson & J. G. Hodson. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytol.* 143: 155-162.
- Zuloaga, F. O., E. G. Nicora, Z. E. Rùgolo de Agrasar, O. Morrone, J. Pensiero & A. M. Cialdella. 1994. Catálogo de la Familia Poaceae en la República Argentina. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 47: 1-178.
- Zuloaga, F. O., & O. Morrone. 1996a. Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 60: 1-323.
- Zuloaga, F. O., & O. Morrone. 1996b. Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 74: 1-1269.

Recibido el 13 de abril de 2000;
aceptado el 9 de octubre de 2000.