

ARTICULO INVITADO

¿QUIÉN NECESITA TIPOS FUNCIONALES DE PLANTAS?

SANDRA DÍAZ¹, DIEGO E. GURVICH¹, NATALIA PÉREZ HARGUINDEGUY¹ y
MARCELO CABIDO¹

Summary: Who needs plant functional types? The idea of plant functional types (PFTs) has gained increasing acceptance in the past few years. Here we present a synthesis of the main concepts, tools, and perspectives related to PFTs, and discuss them in relation to other plant classification systems. The PFT approach is based on the use of ecologically meaningful traits, and provides flexible classifications according different scales of analysis and research objectives. PFTs represent a useful approach to the description of functional biodiversity at different spatial scales. They also constitute a promising tool to understand the effects of biodiversity on ecosystem processes. This approach is complementary, rather than opposite, to classic and phylogenetic classifications.

Key words: plant functional types, functional traits, biodiversity, ecosystem processes.

Resumen: El concepto de tipos funcionales de plantas (TFPs) ha ganado creciente aceptación en los últimos años. En este artículo se presenta una síntesis de los principales conceptos, herramientas y aplicaciones que involucra el enfoque de TFPs. También se discute la relación entre TFPs y otros sistemas de clasificación de las plantas. Al contrario de las clasificaciones Linneana y filogenética, el enfoque de TFPs se basa en la utilización de caracteres de significado ecológico y provee clasificaciones flexibles, que varían de acuerdo con al escala de análisis y los objetivos de investigación. El enfoque de TFPs es útil para describir la biodiversidad funcional del mundo vegetal a diferentes escalas espaciales. También ayuda a comprender los efectos de la biodiversidad sobre procesos ecosistémicos. Este enfoque no es contradictorio, sino más bien complementario, de las clasificaciones clásica y filogenética.

Palabras clave: tipos funcionales de plantas (TFPs), caracteres funcionales, biodiversidad, procesos ecosistémicos.

¿QUÉ SON LOS TIPOS FUNCIONALES DE PLANTAS?

En los últimos años, el concepto de tipos funcionales de organismos ha ganado considerable popularidad en el ámbito científico, particularmente dentro de la ecología vegetal. Como suele suceder, este aumento de popularidad ha sido acompañado por una proliferación de definiciones diferentes, a veces contradictorias (Gitay & Noble, 1997; Lavorel & Garnier, 2001). Por ello, es oportuno preguntarse en qué consisten las clasificaciones funcionales y de qué modo se relacionan con las clasificaciones Linneana o filogenética. Una de las definiciones más aceptadas y actualizadas considera a los tipos funcionales de plantas (TFPs) como grupos de plantas, frecuentemente polifiléticos, que presentan respuestas similares al ambiente y producen efectos similares en los principales procesos ecosistémicos, como productividad, ciclado de nutrientes, o transferencia

trófica (Walker, 1992; Gitay & Noble, 1997). En realidad, el sistema taxonómico clásico, si bien muy difundido y extremadamente útil, es sólo un criterio de clasificación posible de los productores primarios. Lo mismo se puede decir de la moderna clasificación filogenética. Desde la antigüedad han existido otros criterios, que se basan sobre todo en la forma y funcionamiento de las estructuras vegetativas, el modo en que adquieren los recursos y cómo los asignan a distintos órganos en función de las condiciones ambientales (Fig. 1). El antecedente más antiguo que se suele mencionar es la clasificación de Teofrasto (300 a. C.), quien clasificó las plantas de la Antigua Grecia en árboles, arbustos y hierbas. Como ejemplos más cercanos, se pueden mencionar el sistema de formas de vida de Raunkiaer (1934) y el de tipos estructurales de Dansereau (1951).

Las clasificaciones funcionales se basan en el hecho que organismos pertenecientes a grupos filogenéticamente distintos que crecen bajo fuerzas selectivas similares tienden a exhibir características morfológicas, anatómicas y fisiológicas similares (Darwin, 1859). Como ejemplos, se pueden citar las plantas con tallos espinosos, suculentos o

¹ Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET - UNC) y FCECFyN, Universidad Nacional de Córdoba, Casilla de Correo 495, 5000 Córdoba, Argentina. e-mail: sdiaz@com.uncor.edu

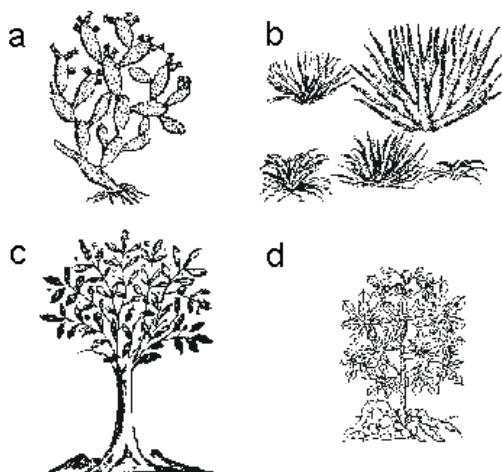


Fig. 1. Plantas con distintas características morfo-funcionales en las ilustraciones de trabajos de prospección botánica en Sudamérica durante el siglo XVIII (tomados de Baucke, 1749; Guevara, 1776 y Sánchez Labrador, 1772). (a) suculenta de tallo ('tuna común'); (b) rosetas de hojas suculentas ('ananas hortense' y "ananas de las selvas"); (c) Arbol perennifolio ('molle'); (d) dicotiledónea herbácea perenne ('mandioca').

semisuculentos, pertenecientes a las familias Cactaceae, Euphorbiaceae, Fouquieriaceae y Asphodelaceae, filogenéticamente y geográficamente distantes, pero sobreviviendo bajo condiciones ambientales relativamente similares. Del mismo modo, plantas con relaciones filogenéticas muy estrechas, pero que se desarrollan en contextos ambientales muy diferentes, pueden en tiempo evolutivo desarrollar características muy diferentes. Son ejemplos los miembros de la familia Fabaceae, que presentan un asombroso espectro morfo-fisiológico, desde hierbas anuales pioneras (p. ej. *Medicago lupulina* L.) hasta árboles tropicales y subtropicales de gran porte y longevidad (p. ej. *Enterolobium contortisiliquum* (Vel.) Morong). Otros ejemplos a mencionar son los géneros *Prosopis* (Fabaceae) en el Hemisferio Sur y *Quercus* (Fagaceae) en el Hemisferio Norte, cuyos miembros muestran enormes variaciones morfológicas y ecofisiológicas que les permiten sobrevivir en una gran diversidad de ambientes.

LA CLASIFICACIÓN FUNCIONAL SE BASA EN CARACTERES CON SIGNIFICADO ECOLÓGICO

La clasificación clásica de tipo Linneano se basa

fundamentalmente en caracteres reproductivos de las plantas debido a su gran estabilidad con relación al contexto ambiental y a ser evolutivamente conservativos (Stuessy, 1990). Más recientemente, la clasificación filogenética amplió el rango a cualquier carácter cuya historia evolutiva pueda rastrearse, sin ningún supuesto subyacente en cuanto a su importancia para la supervivencia de la planta (Hennig, 1966; Judd *et al.*, 1999). La clasificación funcional, en cambio, se basa en caracteres ecológicamente significativos, o sea, relevantes para las relaciones de la planta con su entorno abiótico y biótico. Muchos caracteres vegetativos, desestimados por el enfoque taxonómico tradicional por su escasa constancia ante diferentes contextos ambientales, son considerados los más valiosos para las clasificaciones funcionales, precisamente por su capacidad de reflejar la acción de diferentes presiones selectivas. Algunos ejemplos son el tamaño general de la planta, la arquitectura, el área y consistencia de la hoja, el contenido de nitrógeno y los patrones fenológicos (Díaz & Cabido, 1997; Grime *et al.*, 1997; Lavorel *et al.*, 1997). Es importante destacar que el enfoque funcional también incorpora caracteres reproductivos con implicancia ecológica, como ser el tamaño, forma y persistencia de semillas, los modos de polinización y dispersión predominantes y el esfuerzo reproductivo (Westoby *et al.*, 1992; Díaz & Cabido, 1997; Weiher *et al.*, 1999).

Hay dos formas principales de identificar TFPs sobre la base de caracteres ecológicamente significativos (Díaz & Cabido, 1997). Los métodos *a priori* se basan en un solo carácter o en un grupo muy reducido de caracteres para definir distintos grupos. La definición de los grupos es previa al estudio en cuestión. El ejemplo más conocido es la clasificación en formas de vida de Raunkiaer (1934), cuyo criterio es la posición de las yemas de renuevo durante la estación desfavorable. Otros ejemplos son las distinciones entre gramíneas con metabolismo fotosintético C_3 y C_4 a lo largo de gradientes de temperatura o humedad (Cabido *et al.*, 1997), entre plantas que ante la acción del fuego rebrotan o necesariamente deben recolonizar a partir de semillas (Noble & Slatyer, 1980), o entre gramíneas, especies latifoliadas no leguminosas y leguminosas herbáceas en relación con los procesos que tienen lugar en el suelo (Hooper & Vitousek, 1998).

Los métodos *a posteriori*, en cambio, se basan en la recolección de información sobre una serie de caracteres y la posterior identificación de TFPs a partir

de la consideración simultánea de todos esos caracteres. Los TFPs y los caracteres más relevantes no son definidos antes de iniciar el estudio, sino que surgen como resultado de éste. Ejemplos de este enfoque son los trabajos de Díaz *et al.* (1992) para plantas herbáceas en áreas naturales de pastoreo, los de Golluscio & Sala (1993) para dicotiledóneas herbáceas patagónicas, los de Grime *et al.* (1997) para plantas herbáceas de Inglaterra, los de Lavorel *et al.* (1999) para pastizales mediterráneos y los de Chapin *et al.* (1996) y Díaz & Cabido (1997), para plantas de diferentes formas de vida a lo largo de gradientes regionales en Alaska y en el centro de Argentina, respectivamente.

Un aspecto esencial en la identificación de TFPs, tanto en los enfoques *a priori* cuanto *a posteriori*, es la selección de los caracteres a medir. Los caracteres más valiosos son aquellos relacionados directamente con procesos fisiológicos fundamentales de las plantas y con su relación al medio abiótico y biótico donde viven, como por ejemplo velocidad de crecimiento, asignación de productos de la fotosíntesis a crecimiento o defensa, palatabilidad para herbívoros, velocidad de descomposición, persistencia en el banco de semillas, velocidad de dispersión, o tasa de reclutamiento. No obstante, la medición de estos caracteres bajo condiciones estandarizadas es costosa y técnicamente compleja. Por ello, es poco factible llevarla a cabo para un número alto de especies dentro de un lapso razonable. Frecuentemente, hay un compromiso fundamental entre el significado ecológico y la factibilidad de medición de un carácter (Díaz *et al.*, 2002a). Una de las razones por las cuales el sistema de Raunkiaer o la división en gramíneas, dicotiledóneas herbáceas no leguminosas y leguminosas herbáceas son tan utilizadas, a pesar de su interpretación ecológica a veces dudosa, es su sencillez en términos operativos.

En este sentido, un procedimiento que ha ganado creciente aceptación es la calibración de caracteres (Hodgson *et al.*, 1999; Díaz *et al.*, 2002a). Consiste en identificar (a) caracteres ecológicamente significativos y relativamente fáciles de medir (caracteres ‘blandos’) y (b) caracteres de significado ecofisiológico más directo, pero más difíciles de cuantificar (caracteres ‘duros’). Estos dos grupos de caracteres se miden en un conjunto reducido, pero lo más representativo posible, de especies vegetales. Si estos caracteres presentan asociaciones fuertes y consistentes, entonces se procede a medir los caracteres ‘blandos’ en un alto número de especies,

utilizándolos como indicadores de los caracteres más ‘duros’. Por ejemplo, se ha propuesto que el área foliar específica (área foliar desplegada por unidad de peso seco foliar) y el contenido foliar de agua son buenos indicadores de estrategias de uso de recursos de las plantas (Wilson *et al.*, 1999; Garnier *et al.*, 2001; Vendramini *et al.*, 2002). La forma y sobre todo el tamaño de las semillas son buenos indicadores de su persistencia en el banco del suelo (Thompson *et al.*, 1993; Funes *et al.*, 1999). La altura de las plantas herbáceas es un buen carácter predictivo de su resistencia a la herbivoría por ungulados (Díaz *et al.*, 2001), mientras que la fuerza tensil foliar es un buen carácter predictivo de la calidad nutricional, la palatabilidad para invertebrados y la velocidad de descomposición de las plantas (Pérez Harguindeguy *et al.*, 2000).

LOS TFPs SON DEFINIDOS DE ACUERDO CON EL CONTEXTO DE INVESTIGACIÓN

Los enfoques taxonómico y filogenético producen clasificaciones de los organismos con cierto grado de flexibilidad, que permite su perfeccionamiento con el tiempo. No obstante, aspiran a construir clasificaciones estables y homogéneas. Esto constituye una diferencia fundamental con el enfoque funcional, ya que en éste los organismos no se encuadran en categorías fijas, sino que estas varían dependiendo del contexto de clasificación. Esto es evidente a partir de la definición misma de TFPs, en la que se hace referencia a ‘respuestas similares al ambiente y efectos similares en los principales procesos ecosistémicos’. A qué se considera como un factor ambiental o un proceso ecosistémico clave depende de la escala de análisis y de los objetivos de investigación. Por ello, el hecho de que no puedan identificarse TFPs fijos y netos no es una limitación metodológica, factible de ser superada con el avance de la disciplina. La esencia misma de este sistema es que una clasificación única, universal, adecuada para todas las escalas de análisis y todos los propósitos de investigación, no es deseable, independientemente de su factibilidad (Gitay & Noble, 1997; Lavorel *et al.*, 1997; Díaz *et al.*, 2001).

Por ejemplo, si se trata de identificar TFPs a ser utilizados en la predicción de respuestas de la vegetación a cambios climáticos y biogeoquímicos a es-

cala continental o global, posiblemente se trabaje con caracteres gruesos, como tamaño general de la planta y periodicidad de las hojas, y los tipos definidos sean árboles caducifolios, árboles perennifolios, gramínoides, etc. (Chapin *et al.*, 1996). En cambio, si se trata de identificar la respuesta de diferentes TFPs a distintos regímenes locales de pastoreo y roturación, se preferirán caracteres como hábito de crecimiento, tamaño de semilla, posición de la inflorescencia, modo de dispersión, etc., y se identificarán grupos mucho más detallados (Lavorel *et al.*, 1999). Del mismo modo, la consideración de distintos tipos de metabolismo fotosintético es relevante a la hora de definir TFPs a escala de gradientes climáticos regionales (Cabido *et al.*, 1997), pero de significado ecológico casi nulo si se trata de identificar grupos de respuesta ante diferentes niveles de fertilidad del suelo bajo un clima templado frío (Grime *et al.*, 1997). Otros caracteres adquieren relevancia sólo en ciertos contextos ecológicos y biogeográficos (Díaz *et al.*, 2002b). Por ejemplo, la suculencia y la presencia de espinas tienden a ser mucho más informativas en las floras de los continentes americano y africano (Milton, 1991; Díaz *et al.*, 2002b). La historia de vida anual o perenne de las plantas es un carácter de mucha utilidad diagnóstica para entender las respuestas de la vegetación ante el disturbio en muchas regiones del mundo. No obstante, este carácter resulta muy poco informativo en los pastizales del Medio Oriente, donde la gran mayoría de las especies son anuales (Hadar *et al.*, 1999). La fenología de la floración es un excelente carácter diagnóstico en la identificación de TFPs en el Norte de Europa (Hodgson *et al.*, 1999), pero resulta de poca utilidad en regiones áridas, donde el inicio de la floración puede variar mucho de año en año en función de las precipitaciones.

El enfoque funcional contempla incluso que distintos individuos de una misma especie formen parte de diferentes TFPs. Distintos fenotipos, ecotipos o estadios ontogenéticos dentro de una misma especie pueden presentar respuestas diferentes al ambiente y tener efectos distintos sobre los procesos ecosistémicos. Por ejemplo, la especie *Deyeuxia hieronymi* (Hack.) Turpe es una gramínea que en situaciones libres de pastoreo o fuego forma matas altas y densas, mientras que bajo pastoreo intenso forma un césped bajo. Ambas formas tienen efectos muy diferentes sobre la capacidad de carga para herbívoros, los procesos de descomposición y la diver-

sidad de artrópodos (Díaz *et al.*, 1999). *Ficus pertusa* L.f. es una higuera estranguladora que en las primeras etapas de su vida se comporta como epífita para luego establecer conexiones radicales permanentes con el suelo, y eventualmente transformarse en árbol (Holbrook & Putz, 1996). Ambas formas tendrían efectos muy diferentes sobre el balance hídrico del ecosistema.

¿PARA QUÉ Y POR QUÉ USAR EL ENFOQUE DE TFPs?

El enfoque de TFPs puede resultar más sencillo que el enfoque taxonómico en algunas ocasiones. Por ejemplo, permite comparar floras y comunidades con pocas semejanzas taxonómicas o filogenéticas. También permite resumir la enorme diversidad de especies que existen en los sistemas naturales en un número menor de grupos con comportamiento más o menos predecible ante determinados factores. Esto es particularmente útil en aquellos casos donde es preciso obtener información básica en poco tiempo, por ejemplo en el caso de floras amenazadas y a la vez poco conocidas.

En otras ocasiones, sin embargo, el enfoque de TFPs puede resultar extremadamente laborioso. ¿Por qué se justifica, entonces, particularmente en el caso de regiones cuya flora y vegetación son bien conocidas? La principal razón es que el enfoque funcional permite entender las relaciones entre biodiversidad, factores abióticos y procesos ecosistémicos de un modo tal que las clasificaciones taxonómica clásica y filogenética, por sí solas, no pueden. Hay creciente consenso en que el número de especies es sólo uno de los componentes de la biodiversidad de un área. La biodiversidad funcional, o sea el tipo y rango de caracteres funcionales presentes, es considerada más importante que el número de especies *per se* para la determinación de los procesos ecosistémicos (Chapin *et al.*, 2000; Díaz & Cabido, 2001). El tipo de caracteres morfofuncionales que presentan las plantas más abundantes en un área no sólo muestran claramente cuáles son los factores selectivos más importantes (disponibilidad de agua, temperatura, herbivoría, eutroficación, etc.), sino que determinan fuertemente la magnitud, tasa y dirección de los procesos ecosistémicos (Hobbie, 1992; Aerts, 1995; Jones &

Lawton, 1995; Grime, 1998; Aerts & Chapin, 2000). Por ejemplo, la velocidad de crecimiento, el contenido de nutrientes y la periodicidad de las hojas de las especies dominantes influyen directamente sobre la productividad primaria, capacidad de carga para herbívoros y ciclado de nutrientes de un ecosistema. La longevidad, el crecimiento secundario y la densidad de leño de las especies dominantes determinan su capacidad de secuestro de carbono fuera de la atmósfera. La persistencia de las semillas en el suelo, la capacidad de rebrote y la historia de vida de las especies presentes afecta su resiliencia ante perturbaciones. Este tipo de información, que en gran medida escapa a los enfoques taxonómico o cladístico, constituye la materia prima del enfoque de TFPs.

Esto en absoluto implica que el enfoque de TFPs puede reemplazar a otros sistemas de clasificación. Por el contrario, los tres enfoques son complementarios ante el desafío que representa la devastadora pérdida de biodiversidad a escala planetaria (Chapin *et al.*, 2000; Sala *et al.*, 2000). En este momento, el enfoque taxonómico clásico posee las mejores herramientas para catalogar la enorme riqueza genética del planeta y es irremplazable como lengua franca entre distintos grupos de investigación. El enfoque cladístico ayuda a comprender cómo se originó esa biodiversidad. El enfoque de TFPs no es bueno para la catalogación estandarizada ni provee información sobre cómo evolucionaron los distintos síndromes de caracteres que aparecen en el presente. Sin embargo, es el que posee las mejores herramientas para entender cómo las especies reaccionan ante cambios en el clima y en el uso de la tierra y cómo la biodiversidad afecta los procesos ecosistémicos y los bienes y servicios que las sociedades humanas obtienen de ellos. Los desafíos presentes, más allá de las controversias, requieren de la convergencia de los tres enfoques.

AGRADECIMIENTOS

Los trabajos de investigación que llevaron a la elaboración de este artículo han sido financiados por Darwin Initiative (DEFRA-UK), FONCyT, Fundación Antorchas, Agencia Córdoba Ciencia, SE, IAI, CONICET, SECyT-UNC, la Unión Europea y el Consejo Británico. D. Abal-Solís colaboró en la elaboración de la figura.

BIBLIOGRAFÍA

- AERTS, R. 1995. The advantages of being evergreen. *Trends Ecol. Evol.* 10: 402-407.
- AERTS, R. & F. S. CHAPIN III. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Adv. Ecol. Res.* 30: 1-67.
- BAUCKE, F. 1749. *Hacia allá y para acá; una estada entre los indios mocobíes*. Trad. Cast. E. Wernicke. Tucumán-Buenos Aires.
- CABIDO, M., ATECA, N., ASTEGIANO, M. E. & A. M. ANTON. 1997. Distribution of C₃ and C₄ grasses along an altitudinal gradient in Central Argentina. *J. Biogeogr.* 24: 197-204.
- CHAPIN, F. S. III, BRET-HARTE, M. S., HOBBIE, S. E. & H. ZHONG. 1996. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *J. Veg. Sci.* 7: 347-358.
- CHAPIN, F. S. III, ZAVALA, E. S., EVINER, V. T., NAYLOR, R., VITOUSEK, P. R., REYNOLDS, H. L., HOOPER, D. U., LAVOREL, S., SALA, O. E., HOBBIE, S. E., MACK, M. C. & S. DÍAZ. 2000. Functional and societal consequences of changing biotic diversity. *Nature* 405: 234-242.
- DANSEREAU, P. 1951. Description and recording of vegetation upon structural basis. *Ecology* 32: 172-229.
- DARWIN, C. 1859. *The origin of species by means of natural selection*. Random House, New York.
- DÍAZ, S., ACOSTA, A. & 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.
- DÍAZ, S., CABIDO, M., ZAK, M., MARTÍNEZ-CARRETERO, E. & J. ARANÍBAR. 1999. Plant functional traits, ecosystem structure, and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *J. Veg. Sci.* 10: 651-660.
- DÍAZ, S., NOY-MEIR, I. & M. CABIDO. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *J. App. Ecol.* 38: 487-508.
- DÍAZ, S. & M. CABIDO. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem functioning. *Trends Ecol. Evol.* 16: 646-655.
- DÍAZ, S., BRISKE, D. D. & S. MCINTYRE. 2002a. Range management and plant functional types. In: GRICE, A. C. & K. C. HODGKINSON (eds.) *Global Rangelands: Progress and Prospects*, p. 81-100. CABI, Wallingford.
- DÍAZ, S., MCINTYRE, S., LAVOREL, S. & J. PAUSAS. 2002b. Does hairiness matter in Harare? - Global comparisons of plant trait responses to disturbance. *New Phytol.* 154: 7-9.
- FUNES, G., BASCONCELO, S., DIAZ, S. & M. CABIDO. 1999. Seed size and shape predict seed persistence in the soil bank in grasslands of central Argentina. *Seed Sci. Res.* 9: 341-345.

- GARNIER, E., LAURENT, G., BELLMANN, A., DEBAIN, S., BERTHELIER, P., DUCOUT, B., ROUMET, C. & M.-L. NAVAS. 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytol.* 152: 69-83.
- GITAY, H. & I. R. NOBLE. 1997. What are plant functional types and how should we seek them? In SMITH, T.M. SHUGART, H. H. & F. I. WOODWARD (eds), *Plant Functional Types*, pp 3-19. University Press, Cambridge.
- GOLLUSCIO, R. & O.E. SALA. 1993. Plant functional types and ecological strategies in Patagonian forbs. *J. Veg. Sci.* 4: 839-846.
- GRIME, J. P., THOMPSON, K., HUNT, R., HODGSON, J. G., CORNELISSEN, J. H. C., RORISON, I. H., HENDRY, G. A. F., ASHENDEN, T. W., ASKEW, A. P., BAND, S. R., BOOTH, R. E., BOSSARD, C. C., CAMPBELL, B. D., COOPER, J. E. L., DAVIDSON, A. W., GUPTA, P. L., HALL, W., HAND, D. W., HANNAH, M. A., HILLIER, S. H., HODKINSON, D. J., JALILI, A., LIU, Z., MACKEY, J. M. L., MATTHEWS, N., MOWFORTH, M. A., NEAL, R. J., READER, R. J., REILING, K., ROSS-FRASER, W., SPENCER, R. E., SUTTON, F., TASKER, D. E., THORPE, P. C. & J. WHITEHOUSE. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos* 79: 259-281.
- GRIME, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.* 86: 901-910.
- GUEVARA, P. 1766. Historia del Paraguay, Río de la Plata y Tucumán. Libro 1, Parte 2. En *Colección de obras y documentos relativos a la historia antigua y moderna de las provincias del Río de la Plata* (1900), tomo 2. p. 61.
- HADAR, L., NOY-MEIR, I. & A. PEREVOLOTSKY. 1999. The effect of shrub clearing and intensive grazing on the composition of a Mediterranean plant community at the functional group and the species level. *J. Veg. Sci.* 10: 673-682.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. 3rd edition. University of Illinois Press, Illinois.
- HOBBIE, S. E. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends Ecol. Evol.* 7: 336-339.
- HODGSON, J.G., WILSON, P.J., HUNT, R., GRIME, J.P. & K. THOMPSON. 1999. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 85: 282-294.
- HOLBROOK, N. M. & F. E. PUTZ. 1996. Water relations of epiphytic and terrestrially-rooted strangler figs in a Venezuelan palm savanna. *Oecologia* 106: 424-431.
- HOOPER, D. U. & P. M. VITOUSEK. 1997. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecol. Monog.* 68: 121-149.
- JONES, C. G. & J. H. LAWTON. 1995. *Linking Species and Ecosystems*. Chapman & Hall, London.
- JUDD, W. S., CAMPBELL, C. S., KELLOGG, E. A. & P. F. STEVENS. 1999. *Plant Systematics*. Sinauer Associates, Massachusetts.
- LAVOREL, S., MCINTYRE, S., LANDSBER, G. J. & T.D.A. FORBES. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.* 12: 474-478.
- LAVOREL, S. & E. GARNIER. 2001. Aardvarck to Zyzyxia - functional groups across kingdoms. *New Phytol.* 149: 360-364.
- LAVOREL, S., MCINTYRE, S. & K. GRIGULIS. 1999. Response to disturbance in a Mediterranean annual grassland: how many functional groups? *J. Veg. Sci.* 10: 661-672.
- MILTON. S. J. 1991. Plant spiniscence in arid southern Africa: does moisture mediate selection by mammals? *Oecologia* 87: 279-287.
- NOBLE, I. R. & R. O. SLATYER. 1980 The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5-21.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, S., DÍAZ, S., CORNELISSEN, J. H. C., VENDRAMINI, F., CABIDO, M. & 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.
- RAUNKIAER, C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*; being the collected papers of Raunkiaer, C. translated into English by Carter, H.G., Tansley, A.G. & Miss Fansboll. Clarendon Press, Oxford.
- SALA, O. E., CHAPIN, F. S. III, ARMESTO, J., BERLOW, J., EBLOOMFIELD, J., DIRZO, R., HUBER-SANWALD, E., HUENNEKE, L. F., JACKSON, R. B., KINZIG, A., LEEMANS, R., LODGE, D. M., MOONEY, H. A., OESTERHELD, M., POFF, N. L., SYKES, M. T., WALKER, B. H., WALKER, M. & D. H. WALL. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287:1770-1774.
- SÁNCHEZ LABRADOR, J. 1772. Paraguay católico en sus principales provincias. En: *La enciclopedia rioplatense de J. Sánchez Labrador* (1936). Viau y Zona Editores, Buenos Aires.
- STUESSY, T. F. 1990. *Plant Taxonomy*. Columbia, New York.
- THOMPSON, K., BAND, S. R. & J. G. HODGSON. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Func. Ecol.* 7: 236-241.
- VENDRAMINI, F., DÍAZ, S., GURVICH, D.E., WILSON, P. J., THOMPSON, K. & J. G. HODGSON. 2002. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytol.* 154: 147-158.
- WALKER, B.H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conserv. Biol.* 6: 18-23.
- WEIHER, E., VAN DER WERF, A., THOMPSON, K., RODERICK, M., GARNIER, E., & O. ERIKSSON. 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *J. Veg. Sci.* 10: 609-620.
- WESTOBY, M., JURADO, E. & M. R. LEISHMAN. 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size. *Trends Ecol. Evol.* 7: 368-372.
- WILSON, J., THOMPSON, K. & J. G. HODGSON. 1999. Specific Leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytol.* 143: 155-162.

Recibido el 3 de Mayo de 2002, aceptado el 10 de Junio de 2002.