

Tolerancia a diferentes condiciones controladas de irrigación en plántulas de especies leñosas, en relación con su distribución en el Chaco Oriental, Argentina

Tolerance to different controlled irrigation conditions in woody species seedlings, in relation to their distribution in the eastern Chaco, Argentina

María Belén Sender ^{a*}, Virginia Y Mogni ^{a,b}, Ignacio M Barberis ^{a,b}, Darién E Prado ^{a,b}

*Autor de correspondencia: ^a Universidad Nacional de Rosario, Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Biología, Campo Experimental José Villarino, CC 14, 2125, Zavalla, Santa Fe, Argentina, tel.: +54-0341-4970080, msender@unr.edu.ar.com

^b IICAR CONICET-UNR, CC 14, 2125, Zavalla, Santa Fe, Argentina, dprado@unr.edu.ar, virginia.mogni@unr.edu.ar, ibarberi@unr.edu.ar

SUMMARY

The eastern Formosa forests of Argentina, belonging to Eastern Chaco District, are distributed following a gradient from the watercourse levee where the 'Bosque Ribereño' is placed, through an intermediate zone where the so-called 'Bosque Transicional' develops, up to the topographically lower zone where the 'Monte Fuerte' forest is located. It has been postulated that the distribution of woody species amongst these three types of forests could be explained by their ability to survive to different stress conditions of water availability. In such context, it is proposed that, to the seedling status, that capacity could differ between species belonging to these forests, related to the topographic height of them. The tolerance to 'restricted watering' and 'flooding' controlled conditions in seedlings of eight selected woody species, (*Peltophorum dubium*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Gleditsia amorphoides*, *Microlobius foetidus*, *Diplokeleba floribunda*, *Caesalpinia paraguariensis*, *Prosopis nigra* and *Schinopsis balansae*) belonging to the three forest types, was experimentally evaluated in this contribution. The results showed that the seedlings of all species were less tolerant to flooding prolonged conditions than to the 'drought' (restricted watering) level applied. None of them was affected in terms of growth under the 'restricted watering' treatment. In this way, the hypothesis could not be validated, nevertheless it is considered that such answer could be related to the fact these woody species usually thrive in the Seasonally Dry Tropical Forests domain.

Key words: forest, eastern Chaco, flood, restricted watering, tolerance.

RESUMEN

Los bosques ubicados en el sector este de la provincia de Formosa (Argentina), pertenecientes al Distrito del Chaco Oriental, se distribuyen desde el borde del albardón del curso de agua, donde se encuentra el llamado 'Bosque Ribereño', atravesando zonas intermedias en que se desarrolla el 'Bosque Transicional', hasta la parte topográficamente más baja donde se encuentra el denominado 'Monte Fuerte'. Se considera que la distribución de especies en los tres tipos de bosques podría estar explicada por la capacidad de las plantas para sobrevivir a diferentes condiciones de disponibilidad hídrica; y, en tal contexto, se propone que, al estado de plántula, dicha capacidad podría diferir entre especies pertenecientes a esos bosques, y estar en relación a la altura topográfica de los mismos. En este trabajo se evaluó experimentalmente la tolerancia de plántulas de ocho especies leñosas pertenecientes a dichos bosques (*Peltophorum dubium*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Gleditsia amorphoides*, *Microlobius foetidus*, *Diplokeleba floribunda*, *Caesalpinia paraguariensis*, *Prosopis nigra* y *Schinopsis balansae*) a condiciones controladas de irrigación (anoxia y restricción hídrica) durante 110 días. Se encontró que las plántulas de todas las especies resultaron menos tolerantes a las condiciones de anoxia prolongada que al nivel de restricción hídrica implementado. Ninguna de ellas vio afectado su crecimiento en el tratamiento 'restricción hídrica'. De esta manera no pudo validarse la hipótesis planteada, pero se considera que tal respuesta podría relacionarse con la pertenencia de varias de las especies estudiadas a bosques que, por su composición florística y distribución geográfica, corresponden al dominio de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales.

Palabras clave: bosques, Chaco Oriental, inundación, restricción hídrica, tolerancia.

INTRODUCCIÓN

Los ambientes naturales presentan heterogeneidad a diferentes escalas, tanto espaciales como temporales, y los organismos que viven en ellos deben desarrollar estrate-

gias para sobrellevar tales condiciones. Para hacer frente a las condiciones de estrés, las plantas emplean estrategias a nivel morfológico y fisiológico que le otorgan plasticidad, y desarrollan caracteres que permanecerán en ellas como pre-adaptaciones a potenciales condiciones de estrés (Slot

y Poorter 2007, Maseda y Fernández 2016). La tolerancia a diferentes tipos de estrés abiótico y la plasticidad fenotípica, entendida como la capacidad de un genotipo dado de transformar su fenotipo bajo diferentes condiciones ambientales, son particularmente importantes para entender los patrones de distribución de los organismos sésiles (Laanisto y Niinemets 2015). La amplitud ecológica de las especies puede ser parcialmente explicada por su capacidad de expresar plasticidad como respuesta al ambiente, y se ha demostrado que la plasticidad de las plantas ante condiciones ambientales adversas puede ser analizada por medio de diferentes parámetros de crecimiento, adaptaciones morfológicas y cambios en el funcionamiento fisiológico (Sack 2004).

Existen numerosas evidencias de que la disponibilidad hídrica juega un rol fundamental en las características morfológicas de las plantas (Slot y Poorter 2007, Engelbrecht *et al.* 2007, Maseda y Fernández 2016, Pineda-García *et al.* 2016), de manera que la respuesta de las mismas ante cambios en las condiciones hídricas puede ser evaluada a partir de modificaciones en los parámetros de crecimiento. Se han realizado numerosos experimentos en los cuales las plántulas son expuestas a tratamientos de bajos o altos niveles de disponibilidad de agua (Sack 2004, Parolin 2010, Pineda-García *et al.* 2016), para evaluar de qué modo las especies se distribuyen en micrositios que difieren marcadamente en la disponibilidad hídrica. Las especies leñosas son usualmente clasificadas como pertenecientes a bosques secos o a húmedos, pero en realidad sus capacidades para tolerar déficits hídricos varían a lo largo de un gradiente ambiental, por lo cual la distribución de estas especies también varía a lo largo de dichos gradientes (Engelbrecht *et al.* 2007, Balvanera *et al.* 2011, Pineda-García *et al.* 2016).

En el sector este de la provincia fitogeográfica del Chaco (Prado 1993), en Argentina, las condiciones climáticas y las características edáficas de las zonas topográficamente más bajas determinan la existencia de ambientes sometidos a situaciones hídricas contrastantes en diferentes épocas del año. Los bosques pertenecientes al Distrito del Chaco Oriental (*sensu* Cabrera 1971), también llamado Chaco Húmedo, se ven afectados por un gradiente climático, hídrico, edáfico y geomorfológico (Morello y Adámoli 1974) que determina una alta heterogeneidad florística y fisonómica y a la vez establece un ordenamiento de las comunidades a lo largo de dicho gradiente (Placci 1995). Por su parte, Lewis (1991) estableció que las comunidades leñosas del Chaco Oriental se distribuyen en función de condiciones de humedad y salinidad del suelo, correlacionadas con la posición topográfica. De esta manera, la comunidad denominada ‘algarrobal’ (*sensu* Lewis 1991, dominada por especies del género *Prosopis* L.) se ubica en la parte más baja del gradiente, contigua al pastizal (que a su vez suele rodear un cuerpo de agua somero), y es un bosque muy abierto y homogéneo, mientras que el ‘quebrachal’ de *Schinopsis balansae* Engl. se ubica en zo-

nas intermedias, pero más elevadas que el anterior (Prado 1993, Maturo 2009). Finalmente, el llamado ‘bosque transicional’ está situado en la parte topográficamente más alta (Maturo 2009), presentando los dos últimos una mayor heterogeneidad interna. Sumado a esto, Prado (1993) postula que los ‘quebrachales’ prosperan sobre suelos bajos anegables y alcalinos, mientras que los Bosques Transicionales Austro-Brasileños (Prado 1993, Placci 1995; similar al ‘bosque transicional’ antes mencionado) se sitúan en posiciones más elevadas y suelos más evolucionados (figura 1). Por lo tanto, la distribución de las especies en los diferentes tipos de ambientes del Chaco Oriental podría estar explicada por la capacidad diferencial de las plantas para sobrellevar tales condiciones ambientales. La existencia de comunidades vegetales particulares que soportan condiciones extremas de inundación o sequía se asemeja a la situación de los Bosques Neotropicales Estacionalmente Secos (o “Bosques Secos Estacionales”), que se distribuyen de manera fragmentada desde México hasta Argentina (Pennington *et al.* 2000), en los cuales las precipitaciones anuales pueden llegar hasta 1500 mm, pero que incluyen un período de 3 a 6 meses de escasos a nulos aportes hídricos (Pennington *et al.* 2000, Dryflor 2016).

Debido a que estos ambientes se encuentran espacialmente muy cerca unos de otros, se piensa que la distribución de propágulos no sería un factor limitante en el desarrollo de las comunidades vegetales, por lo que debería existir otro factor ambiental influyendo en el establecimiento y desarrollo de las especies. La influencia de los filtros ambientales sobre la selección de las especies en cada ambiente podría estar presente en distintas etapas del ciclo de vida de la planta, pero posiblemente los primeros estadios (plántula), serían los más sensibles a las condiciones hídricas limitantes (Poorter y Markesteijn 2008).

En tal contexto, el presente estudio se propone evaluar la supervivencia, crecimiento y asignación de biomasa, para plántulas de ocho especies leñosas del Chaco Oriental, bajo condiciones controladas de ‘restricción hídrica’ e ‘inundación’. Se propone como hipótesis, que la tolerancia de las plántulas de dichas especies a condiciones hídricas contrastantes se relaciona con su pertenencia a los diferentes ambientes del Chaco Oriental, y se predice que tal tolerancia será mayor en las plántulas de las especies pertenecientes a bosques de posiciones topográficas más bajas, debido a que se encuentran naturalmente sometidos a condiciones estacionales de restricción hídrica y anegamiento.

MÉTODOS

Al sudeste de la provincia de Formosa, dentro de la unidad biogeográfica del Chaco argentino (Cabrera 1971, Prado 1993; ver además ‘Unidad 15’ de Oyarzabal *et al.* 2018), se encuentra la Reserva Natural El Bagual (REB, 26°10’53”S y 58°56’39”W, 68 m s.n.m.), en la cual se llevó a cabo el estudio. Está compuesta por un mosaico

de ambientes, entre los que se encuentran bosques, arbustales, pastizales, sabanas y humedales, que se distinguen en 11 unidades fisonómicas o unidades ambientales, que representan en parte la heterogeneidad de la subregión del Chaco Oriental (Maturó *et al.* 2005).

Las comunidades boscosas presentes en la Reserva son diferenciables por su fisonomía y composición florística, y se distribuyen en forma continua desde el borde del albardón del curso de agua, donde se encuentra el llamado ‘Bosque Ribereño’ (BR), desarrollándose en la zona intermedia un ‘Bosque Transicional’ (BT), hasta la parte topográficamente más baja con el denominado ‘Quebrachal’, también llamado ‘Monte Fuerte’ (MF) (Maturó *et al.* 2005; figura 1). Las dos primeras comunidades pueden agruparse dentro del linaje Transicional-Austro-Brasileño (Prado 1993), mientras que las especies del ‘Monte Fuerte’ corresponden al linaje chaqueño en sentido estricto (Prado 1993), aunque todos son considerados Bosques Subtropicales, debido a las condiciones climáticas bajo las cuales se encuentran. El Bosque Ribereño y el Bosque Transicional tienen mayor número de especies leñosas que el Monte Fuerte (Placci 1995, Maturó *et al.* 2005, Maturó 2009). Este último desarrolla en áreas más bajas, susceptibles a inundación en la estación lluviosa y con baja capacidad de drenaje, lo que genera condiciones temporales de anoxia por anegamiento, y posterior sequía por impermeabilidad del suelo (Placci 1995).

Para este estudio se seleccionaron ocho especies leñosas pertenecientes a los tres tipos de bosques mencionados previamente. En la REB se colectaron semillas de las mismas en la época de fructificación correspondiente (Sender 2012), en los años 2007 y 2008. Se trata de los árboles *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub., *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong, *Gleditsia amorphoides* Taub.,

Microlobius foetidus (Jacq.) M. Sousa *et G.* Andrade, *Diplokeleba floribunda* N.E.Br., *Caesalpinia paraguariensis* (D. Parodi) Burkart, *Prosopis nigra* Hieron. y *Schinopsis balansae* Engl. (cuadro 1).

En abril de 2008, las semillas se sembraron en contenedores ‘plugs’ (*i.e.* planchas multimacetas de pequeño volumen) con una mezcla de tierra, perlita y turba (sustrato comercial profesional de siembra y repique Bertinat®). Cuando las plántulas tuvieron entre dos y cinco hojas verdaderas desarrolladas (aproximadamente al mes desde su siembra) se trasplantaron a macetas plásticas de tres litros de capacidad con una mezcla de tierra negra preparada (60 % tierra negra, 20 % abono animal estacionado, 10 % material orgánico vegetal, 10 % perlita), según fórmula comercial Bertinat® ‘Tierra negra mejorada’. En los siguientes tres meses las plántulas fueron controladas diariamente y regadas cuando fuera necesario. Las plantas se desarrollaron dentro de un invernáculo vidriado y calefaccionado a temperatura superior a 10 °C, ubicado en la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Rosario (Zavalla, Argentina).

En noviembre de 2008, se seleccionaron 32 plántulas de tamaño similar, correspondientes a cada especie en estudio. Para cada individuo se registró su altura y el número de hojas, y se midió el ancho y largo de cada una de ellas, o de cada uno de sus folíolos o foliolulos en caso de ser hojas compuestas. Se cosecharon ocho plántulas de cada especie, seleccionadas al azar; se les registró el área foliar (LI-3100 Area Meter, LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, USA) y el peso seco de sus hojas, tallos y raíces (balanza electrónica, Scaltec Instruments, Heilingen Stadt, SBA 52, Alemania). Esta información se utilizó como base para estimar el área foliar de las otras 24 plántulas de cada especie que fueron sometidas a experimentación.

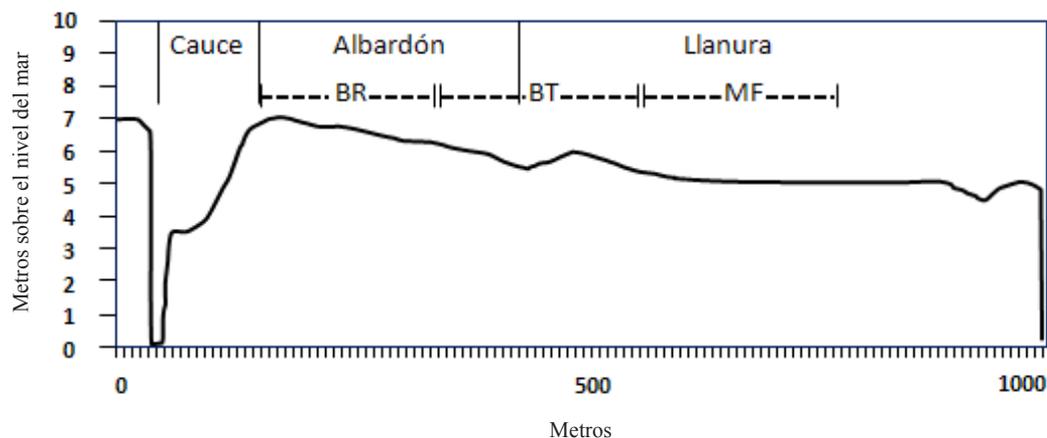


Figura 1. Vista transversal de la topografía típica en el Chaco Húmedo. Esquema de ubicación de cada tipo de bosque (BR: Bosque Ribereño, BT: Bosque Transicional, MF: Monte Fuerte) dentro de la microtopografía del Chaco Húmedo formoseño (modificado de Placci 1995).

Scheme location of each forest type (BR: Bosque Ribereño, BT: Bosque Transicional, MF: Monte Fuerte) in relation to the microtopography of the Formosa Humid Chaco (modified Placci 1995).

Cuadro 1. Lista de las especies del Chaco Oriental empleadas en el experimento, y características de las semillas.

List of Chaco Oriental species used in the experiment and seed characteristics.

Especie	Familia	Peso de 100 semillas (g)		Largo de semilla (cm)		Ancho de semilla (cm)	
		promedio	desvío	promedio	desvío	promedio	desvío
<i>Peltophorum dubium</i>	<i>Fabaceae</i>	3,95	0,14	0,85	0,07	0,42	0,04
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	<i>Fabaceae</i>	21,75	0,57	1,19	0,10	0,61	0,07
<i>Gleditsia amorphoides</i>	<i>Fabaceae</i>	23,10	1,01	0,97	0,05	0,58	0,06
<i>Microlobius foetidus</i>	<i>Fabaceae</i>	4,70	0,08	0,61	0,07	0,55	0,07
<i>Diplokeleba floribunda</i>	<i>Sapindaceae</i>	3,20	0,28	2,57	0,13	0,79	0,08
<i>Caesalpinia paraguariensis</i>	<i>Fabaceae</i>	7,27	0,14	0,63	0,05	0,48	0,06
<i>Prosopis nigra</i>	<i>Fabaceae</i>	2,76	0,06	0,56	0,05	0,37	0,05
<i>Schinopsis balansae</i>	<i>Anacardiaceae</i>	5,70	0,14	0,99	0,10	0,73	0,10

Las semillas fueron caracterizadas morfológicamente (ancho y largo de 10 semillas) y pesadas cada 100 unidades (10 repeticiones).
 Seeds were morphologically characterized (width and length of 10 seeds) and weighed every 100 units (10 replicates).

Asignación de las plántulas a los tratamientos. Se asignaron al azar ocho individuos de cada especie a los siguientes tratamientos: a) ‘restricción hídrica’, b) capacidad de campo (utilizada como ‘control’) y c) ‘inundación’. Para *S. balansae*, solo se pudieron obtener cinco ejemplares por tratamiento (Sender 2012). El experimento se llevó a cabo en invernáculo, al que se le colocó una media sombra en el techo vidriado durante los meses de experimentación (noviembre, diciembre, enero y febrero) a fin de simular las condiciones del sotobosque natural en cuanto a la condición lumínica. Al inicio del experimento se constató mediante ANDEVA (InfoStat 2004) que no existieran diferencias significativas en altura y área foliar de las plántulas asignadas a los distintos tratamientos (Sender 2012).

En el tratamiento ‘restricción hídrica’ las plántulas fueron mantenidas por debajo del 50 % de la capacidad de campo (método adaptado de Sack 2004), definida dicha condición como el contenido de agua que es capaz de retener el suelo luego de haber sido saturado de agua y dejado drenar libremente, evitando pérdida por evapotranspiración, hasta que el potencial hídrico del suelo se estabilice. Para ello, una maceta de cada especie fue pesada cada dos días y se calculó la cantidad de agua que cada especie necesitaba para alcanzar el 50 % de la capacidad de campo. A tales fines, antes del comienzo del experimento, tres macetas con tierra fueron llevadas a condición de capacidad de campo, se registró su peso (balanza electrónica Kretz, peso máximo = 15 kg, precisión = 5 g), y luego fueron secadas en estufa a 80 °C durante 72 h, para poder registrar su peso seco. Por diferencia de pesos, se obtuvo un valor promedio de la cantidad de agua contenida en dichas macetas a capacidad de campo y, luego por estimación, al 50 % de dicha condición. Al comienzo del experimento, todas las macetas de los tratamientos ‘restricción hídrica’ y ‘control’ fueron pesadas en condiciones de capacidad de cam-

po. Con dichos pesos se confeccionaron ecuaciones que, a partir del peso de la maceta en tratamiento y de la cantidad promedio de agua que contiene una maceta en condiciones de capacidad de campo, permitieron obtener la cantidad de agua necesaria para llevar a cada maceta a la condición del tratamiento ‘restricción hídrica’, lo que representó el 85 % del peso de una maceta a capacidad de campo. Este procedimiento se realizó cada dos días, donde una maceta por especie, en los tratamientos ‘restricción hídrica’ y ‘control’, fue pesada y se calculó el agua faltante. Teniendo en cuenta el peso inicial de todas las macetas a capacidad de campo, se realizaron los cálculos correspondientes y se le administró proporcionalmente el agua necesaria al resto de las plántulas de la misma especie en tratamiento, registrando su peso nuevamente luego del riego. En el tratamiento ‘control’, las plantas se colocaron en macetas perforadas de modo tal que el agua de riego ocupara los poros vacíos y el sobrante escurriera fuera de la maceta. Para mantener la condición de capacidad de campo, las plantas fueron regadas y pesadas cada dos días, con la cantidad de agua suficiente hasta que el sobrante escurriera por el fondo de la maceta. En el tratamiento ‘inundación’ las macetas fueron mantenidas en condiciones de anoxia permanente, para lo cual las plantas se colocaron en macetas selladas y se regaron diariamente para mantener una película de agua sobre la superficie de la tierra.

Evaluación de la respuesta a los tratamientos. Durante los 110 días que duró el experimento, se midió mensualmente la altura, y quincenalmente se registró la supervivencia de las plántulas (una plántula fue considerada ‘muerta’ cuando no se observó actividad en sus yemas, o cuando los tejidos aéreos presentes perdieron la coloración verde). Al finalizar el experimento, en febrero de 2009, las plántulas fueron cosechadas y separadas en hojas, tallo y raíz, se

midió el área foliar de cada plántula y la longitud del eje principal y ramificaciones. El material vegetal cosechado se secó en estufa a 60 °C durante 48-72 h y luego se registró el peso seco de cada parte de la plántula.

Cálculo del 'índice topográfico' para cada especie. Con el objeto de presentar a las especies de forma tal que coincidiera con el gradiente topográfico de su distribución en el campo, para cada especie se calculó un valor de "índice topográfico" (IT). Este se utiliza para calcular el grado de pertenencia de una especie a un tipo de bosque, y como resultado se obtiene un valor porcentual, donde el valor 100 indica una total exclusividad de la especie en el bosque considerado, y el valor 0 la ausencia absoluta (Sender 2012). El cálculo (modificado de: 'índice de sequía', Poorter y Markesteijn 2008) se realizó a partir de la densidad de árboles por hectárea de cada especie en cada tipo de bosque (disponible en Maturó 2009). A partir de la aplicación del índice topográfico se obtuvo la distribución de las especies, desde mayor a menor altura topográfica (*P. dubium*, *E. contortisiliquum*, *G. amorphoides*, *M. foetidus*, *D. floribunda*, *C. paraguayensis*, *P. nigra* y *S. balansae*, cuadro 2).

Análisis de datos. Para cada especie en cada tratamiento se estimó el porcentaje de supervivencia. Para establecer si existía asociación entre el nivel de tolerancia de cada especie a la 'restricción hídrica' e 'inundación' y su ubicación

en el gradiente topográfico, se realizó un análisis de correlación de Spearman (InfoStat 2004) con los valores de índices topográficos obtenidos y los valores de tolerancia promedio a los tratamientos, por especie y para cada variable.

Para evaluar la respuesta de cada especie a los tratamientos aplicados, se consideraron las siguientes variables: a) altura (cm); b) área foliar (cm²); c) biomasa total (g); d) asignación de biomasa en hojas (LMF= g lámina/g total), en tallo (SMF= g tallo/g total) y en raíces (RMF=g raíz/g total); e) tasa de crecimiento relativo en altura {TCRA = (ln de la altura final – ln de la altura inicial) / tiempo, [TCRA = cm. cm⁻¹. día⁻¹]}; f) área foliar específica (SLA= cm² lámina/g lámina); g) relación de área foliar (LAR = cm² lámina/g planta) (Poorter y Nagel 2000).

Algunas variables, como la tasa de crecimiento relativo (TCRA), el área foliar total y la biomasa, aportan información directamente relacionada con el crecimiento de la planta. Otras variables, como las asignaciones de biomasa (LMF, SMF, RMF), el área foliar específica (SLA) y la relación de área foliar (LAR) aportan información sobre la partición de biomasa entre distintos componentes (raíz, tallo y hojas) cuando las plantas están expuestas a condiciones desfavorables. Por ejemplo, en ambientes con baja disponibilidad hídrica, los valores de SLA y LAR tenderán a ser bajos, y podrán ser menores que en ambientes con amplia disponibilidad. Por otra parte, estas variables están estrechamente relacionadas con la presencia de las

Cuadro 2. Valores del índice topográfico (IT) en % para cada especie.

Values of the Topographic Index (TI), in % for each species.

Especie	Individuos/ha			Valor de IT (%)			
	BR	BT	MF	BR	BT	MF	Final
<i>Peltophorum dubium</i>	23	0	0	100	0	0	100
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	33	0	0	100	0	0	100
<i>Gleditsia amorphoides</i>	100	40	0	71,4	28,6	0	71,4
<i>Microlobius foetidus</i>	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	45
<i>Diplokeleba floribunda</i>	0	460	160	0	74,2	25,8	37,1
<i>Caesalpinia paraguayensis</i>	0	100	40	0	71,4	28,6	35,7
<i>Prosopis nigra</i>	0	60	180	0	25	75	12,5
<i>Schinopsis balansae</i>	0	0	280	0	0	100	0

IT= (D / D_{BR} + D_{BT} + D_{MF}) × 100 (modificada de Poorter y Markesteijn 2008), donde D = densidad de árboles/ha en el bosque en que cada especie es más abundante, D_{BR} = densidad de árboles/ha de la especie en el Bosque Ribereño (BR), D_{BT} = densidad de árboles/ha de la especie en el Bosque Transicional (BT), y D_{MF} = densidad de árboles/ha de la especie en el Monte Fuerte (MF). El valor 'final' corresponde al IT de cada especie con respecto al BR (posición topográfica más alta), para lo cual, para todas aquellas especies que estuvieran presentes en el BT y no en el BR, el valor de IT fue multiplicado por 0,5. Para la especie *Microlobius foetidus* no se encontraron datos de densidad en el área de estudio, por lo que su valor de IT fue estimado a partir de observaciones a campo.

TI= (D / D_{BR} + D_{BT} + D_{MF}) × 100 (modified from Poorter and Markesteijn 2008), where D = density of trees/ha in the forest in which each species is more abundant, D_{BR} = density of trees/ha of the species in the Bosque Ribereño (BR), D_{BT} = density of trees/ha of the species in the Bosque Transicional (BT), and D_{MF} = density of trees/ha of the species in the Monte Fuerte (MF). The 'final' value corresponds to the TI of each species respective to the BR (higher topographic position). For all species present in the BT and not in the BR, the TI value was multiplied by 0.5. For *Microlobius foetidus* no density data were found in the study area, therefore its TI value was estimated from field observations.

hojas en la planta, y se verán directamente afectadas en su valor si las hojas caen. Por ejemplo, si una planta pierde sus hojas, los valores de SMF y RMF serán mayores en el resultado final.

Se calculó la tolerancia al nivel de ‘restricción hídrica’ implementado y a la ‘inundación’ de cada especie para todas las variables. La tolerancia a un tratamiento fue calculada como el cociente entre cada valor en el tratamiento y el promedio de los valores en el ‘control’ (modificado de Sack 2004). Un valor significativamente menor a uno indicaría un efecto negativo del tratamiento, mientras que un valor igual o mayor a uno indicaría tolerancia al tratamiento.

RESULTADOS

Para todas las especies bajo estudio, todas las plántulas del tratamiento ‘restricción hídrica’ sobrevivieron durante el período de experimentación. En el tratamiento ‘control’ solo se produjeron dos muertes, en una misma especie (*P. dubium*), que representaron el 5 % de la mortalidad total. En el tratamiento ‘inundación’, la mortalidad fue del 57 % (35 individuos), y se produjo en el último mes de experimentación, lo que representa el 95 % de la mortalidad total. Las especies más afectadas por el tratamiento ‘inundación’ fueron *P. dubium* y *S. balansae* ya que todos sus individuos murieron, *D. floribunda*, *C. paraguariensis* y *G. amorphoides* presentaron una tasa de mortalidad intermedia, mientras que *M. foetidus*, *P. nigra* y *E. contortisiliquum* registraron muy baja mortalidad (figura 2).

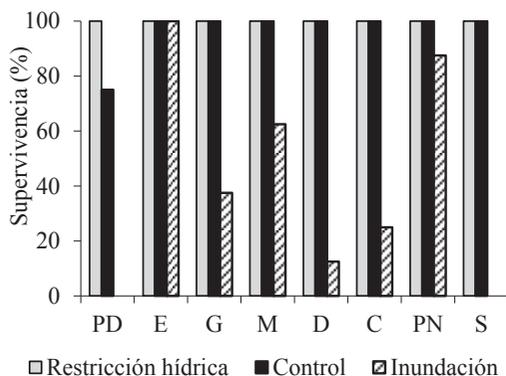


Figura 2. Supervivencia de plántulas en los tres tratamientos, para las especies ‘PD’ (*Peltophorum dubium*), ‘E’ (*Enterolobium contortisiliquum*), ‘G’ (*Gleditsia amorphoides*), ‘M’ (*Microlobius foetidus*), ‘D’ (*Diplokeleba floribunda*), ‘C’ (*Caesalpinia paraguariensis*), ‘PN’ (*Prosopis nigra*), ‘S’ (*Schinopsis balansae*). Las especies se presentan ordenadas según su índice topográfico (IT) desde las zonas más elevadas a las más bajas (Sender 2012).

Seedling survival in the three treatments, for the species ‘PD’ (*Peltophorum dubium*), ‘E’ (*Enterolobium contortisiliquum*), ‘G’ (*Gleditsia amorphoides*), ‘M’ (*Microlobius foetidus*), ‘D’ (*Diplokeleba floribunda*), ‘C’ (*Caesalpinia paraguariensis*), ‘PN’ (*Prosopis nigra*), ‘S’ (*Schinopsis balansae*). The species are presented according to their Topographic Index (TI) from the highest to the lowest area (Sender 2012).

A base del área foliar, LAR y LMF, todas las especies mostraron mayor tolerancia al tratamiento ‘restricción hídrica’ que al de ‘inundación’ (cabe aclarar que *P. dubium* y *S. balansae* no se incluyen en la comparación, por resultar el tratamiento ‘inundación’ letal para ambas especies; figura 3). En función de la biomasa y la altura, la tolerancia al tratamiento ‘restricción hídrica’ fue mayor a la de ‘inundación’ para *G. amorphoides*, *M. foetidus*, *D. floribunda* y *C. paraguariensis*, mientras que en *E. contortisiliquum* y *P. nigra* se obtuvieron valores de tolerancia similares en ambos tratamientos (figura 3). Para SLA, *M. foetidus* y *C. paraguariensis* mostraron valores de tolerancia superiores en inundación que en ‘restricción hídrica’, y para el resto de las especies ocurrió lo contrario (figura 3). Para TCR en altura, la tolerancia a la ‘restricción hídrica’ fue mayor que la tolerancia a la ‘inundación’ en *G. amorphoides*, *D. floribunda*, *C. paraguariensis*, *M. foetidus* y *P. nigra*. Solo en el caso de *E. contortisiliquum* se observó respuesta más favorable a la ‘inundación’ para esta variable (figura 3). En el caso de la variable SMF, en todas las especies se obtuvieron valores de tolerancia a la ‘inundación’ mayores que en ‘restricción hídrica’. Para RMF, en la mayoría de las especies los valores de tolerancia en ‘restricción hídrica’ fueron superiores que en ‘inundación’, excepto nuevamente en *E. contortisiliquum* (figura 3).

La relación entre los valores de tolerancia a los tratamientos y el valor de índice topográfico de las especies, en ningún caso resultó significativa. Sin embargo, la mayoría de las variables en ‘restricción hídrica’, excepto tres (supervivencia, SLA y RMF), se correlacionaron negativamente con el índice topográfico, mientras que en ‘inundación’ todas las variables, excepto SMF, se correlacionaron de manera positiva con el índice topográfico (cuadro 3).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

A base de los resultados obtenidos, no se pudo validar la hipótesis de que la respuesta de las especies sometidas a tratamiento dependiera de la unidad de bosque a la cual pertenecen. No obstante, sí se observaron diferencias en la respuesta de todas las especies a ambos tratamientos. Esto se evidenció en los resultados de tolerancia a los tratamientos ‘restricción hídrica’ e ‘inundación’, donde se obtuvo que para la mayoría de las variables la tolerancia a la ‘restricción hídrica’ fue superior a la de ‘inundación’ (figura 3). En ese caso, todas las especies podrían ser descritas como relativamente tolerantes a la condición de ‘restricción hídrica’ implementada, pero a su vez, las especies podrían ser agrupadas en cuanto a su respuesta en las diferentes variables. Así, se considera que *P. dubium*, *M. foetidus*, *D. floribunda*, *C. paraguariensis*, *G. amorphoides* y *S. balansae* podrían ser descritas como “tolerantes a la ‘restricción hídrica’ e intolerantes a la ‘inundación’”, mientras que *E. contortisiliquum* y *P. nigra* podrían ser llamadas “moderadamente tolerantes a la ‘restricción hídrica’ y a la ‘inundación’”. Es probable que estas últi-

mas sean especies con adaptaciones que le permiten hacer frente tanto al estrés por sequía como por inundación, ya que algunos mecanismos de tolerancia son efectivos para ambas condiciones hídricas (Parolin 2010). Esto coincide con lo observado por Pineda-García *et al.* (2016) en algunas especies de leguminosas de bosques secos tropicales, quienes postulan que la eficiencia en el uso del agua de

dichas especies estaría relacionada a su característica de “fijadoras de nitrógeno”.

Si bien el déficit hídrico ha sido considerado como una causa de mortalidad en plantas sometidas a condiciones de sequía (Colangelo *et al.* 2017), la baja mortalidad y la alta tolerancia a dicha condición suelen ser resultados recurrentes en experimentos similares (Slot y Poorter 2007,

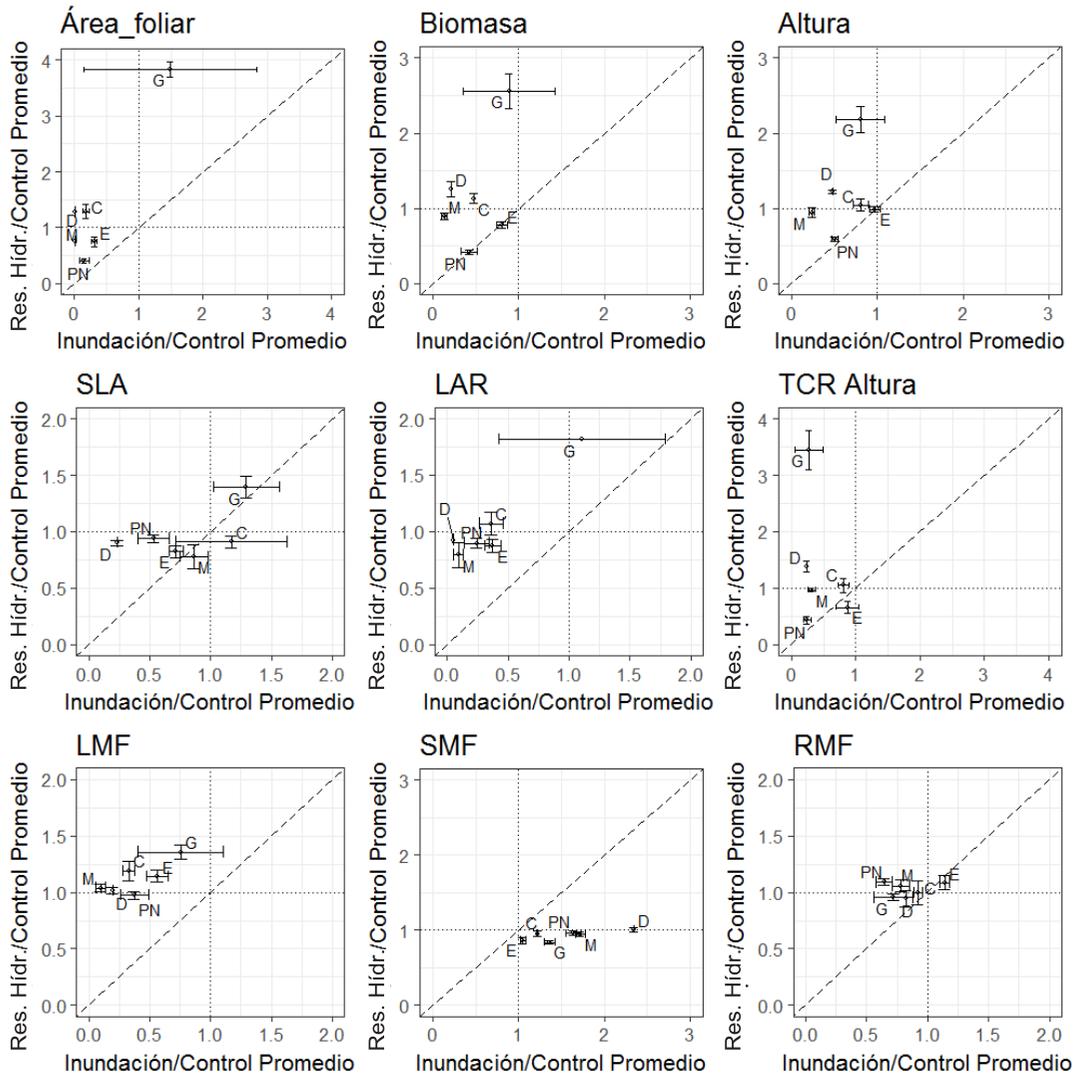


Figura 3. Gráficos de dispersión de las especies, para cada variable, en función de un índice de ‘restricción hídrica’ (‘Res. Hídr.’) e ‘inundación’. La línea diagonal discontinua representa igual nivel de tolerancia a los tratamientos ‘restricción hídrica’ e ‘inundación’. Las barras de error indican el desvío de los datos promedio en la comparación de cada tratamiento (vertical: ‘restricción hídrica’, horizontal: ‘inundación’) y el control. Variables: SLA= área foliar específica, LAR= relación de área foliar, TCR Altura= tasa de crecimiento relativo en altura, LMF= asignación de biomasa en hojas, SMF= asignación de biomasa en tallo, RMF= asignación de biomasa en raíces. Especies: ‘E’= *Enterolobium contortisiliquum*, ‘G’= *Gleditsia amorphoides*, ‘M’= *Microlobius foetidus*, ‘D’= *Diplokeleba floribunda*, ‘C’= *Caesalpinia paraguariensis*, ‘PN’= *Prosopis nigra*.

Species dispersion graphs, for each variable, based on a ‘restricted watering’ and ‘flood’ index. The discontinuous diagonal line represents the same tolerance level to ‘restricted watering’ and ‘flood’ treatments. The error bars indicate the deviation of the average data in the comparison of each treatment and control (vertical: ‘restricted watering’, horizontal: ‘flood’). Variables: SLA= specific leaf area, LAR= leaf area ratio, TCR = height relative growth rate, LMF= leaf mass fraction, SMF= stem mass fraction, RMF= root mass fraction. Species: ‘PD’: *Peltophorum dubium*, ‘E’: *Enterolobium contortisiliquum*, ‘G’: *Gleditsia amorphoides*, ‘M’: *Microlobius foetidus*, ‘D’: *Diplokeleba floribunda*, ‘C’: *Caesalpinia paraguariensis*, ‘PN’: *Prosopis nigra*, ‘S’: *Schinopsis balansae*.

Cuadro 3. Relación (r_s) tolerancia - índice topográfico.
 Tolerance - Topographic Index relation (r_s).

Tolerancia	Restricción hídrica		Inundación	
	r_s	<i>P</i>	r_s	<i>P</i>
Supervivencia	0,51	0,18	0,22	0,56
Altura	-0,26	0,50	0,26	0,49
Área foliar	-0,34	0,37	0,27	0,47
Biomasa total	-0,38	0,32	0,26	0,50
TCR altura	-0,20	0,60	0,32	0,40
SLA	0,03	0,94	0,18	0,63
LAR	-0,11	0,76	0,28	0,46
LMF	-0,30	0,42	0,23	0,54
SMF	-0,17	0,65	-0,13	0,74
RMF	0,56	0,14	0,27	0,48

Se presentan los valores de la asociación entre el valor de IT (índice topográfico) de las especies y el valor de tolerancia promedio (valor promedio tratamiento/valor promedio control) a los tratamientos ‘restricción hídrica’ e ‘inundación’, para todas las variables consideradas (SLA= área foliar específica, LAR= relación de área foliar, TCR Altura= tasa de crecimiento relativo en altura, LMF= asignación de biomasa en hojas, SMF= asignación de biomasa en tallo, RMF= asignación de biomasa en raíces). “ r_s ”: valor de correlación de Spearman, “*P*”: significancia estadística.

The values of the association between the TI value (Topographic Index) of the species and the average tolerance value (average treatment value/ average control value) are presented related to the treatments “restricted watering” and “flood”, for all the variables considered (SLA= specific leaf area, LAR= leaf area ratio, TCR = height relative growth rate, LMF= leaf mass fraction, SMF= stem mass fraction, RMF= root mass fraction). “ r_s ”: Spearman correlation value, “*P*”: statistical significance.

Parolin 2010, Pineda-García *et al.* 2016). En el presente estudio, para todas las especies y a base de la mayoría de las variables medidas, el crecimiento bajo condiciones de ‘restricción hídrica’ no se vio marcadamente afectado, en relación con el crecimiento del ‘control’, y siempre la respuesta en ‘restricción hídrica’ fue superior a la de ‘inundación’. Esto puede deberse a que el nivel de ‘restricción hídrica’ implementado fue insuficiente para producir efectos negativos para el crecimiento de las especies en estudio, o que estas presentan mecanismos de plasticidad o resistencia para adaptarse a condiciones de déficits hídricos (Slot y Poorter 2007, Maseda y Fernández 2016, Pineda-García *et al.* 2016).

En cuanto al efecto del tratamiento ‘inundación’, cabe aclarar que el experimento duró un tiempo algo superior a un trabajo citado por Parolin (2010), para un estudio llevado a cabo con plántulas de bosques del valle de inundación del río Amazonas, en Manaus, Brasil, donde se observó que luego de 12 semanas de experimentación, las consecuencias en la supervivencia y el crecimiento de plántulas sometidas a los tratamientos sequía y sumersión, fueron

similarmen te negati vas, mientras que las plántulas en los tratamientos inundación y control respondieron mejor, probablemente por haberse tratado de especies de linaje amazónico (Parolin 2001). En el presente caso, sin embargo, es probable que, si el tratamiento hubiera sido más corto, o consistido en inundaciones pulsátiles, las plántulas hubieran podido recuperarse y haber generado nueva biomasa foliar en los períodos de no-anegamiento, tal como lo evidencian otros estudios relacionados (Anderson y Pezes hki 1999). No obstante, en otros casos en que ciertas plántulas fueron sometidas a inundación intermitente (Anderson y Pezes hki 1999) también se observó un crecimiento inferior comparado con el control, principalmente a nivel de crecimiento en altura, área foliar y biomasa total.

Aunque es comúnmente aceptado que las plantas deben enfrentar cierta cantidad de factores ecológicos co-ocurrentes en condiciones naturales, la mayoría de los estudios de plasticidad fenotípica han sido desarrollados considerando respuestas fenotípicas a un único factor solamente, a menudo abiótico. Sin embargo, la plasticidad potencial a un factor dado puede ser influenciada por algún otro factor biótico y abiótico co-ocurriendo en ambientes complejos y multivariados (Laanisto y Niinemets 2015). Por ejemplo, López y Kursar (1999) comprobaron que algunas especies de árboles que se desarrollan en ambientes no inundables, son altamente tolerantes a condiciones de anegamiento prolongado (90 días), por lo que concluyen que no sería este factor el que impide que dichas especies se desarrollen en los ambientes estacionalmente inundados.

Relación entre los valores de tolerancia a los tratamientos y el valor del índice topográfico de las especies. Si bien para ninguno de los tratamientos se obtuvo un resultado estadísticamente significativo en este análisis, cuando se evaluó la correlación entre los valores de cada variable por especie en el tratamiento ‘restricción hídrica’ con el índice topográfico (IT) se encontró que, en general, los resultados dieron valores negativos. Esto indica que las especies ubicadas en la sección más baja del gradiente topográfico (las que se encuentran sometidas a condiciones de inundación y sequías pulsátiles, con acumulación de agua en las épocas de precipitaciones sobre un suelo de baja permeabilidad, seguida de períodos de extensas sequías) tuvieron una mejor respuesta a la ‘restricción hídrica’ en relación a su crecimiento. De esta forma, estos resultados se corresponderían con lo que ocurre naturalmente en las áreas donde estas especies prosperan, y apoyarían la hipótesis de una relación inversamente proporcional entre la posición topográfica y la tolerancia a las condiciones hídricas extremas. Según el estudio realizado por Placci (1995) en bosques formoseños cercanos a los aquí estudiados, en las zonas más bajas del gradiente topográfico, pero alejadas de los cursos de agua, se desarrollan suelos relativamente pobres en materia orgánica, arcillosos y con baja capacidad de almacenar agua útil para las plantas, lo que confiere condiciones de estrés hídrico tanto en las épocas

de sequía como de precipitaciones, por limitaciones en la infiltración y almacenamiento del agua. Debido a la posición topográfica, y a las características del suelo, en las épocas de precipitaciones se generan condiciones de anegamiento; las mismas, de todas formas, son temporales y breves, sometiendo a las plantas a condiciones de sequía y anegamiento pulsátiles¹. Por lo tanto, las especies que allí se desarrollan serían las más adaptadas a las condiciones de estrés hídrico. Por otro lado, en las áreas más altas del gradiente topográfico, y cercanas a los cursos de agua, los suelos poseen elevado contenido de materia orgánica (Maturó 2009) y mayor capacidad de albergar agua útil para las plantas (Placci 1995), lo que confiere una condición más favorable; por esto, las especies que allí se desarrollan podrían no estar adaptadas a condiciones de sequía. Coincidentemente, Engelbrecht *et al.* (2007) observaron en un estudio de distribución de especies tropicales de Panamá en función de su sensibilidad a la sequía, que las especies que exhibieron alta sensibilidad a la sequía se presentaban en el extremo húmedo del gradiente climático.

Por otro lado, cuando el mismo análisis fue realizado para el tratamiento 'inundación', ocurrió lo contrario: en la mayoría de las variables se obtuvo una correlación positiva, lo que indica que los mayores valores de las variables fueron obtenidos en las especies de las posiciones más altas del gradiente topográfico (las que se encuentran sobre el albardón ribereño), y viceversa. Es posible que las especies que se ubican en la parte inferior del gradiente sean menos tolerantes a las condiciones de anoxia permanente, que las de posiciones superiores, pero ello no significa que estas últimas sean tolerantes o estén adaptadas a tales condiciones, ya que los valores de tolerancia obtenidos indican que, en general, estas especies no tienen un buen desarrollo bajo condiciones de anoxia permanente.

En conclusión, debido a que, por un lado, la 'restricción hídrica' implementada no resultó perjudicial para ninguna especie, y, por otro lado, la 'inundación' resultó limitante para todas ellas, es que a base de este estudio no puede asegurarse concluyentemente que la respuesta de las plántulas a las condiciones aquí probadas esté directamente relacionada con la distribución de las especies en el gradiente topográfico. Por lo tanto, no podría asegurarse que la diferenciación florística entre los bosques aquí considerados esté relacionada a la tolerancia de sus plántulas a las condiciones evaluadas experimentalmente. No obstante, sí es evidente que la anoxia prolongada es un factor fuertemente limitante para el establecimiento y crecimiento de las especies leñosas del Chaco Oriental, en tanto que simultáneamente estas pueden tolerar largos períodos de sequía con poco efecto sobre sus parámetros de crecimiento. Esta observación coincide con los resultados presentados por Pineda-García *et al.* (2016) para aquellas especies que, debido a sus adaptaciones fisiológicas, bajo condiciones de sequía presentaron alta tasa de crecimiento, pero al ser

sometidas a condiciones de buena disponibilidad hídrica, no respondieron con un mayor crecimiento.

Se considera que las conclusiones obtenidas aportan evidencias para proponer la pertenencia de dos de estas unidades de bosques (el 'Bosque Ribereño' (BR) y el 'Bosque Transicional' (BT); Maturó *et al.* 2005) al Dominio de los Bosques Secos Estacionales (Dryflor 2016), pues la respuesta a los tratamientos aquí implementados para algunas de sus especies concuerda con lo indicado para dichas unidades por Pennington *et al.* (2000), donde las especies prosperan durante la estación seca característica de estos bosques, y a la vez pueden tolerar -con ciertas limitaciones- algún grado de inundación durante la estación de lluvias.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Universidad Nacional de Rosario y al CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina, PIP N° 112-200801-02772) la beca doctoral y la financiación de este trabajo que es parte de la tesis doctoral de MB Sender. Agradecemos a Y Aquilanti, L Galetti, JI Cárcamo, JM Cárcamo y E Binaghi por su valiosa colaboración en el trabajo de campo e invernáculo, y especialmente a la memoria de Juan Pablo Lewis por su experiencia y guía. A dos revisores anónimos que permitieron mejorar la calidad del manuscrito.

REFERENCIAS

- Anderson PH, SR Pezeshki. 1999. The effects of intermittent flooding on seedlings of three forest species. *Photosynthetica* 37: 543-552. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1007163206642>
- Balvanera P, S Quijas, A Pérez-Jiménez. 2011. Distribution patterns of tropical dry forest trees along a mesoscale water availability gradient. *Biotropica* 43: 414-422. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00712.x>
- Cabrera AL. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14: 5-18.
- Colangelo M, JJ Camarero, M Borghetti, A Gazol, T Gentilesca, F Ripullone. 2017. Size matters a lot: drought-affected Italian oaks are smaller and show lower growth prior to tree death. *Frontiers in Plant Science* 8: 135. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00135>
- Dryflor, K Banda-Rodríguez, A Delgado-Salinas, KG Dexter, R Linares-Palomino, A Oliveira-Filho, D Prado, M Pullan, C Quintana, R Riina, GM Rodríguez M, J Weintritt, P Acevedo-Rodríguez, J Adarve, E Álvarez, A Aranguren B, JC Arteaga, G Aymard, A Castaño, N Ceballos-Mago, A Cogollo, H Cuadros, F Delgado, W Devia, H Dueñas, L Fajardo, Á Fernández, MA Fernández, J Franklin, EH Freid, LA Galetti, R Gonto, R González-M, R Graveson, EH Helmer, A Idárraga, R López, H Marcano-Vega, OG Martínez, HM Maturó, M McDonald, K McLaren, O Melo, F Mijares, V Moggi, D Molina, NP Moreno, JM Nassar, DM Neves, LJ Oakley, M Oatham, AR Olvera-Luna, FF Pezzini, OJ Reyes Dominguez, ME Ríos, O Rivera, N Rodríguez, A Rojas, T

¹ MB Sender, observación personal.

- Särkinen, R Sánchez, M Smith, C Vargas, B Villanueva, RT Pennington. 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353: 1383-1387. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aaf5080>
- Engelbrecht B, L Comita, R Condit, T Kursar, M Tyree, B Turner, S Hubbell. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447: 80-83. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature05747>
- InfoStat. 2004. InfoStat, versión 2004. Manual del Usuario. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina. Editorial Brujas. 314 p.
- Laanisto L, U Niinemets. 2015. Polytolerance to abiotic stresses: how universal is the shade-drought tolerance trade-off in woody species? *Global Ecology and Biogeography* 24: 571-580. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12288>
- Lewis JP. 1991. Three levels of floristical variation in the forests of Chaco, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 2: 125-130. DOI: <https://doi.org/10.2307/3235905>
- López O, T Kursar. 1999. Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiology* 19: 925-932. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/19.14.925>
- Maseda PH, RJ Fernández. 2016. Growth potential limits drought morphological plasticity in seedlings from six *Eucalyptus* provenances. *Tree Physiology* 36: 243-251. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv137>
- Maturo H. 2009. Vegetación y posición fitogeográfica de la Reserva "El Bagual". Formosa, Argentina. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Rosario, 113 p.
- Maturo H, L Oakley, D Prado. 2005. Vegetación y posición fitogeográfica de la Reserva 'El Bagual'. In Di Giacomo AG, SF Krapovickas eds. Historia Natural y Paisaje de la Reserva 'El Bagual', Provincia de Formosa, Argentina. p: 59-73. Temas de Naturaleza y Conservación 4. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina. 592 p.
- Morello J, J Adámoli. 1974. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco Argentino. Segunda parte: Vegetación y ambiente de la provincia del Chaco. Buenos Aires, Argentina. INTA. 130 p. (Serie Fitogeográfica N° 13).
- Oyarzabal M, J Clavijo, L Oakley, F Biganzoli, P Tognetti, I Barberis, HM Maturo, R Aragón, PI Campanello, D Prado, M Oesterheld, RJC León. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28: 040-063. DOI: <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>
- Parolin P. 2001. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia* 128: 326-335. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004420100660>
- Parolin P. 2010. Flood-tolerant trees of Amazonian floodplains also tolerate drought. São Leopoldo: Instituto Anchieta de Pesquisas, Pesquisas. *Botânica* 61: 7-38. Disponible en: <http://www.anchietano.unisinos.br/publicacoes/botanica/botanica61/01.pdf>
- Pennington RT, DE Prado, CA Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00397.x>
- Pineda-García F, H Paz, FC Meinzer, G Angeles. 2016. Exploiting water versus tolerating drought: water-use strategies of trees in a secondary successional tropical dry forest. *Tree Physiology* 36: 208-217. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv124>
- Placci G. 1995. Estructura y comportamiento fenológico en relación a un gradiente hídrico en bosques del este de Formosa. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata. 150 p. Disponible en: <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/4807>
- Poorter H, O Nagel. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 595-607. DOI: <https://doi.org/10.1071/PP99173>
- Poorter L, L Markesteijn. 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica* 40: 321-331. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00380.x>
- Prado D. 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South America? II. A redefinition. Contributions to the study of the flora and vegetation of the Chaco. VII. *Candollea* 48: 615-629.
- Sack L. 2004. Responses of temperate woody seedlings to shade and drought: do trade-offs limit potential niche differentiation? *Oikos* 107: 110-127. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13184.x>
- Saiter FZ, PV Eisenlohr, MRV Barbosa, WW Thomas, AT Oliveira-Filho. 2016. From evergreen to deciduous tropical forests: how energy-water balance, temperature, and space influence the tree species composition in a high diversity region. *Plant Ecology & Diversity* 9: 45-54. DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/17550874.2015.1075623>
- Sender MB. 2012. Regeneración de especies leñosas en comunidades boscosas de diferentes posiciones topográficas del sureste de Formosa. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Rosario. 260 p.
- Slot M, L Poorter. 2007. Diversity of tropical seedling responses to drought. *Biotropica* 39: 683-690. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00328.x>

Recibido: 20/02/19

Aceptado: 19/07/19