

Rebrote basal de *Aspidosperma quebracho-blanco* en estado de plántula: mecanismo de persistencia en el Chaco Árido


ALICIA BARCHUK , MARÍA DEL ROSARIO IGLESIAS & CAROLINA OVIEDO

Ecología Agrícola, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Univ. Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.

RESUMEN. La estrategia de rebrote contribuye fuertemente a la supervivencia de especies leñosas bajo condiciones de estrés y disturbios. En este trabajo se evaluó el impacto de la remoción de la biomasa aérea sobre la capacidad rebrotar desde el hipocótilo y el cuello de la raíz de plántulas de *A. quebracho-blanco*. En invernáculo, sobre plántulas de 9 meses de edad, fueron aplicados dos tratamientos: remoción total (por debajo del nudo cotiledonal y sin yemas axilares) y parcial de la biomasa aérea (por encima del nudo cotiledonal, con yemas axilares y presencia de cotiledones). A campo, en un bosque de *A. quebracho blanco* del Chaco Árido, se aplicó sobre plántulas de 2 años, la remoción total de la biomasa por debajo del nudo cotiledonal. En ambos experimentos se evaluaron supervivencia y variables estimadoras del crecimiento a los 10 meses y al año de aplicadas las remociones, respectivamente. Los datos de supervivencia fueron examinados utilizando Modelos Lineales Generalizados. Se aplicó ANCOVA para medidas repetidas en el tiempo con variables de crecimiento. Los resultados mostraron que las plántulas son capaces de rebrotar desde yemas adventicias formadas en el hipocótilo y el cuello de la raíz (siempre por debajo del nudo cotiledonal) después de una perturbación severa que deja a la plántula sin yemas de crecimiento. La importancia de este tipo de rebrote se incrementa notablemente con la edad de la plántula y se relaciona con el estímulo del corte. Desde el punto de vista sucesional, el rebrote puede favorecer el auto-reemplazo de la especie ya que confiere por largo tiempo una persistencia *in situ* de los juveniles y retrasa la muerte de estos en un ambiente donde los recursos son muy limitados.

[Palabras clave: banco de plántulas, nicho de persistencia, supervivencia, rebrote, nudo cotiledonar]

ABSTRACT. Basal resprout of *Aspidosperma quebracho blanco* in state of seedling: persistence mechanism in the Arid Chaco: Resprouting strategy strongly contributes to survival of woody species, which can survive under stress and disturbance conditions, such as logging, herbivory and fire. The capacity of plants to resprout from adventitious buds at seedling stage, a highly vulnerable plant stage, may be determinant in the establishment success of species in arid environments. In this work, the effect of aerial biomass removal on the capacity of seedlings of *A. quebracho-blanco* to resprout from the hypocotyl and root neck was evaluated. Two treatments were applied in 9-month-old seedlings in greenhouse: total removal (below the cotyledon junction and without axillary buds), and partial removal of aerial biomass (above cotyledon junction, with axillary buds and presence of cotyledons). In the field, in a forest of *A. quebracho blanco* of the Arid Chaco, total biomass below cotyledon junction was removed in two-year-old seedlings. In both experiments, survival and growth-estimating variables at 10 months and 1 year after removal, respectively, were evaluated. Greenhouse data were evaluated by ANCOVA for measures repeated in time; field data were analyzed using Generalized Linear Models. Results showed that seedlings can easily resprout from hypocotyl and root neck after severe disturbance. The importance of resprouting increases considerably with seedling age and is related to

 Ecología Agrícola, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, CC 509. Córdoba, Argentina
abarchuk@agro.uncor.edu

Recibido: 15 de marzo de 2006; Fin de arbitraje: 25 de julio de 2006; Revisión recibida: 26 de octubre de 2006; Segunda revisión recibida: 22 de noviembre de 2006; Aceptado: 2 de diciembre de 2006

adventitious buds formed below the removed cotyledon junction. The data suggest that no preformed buds would occur below the cotyledon junction, but that they would be formed by the stimulus provided by the cut. Thus, this species might persist as a seedling bank in environments with water deficit because of the differentiation of adventitious buds.

[Keywords: seedling bank, persistence niche, survival, resprouting, cotyledonary node]

INTRODUCCIÓN

Muchas especies vegetales tienen la habilidad de responder al daño produciendo nuevas ramas (rebrotos) a lo largo del tallo o de la raíz remanente. El rebrote ha permitido mantener la estructura florística de las comunidades vegetales después de perturbaciones (Moglia & Jofre 1998; Kammesheidt 1999; Calvo et al. 2002), tanto en ambientes tropicales, mediterráneos y áridos (un proceso similar puede ocurrir en ambientes sin perturbaciones; Paciorek et al. 2000). En general, la estrategia del rebrote puede ser vital para la persistencia de las especies leñosas, limitadas por el estrés hídrico desde el establecimiento desde semilla, y por las perturbaciones como pueden ser el fuego y la herbivoría (James 1984). Revisiones recientes muestran un creciente interés por el papel del rebrote como forma de persistencia de la diversidad en los ecosistemas (Bond & Midgley 2001; Schwilk & Ackerly 2005). La capacidad de rebrote es una adaptación ancestral y extendida en muchos géneros de leñosas (Wells 1968; Schwilk & Ackerly 2005), y le confiere a las especies un papel ecológico en la sucesión vegetal (Noble & Slatyer 1977).

La capacidad del rebrote puede variar durante el desarrollo de la planta, la disponibilidad de nutrientes y la energía almacenada (Bell & Ojeda 1999; Bond & Midgley 2001; Gracia et al. 2001; Schwilk & Ackerly 2005). Así también, puede fluctuar con la actividad meristemática (Martínková et al. 2004; Schwilk & Ackerly

2005), siendo esta actividad diferente entre formas de vida y especies (Paciorek et al. 2000; Verdaguer et al. 2000; Martínková et al. 2004).

Un aspecto recientemente estudiado es el rebrote en estado de plántula, etapa más vulnerable en la vida de una planta (Sonesson 1994; Verdaguer et al. 2000; Barchuk et al. 2006). La capacidad de rebrote puede depender de estructuras preformadas durante la ontogenia de la misma, aspecto descrito en forma más extendida en la literatura (James 1984; Bell & Ojeda 1999; Mibus & Sedgley 2000), o debido a la inducción en la formación de yemas adventicias con el consiguiente nuevo crecimiento a partir de ellas. La defoliación, la decapitación o la remoción total o parcial de las yemas axilares son ejemplos de estímulos que inician el crecimiento de yemas adventicias (Verdaguer et al. 2000; Martínková et al. 2004; Barchuk et al. 2006).

La mayoría de las especies leñosas que crecen en el Chaco Árido (con precipitaciones entre 200 y 500 mm anuales y evapotranspiración potencial entre 1000 y 1200 mm anuales), presentan estrategias de reproducción vegetativa que le permiten persistir como adultos, rebrotando ante perturbaciones como la tala, el pastoreo y el fuego (Moglia & Jofré 1998). Algunas especies rebrotan en estado de plántulas desde yemas adventicias inducidas por la remoción total de la biomasa aérea (Barchuk et al. 2006).

El quebracho blanco, *Aspidosperma quebracho-blanco* Schlecht., es una especie de origen mési-

co, perennifolia, esclerófila, dominante arbóreo del bosque xerofítico del Chaco Árido (Morello et al. 1985). Esta especie presenta una baja tasa de emergencia y establecimiento anual, requiere de la sombra de plantas nodrizas para establecerse (Barchuk et al. 2005), y produce nuevos rebrotes a partir de raíces gemíferas en individuos adultos dañados (Hunziker 1946). En el Chaco árido, observaciones preliminares indican acumulación de gran cantidad de individuos de clases diamétricas de pequeño tamaño (menores de 1 cm de diámetro) que presentan evidencias de rebrotamientos (Barchuk & Díaz 1999).

En este trabajo se postula que las plántulas de *A. quebracho-blanco* persisten mediante el rebrote. Este rasgo contribuye a mantener la supervivencia de los individuos establecidos bajo el dosel arbustivo como respuesta al estrés, la herbivoría y las perturbaciones. Se predice que las plántulas sometidas a una remoción severa de la biomasa aérea persisten a partir de yemas adventicias y los individuos regeneran el tejido perdido, independientemente de las yemas cotiledonares y otras yemas axilares.

A campo, en un bosque de *A. quebracho-blanco* en el Chaco Árido, se evaluó el efecto de la remoción total de la biomasa aérea sobre la capacidad de rebrote, la supervivencia y el crecimiento de plántulas de 2 años de edad crecidas bajo sombra, considerando el efecto de los arbustos. En invernáculo, se evaluó el efecto de la remoción total y parcial de la biomasa aérea sobre la capacidad de rebrote, la supervivencia y el crecimiento de plántulas de nueve meses de edad.

MATERIALES Y MÉTODOS

Características de la especie estudiada

Las semillas son muy livianas (0.17 ± 0.11 gr.) y grandes, con una alta relación superficie/peso (Fig. 1b). Al momento de abrirse las cápsulas para la dispersión anemócora, las semillas se presentan húmedas ($30 \pm 8.6\%$) y luego deviene un proceso de deshidratación intenso perdiendo rápidamente la viabilidad a la intemperie. Los amplios cotiledones (Fig. 1a y 1c)

permanecen por más de un año en la plántula. Por ejemplo, en plántulas de 9 meses, la relación biomasa aérea/subterránea es de 0.5 y la biomasa de los cotiledones representa la mitad de la biomasa aérea total. Presentan un diámetro mayor del hipocótilo con respecto al diámetro de tallo (epicótilo) o el cuello de la raíz (1.5 – 2 veces). Poseen una raíz pivotante única y profunda, con escasas raíces laterales. La relación longitud de raíz/tallo es elevada (2.8 ± 1.1) y la velocidad de crecimiento de la raíz es 2-3 veces superior a la parte aérea (Barchuk, datos no publ.).

Diseño experimental a campo

El estudio experimental se llevó a cabo en el bosque de *A. quebracho-blanco* en la Reserva Forestal Chancaní ($31^{\circ}22'S$ y $65^{\circ}29'W$) ubicada al oeste de las sierras de Pocho, en las Planicies Occidentales (Capitanelli 1979A). El clima es árido – semiárido, con una distribución estival de las precipitaciones. La temperatura media anual es de $20^{\circ}C$ (Capitanelli 1979B). Los suelos son entisoles y aridisoles (Jarsun et al. 1989). La vegetación está clasificada como Bosque Chaqueño Occidental (Luti et al. 1979), y forma parte del Chaco Árido (Morello et al. 1985). La fisonomía general de la comunidad es un bosque abierto con un estrato arbóreo de cobertura discontinua del 20-40% que se superpone al estrato arbustivo (3-4 m de altura), con una cobertura promedio de 60%. *Larrea divaricata* Cav. (perennifolia), *Mimozyanthus carinatus* (Gris.) Burk. y *Acacia furcatispina* Burk. (caducifolias) son los arbustos que presentan los valores más altos de abundancia-cobertura (Carranza et al. 1992).

En marzo de 2002, al 50% de la cohorte de 54 plántulas de 2 años de edad instaladas bajo sombra de *L. divaricata* y bajo sombra artificial, parte de la estructura experimental de Barchuk et al. (2005), se le asignó aleatoriamente el tratamiento corte por debajo del nudo cotiledonar con remoción completa de la parte aérea (Rc). Al 50% restante, se lo consideró como testigos (Tc). Al cabo de un año de la aplicación de la remoción de toda la parte aérea, se observó el estado (vivo o muerto) de cada individuo de los conjuntos tratado y no tratado, y la altura de la plántula como medida de crecimiento.

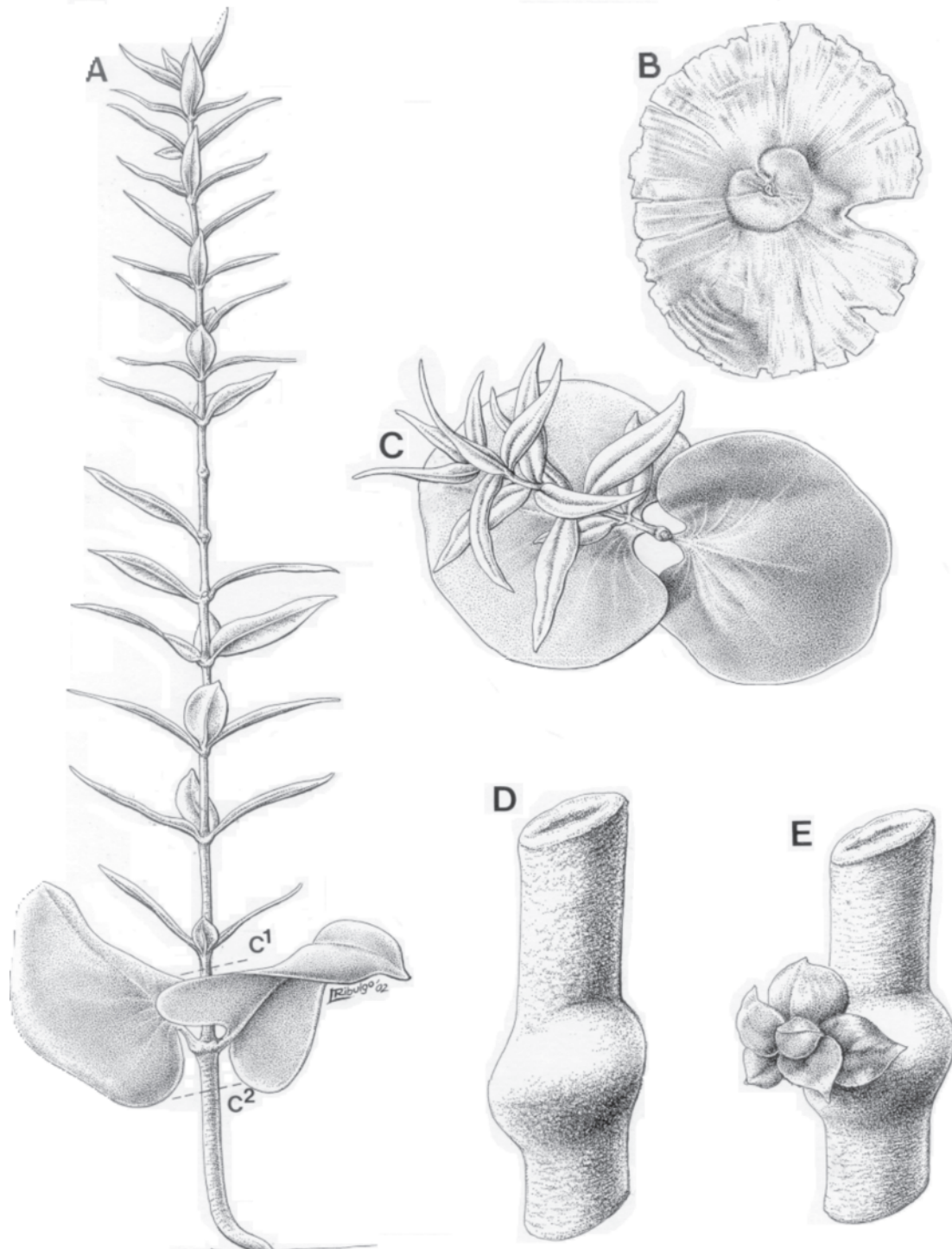


Figura 1. Vista de una plántula de *A. quebracho-blanco* x 1,5 donde C¹ y C² representan las alturas de corte (tratamientos: C¹, remoción parcial y C², remoción total de yemas de renuevo) (A). Semilla papyrácea x 0.7 (B). Plántula rebrotada después de la remoción parcial x 2 (C). Detalle de yemas adventicias en el hipocótilo formadas después de la remoción total del tallo x 6 (D). Pequeño rebrote proveniente del engrosamiento del hipocótilo x 6 (E):

Figure 1. View of *A. quebracho-blanco*' seedling x 1,5 where C¹ and C² represent the heights of cut (Treatments: C¹, partial removal and C², total removal of resprout buds) (A). Papyraceous seed x 0.7 (B). Resprouted seedling after partial removal x 2 (C). Detail of adventitious bud in the hypocotyl formed after the total removal of the stem x 6 (D). Small new shoot coming from the thickening of the hypocotyl x 6 (E).

Experimento en invernáculo

En setiembre de 2001, las semillas fueron recolectadas en el campo de la Reserva Forestal Chancaní (31°22'S; 65°29'W). Se seleccionaron frutos sanos en apariencia de por los menos 10 individuos. Se obtuvieron plántulas a partir de semillas colocadas en cámaras de germinación en condiciones estándar (12 horas de luz a 30°C, 12 horas de oscuridad a 20°C, 60% capacidad de campo en arena fina esterilizada). Luego las plántulas se repicaron en invernáculo en potes de 15 cm de diámetro y 30 cm de profundidad rellenos con una mezcla de tierra rica en materia orgánica y arena en una proporción de 3:1. Los potes fueron regados regularmente con agua no mineral escasamente clorada (de grifo).

Bajo un diseño completamente aleatorizado, con 32 repeticiones por tratamiento, se aplicaron dos tratamientos sobre plántulas de 36 semanas de edad (con un tallo principal de 15 cm): remoción total con corte por debajo del nudo cotiledonar (RT), remoción parcial del tallo con corte por encima del nudo cotiledonar, dejando solo las yemas cotiledorales y los cotiledones (RP), y un testigo sin corte (T) (Fig. 1). El peso de la materia seca removida fue observado a los fines de incorporarlo como covariable en el análisis estadístico. Se observó, presencia de "nudos" o "hinchazones", número de plantas brotadas y número de verticilos por plántula durante 10 meses con una frecuencia bimestral. Se determinaron las proporciones resultantes para las situaciones rebrotadas y plántulas con presencia de "nudos". Se acordaron como muertos los hipocótilos secos que no rebrotaron hasta el décimo mes de observación.

Tratamiento estadístico

Los datos provenientes de los experimentos a campo e invernáculo fueron analizados utilizando Modelos Lineales Generalizados (MLG, McCullagh & Nelder 1989). Para el caso de la supervivencia fue elegido un modelo probabilístico Binomial con función de enlace logit. Para el caso del crecimiento (altura de la plántula) se utilizó una distribución Gamma con función de enlace Potencia. En el experimento

de invernáculo también se analizó el número de verticilos utilizando modelos de ANCOVA para medidas repetidas en el tiempo.

RESULTADOS

Experimento de campo

No se encontraron diferencias significativas debido a la remoción total para la variable supervivencia de plántulas de 2 años de edad (Estadístico de Wald = 0.32; p -valor = 0.57). Así, las proporciones de sobrevivientes para los efectos remoción (Rc) y testigo (Tc), y micrositos (bajo sombra de arbusto y sombra artificial) fueron similares (Tabla 1). El tallo surgido por debajo del nudo cotiledonar de cada plántula alcanzó un tamaño similar al de las plantas testigo. Es decir, no hubo diferencias significativas en las alturas de las plántulas al cabo de un año de crecimiento (Estadístico de Wald = 1.10; p -valor = 0.29).

Experimento en invernáculo

La estimulación por corte produjo rebrotes por encima y por debajo de los nudos cotiledonares, de acuerdo al tratamiento aplicado (RT y RP). Cuando la remoción caulinar fue RT, los rebrotes crecieron a partir de "yemas adventicias" ubicadas por debajo del nudo cotiledonar (hipocótilo) y la formación de dichas yemas no dependió de la presencia de restos de tejidos del nudo cotiledonar (Fig. 1; D y E). En el caso de RP, el rebrote caulinar ocurrió a partir de las yemas axilares cotiledonares.

El análisis de la supervivencia, comparando el testigo con los tratamientos, mostró diferencias altamente significativas para el tratamiento RT (Estadístico de Wald = 22.25; $p < 0.001$) y no significativas para el RP (Estadístico de Wald = 3.13; $p = 0.07$).

En RT se verificó en un 16% de los individuos rebrotados, y los rebrotes eran provenientes de yemas adventicias del hipocótilo. A su vez de éste grupo de plántulas rebrotadas, solo en un 20% se observó una protuberancia similar a un "nudo" (Fig. 1; D). Cabe destacar que la diferenciación de los rebrotes por yemas

Tabla 1. Variación proporcional de la supervivencia, valores medios de crecimiento en altura (cm) y desvíos estándar de las plántulas de *A. quebracho-blanco* para los tratamientos: remoción (Rc) y testigo (Tc) para cada tipo de cobertura: bajo arbusto y bajo sombra artificial en el estudio a campo.

Table 1. Proportional variation of the survival, average values of growth in height (cm) and standard deviation in seedlings of *A. quebracho-blanco* for the treatments: removal (Rc) and target (Tc) for each cover type: under shrub and under artificial shade in the study to field.

Tratamiento	Altura media \pm (d.s.)	Tipo de cobertura	Supervivencia \pm (d.s.)
Rc	12.0 (8.43)	Bajo arbusto	0.46 (0.41)
		Bajo sombra artificial	0.50 (0.42)
Tc	14.65 (12.46)	Bajo arbusto	0.52 (0.70)
		Bajo sombra artificial	0.41 (0.47)

Tabla 2. Valores medios de número de verticilos de plántulas de *A. quebracho-blanco* a los 20, 90 y 300 días y desvíos estándar después de aplicados los tratamientos: remoción total (RT) y parcial (RP) de tallos y testigos (T) en el estudio en invernáculo. Valores de biomasa aérea removida a los 9 meses de edad de la plántula (g) y su desvío estándar.

Table 2. Average number of verticils of seedlings of *A. quebracho-blanco* at 20, 90 and 300 days, and standard deviations after the application of the treatments: total removal (RT) and partial removal (RP) of control stems (T) in the study in green-house. Values of areal biomass removed in 9 month-old seedlings (g) and standard deviation.

Tratamiento	Biomasa aérea removida a los 9 meses de edad de la plántula (g)	Nº de verticilos		
		20 días	90 días	300 días
RT (N = 32)	0.31 (0.13)	0.00 \pm 0.00	1.08 \pm 3.05	1.97 \pm 4.37
RP (N = 32)	0.14 (0.06)	0.56 \pm 0.84	17.87 \pm 9.66	21.32 \pm 8.95
T (N = 32)		19.94 \pm 5.03	21.10 \pm 5.86	24.34 \pm 5.40

adventicias en el hipocótilo presentó un retraso considerable (Tabla 2). Por otra parte, la iniciación de un engrosamiento visible ocurrió aproximadamente a los 2 meses de realizado el corte y no se produjeron brotes adicionales. Del resto de la población RT no rebrotada se observó que al cabo de 10 meses aún sobrevivían el 71% de las plántulas con sólo el hipocótilo como tejido aéreo.

En la población RP se verificó que el 94% de las plántulas rebrotaron a partir de yemas cotiledonales, y de este grupo sólo un 3.5% presentó rebrote por debajo del nudo cotiledonar. Aquí se pudo observar una más rápida reposición de los tejidos removidos (Tabla 2). La

supervivencia de los rebrotes fue elevada (90%), inclusive en aquellos que provinieron de las escasas yemas diferenciadas del hipocótilo.

El análisis de la variancia para el número de verticilos en función de los dos niveles de RT y RP mostró que la interacción tratamientos-tiempo fue altamente significativo ($F = 52.95$; $p = 0.0001$) evidenciando la menor tasa de crecimiento y retraso en la aparición del rebrote para el caso RP. Este atraso temporal se debería al tiempo necesario para la diferenciación de tejidos meristemáticos de crecimiento, mientras que en el caso RP las yemas axilares ya estaban presentes en la plántula. El análisis de la cova-

riable biomasa removida, no fue significativo ($F = 0.22$; $p = 0.63$); indicando que no existió relación entre la biomasa inicial y la intensidad del rebrote (número de verticilos).

DISCUSIÓN

Los resultados de los experimentos con plántulas de *A. quebracho-blanco* mostraron que estas plantas presentaron capacidad para rebrotar a partir de yemas adventicias desde el hipocótilo y el cuello de la raíz, provocados por una perturbación severa, tal como fue el daño causado por la remoción total de la parte aérea. Además la importancia del rebrote se incrementó cuantitativamente a nivel poblacional con la edad de las plántulas. Así, la proporción de plántulas rebrotadas de 2 años de edad fue superior a las que tenían 9 meses. Esto indicaría que la capacidad de rebrote a partir de yemas adventicias se incrementaría con la edad. Esta habilidad estaría conectada a la presencia de actividad de tejidos meristemáticos (Esau 1965). Es significativo el hecho de que las probabilidades de supervivencia "a campo" sean similares, tanto para individuos rebrotados a partir de yemas adventicias comparados con los individuos no tratados (testigos). Más aún, el vigor de los rebrotes fue similar entre plantas tratadas y no tratadas. En general se sabe que la habilidad de rebrote puede incrementarse con la edad hasta alcanzar un máximo, pudiendo luego mantenerse o decrecer dicha capacidad (Bond & Midgley 2001).

Se observó un retraso en la formación de las nuevas yemas adventicias que luego permitieron la formación del rebrote. Es decir, en *A. quebracho-blanco* no existirían yemas preformadas sino que las mismas se formarían por el estímulo del corte. Normalmente se ha informado que la habilidad de una planta para rebrotar después de una perturbación depende de la presencia de un banco de yemas protegidas (Bell & Ojeda 1999) preformado y pocas veces se ha mencionado este rasgo en plántulas (Verdaguer et al. 2000).

Verdaguer et al. (2000) encontraron respuestas diferentes al efecto del corte a través de experimentos de remoción en tres especies de *Quercus*. Los autores observaron que solo el

caso particular de *Q. suber* rebrotó por debajo del nudo cotiledonar. Este fenómeno fue explicado debido a la presencia de una estructura llamada lignotubérculo, diferenciada durante la germinación y en estados tempranos de la plántula. Esta estructura también se encuentra en algunas especies de *Eucalyptus* (Wildy & Pate 2002) y *Banksia* (Mibus & Sedgley 2000). En el caso de *A. quebracho-blanco* no existirían evidencias que indiquen la presencia de estructuras similares, aunque en una ínfima cantidad de individuos menores de 1 año de edad se observó un ensanchamiento post-corte estimulados por el traumatismo.

En especies tropicales se conocen ciertos mecanismos que explican el proceso de rebrote sin estructuras diferenciadas, algunos relacionados con la acumulación de reservas y otros con la función de los cotiledones. Así, las plántulas de especies con semillas de gran tamaño desarrollan una médula de almacenamiento proporcional al tallo y a la raíz principal (Castro-Diez et al. 1998). Esta le permite rebrotar después de una completa remoción de los cotiledones y de las hojas verdaderas (Kitajima & Fenner 2000). En el caso que los cotiledones sean persistentes, podrían ser usados continuamente para el crecimiento; mientras que las reservas cotiledonares pueden ayudar al rebrote (Sonesson 1994), en especial si la porción aérea es dañada por herbivoría (Harms et al. 1997). Estas características también son propias de *A. quebracho-blanco*, lo que podría indicar cierto conservacionismo evolutivo de esta especie de origen méxico.

En un ambiente xérico como el Chaco Árido, donde la sequía y la herbivoría son frecuentes, la capacidad de rebrote de los juveniles de una especie de origen méxico, como lo es *A. quebracho-blanco*, parece ser un requisito esencial para la supervivencia de la especie en las etapas juveniles. La capacidad de rebrote por parte de los juveniles ha sido considerada como parte de la estrategia de reclutamiento de una especie, mientras que el rebrote en los adultos, como parte de su potencial de persistencia (Bond & Midgley 2001). Aquí nosotros consideramos que el rebrote de juveniles contribuiría a la formación de un banco de plántulas (Gracia et al. 2001) "persistente". Esto amortiguaría la ausencia de un banco de semillas, el lento crecimiento y la escasa supervivencia de

las plántulas establecidas durante la estación de crecimiento (Barchuk et al. 2005).

A. quebracho-blanco posee capacidad de formar yemas adventicias al igual que otras perennifolias y esclerófilas de la región (Barchuk et al. 2006). Además, en estado de plántula se caracteriza por poseer una relación raíz-tallo elevada y mayor velocidad de crecimiento radical comparado con el tallo. En estudios recientes, se ha encontrado que la remoción de la parte aérea estimula la longitud de las raíces en varias de las especies con capacidad de formación de yemas adventicias (Barchuk et al. 2006). De tal forma, sería interesante considerar en estudios posteriores la capacidad de respuesta de *A. quebracho-blanco* a nivel radical.

Desde el punto de vista sucesional, el rebrote puede favorecer el auto-reemplazo de la especie ya que confiere por largo tiempo una persistencia *in situ* de los juveniles y retrasa la muerte de estos en un ambiente que es limitante para los mismos. La persistencia como rebrote les permitirá tolerar largos períodos de estrés y de poco a nulo reclutamiento y al mismo tiempo hacer frente al impacto de los grandes herbívoros. La acumulación de individuos de pequeño tamaño y rebrotadas también podría indicar que la especie posee restricciones para superar la etapa de establecimiento bajo las condiciones climáticas actuales del Chaco Árido (Díaz et al. 1998).

Las plántulas *A. quebracho-blanco* poseerían tres estrategias para enfrentar un ambiente árido. La primera se relaciona con la asociación con una planta nodriza (Barchuk et al. 2005). La segunda fue investigada en este estudio y consiste en el rebrote después de eventos extremos como perturbaciones, herbivoría y sequías. La tercera estrategia que se plantea como hipótesis es que la pérdida de biomasa aérea y el consiguiente rebrote estimularía el crecimiento radical en profundidad, aspecto crucial para una especie que requiere independizarse de las condiciones hídricas de la superficie y como una respuesta plástica al estrés o a las perturbaciones. La remoción de toda la biomasa aérea no limitaría la supervivencia y las estructuras subterráneas, a su vez, favorecerían el reinicio del crecimiento en respuesta a nuevas condiciones favorables. Estas hipótesis serían indagadas en futuros trabajos. Final-

mente, pensamos que el rebrote contribuiría a la resiliencia de la especie en la etapa juvenil y junto con la facilitación, son mecanismos de la sucesión después de una perturbación en el Chaco Árido (Noble & Slatyer 1977).

BIBLIOGRAFÍA

- BARCHUK AH; EB CAMPOS; C OVIEDO & MP DÍAZ. 2006. Supervivencia y crecimiento de plántulas de especies leñosas del Chaco Árido sometidas a remoción de la biomasa aérea. *Ecol. Austral*, **16**:47-61.
- BARCHUK, AH & MP DÍAZ. 1999. Regeneration and structure of *Aspidosperma quebracho-blanco* Schl. in the Arid Chaco (Córdoba, Argentina). *For. Ecol. Manag.*, **118**:31-36.
- BARCHUK, AH; A VALIENTE-BANUET & MP DÍAZ. 2005. Effect of shrubs and seasonal variability of rainfalls in the establishment of *Aspidosperma quebracho-blanco* Schlecht in two edaphically contrasting environments. *Austral Ecol.*, **30**:695-705.
- BELL, TL & F OJEDA. 1999. Underground Starch Storage in Erica Species of the Cape Floristic Region - Differences Between Seeders and Resprouters. *New Phytol.*, **144**:143-152.
- BOND, WJ & JJ MIDGLEY. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Ecology & Evolution*, **16**:45-51.
- CALVO, L; R TARREGA & E LUIS. 2002. Regeneration patterns in a *Calluna vulgaris* heathland in the Cantabrian mountains (NW Spain): effects of burning, cutting and ploughing. *Acta Oecol.*, **23**:81-90.
- CAPITANELLI, R. 1979A. Geomorfología. Pp. 213-296 en: J Vázquez, R Miatello & M Roque (eds). *Geografía Física de la Provincia de Córdoba*. Ed. Boldt. Buenos Aires, Argentina.
- CAPITANELLI, R. 1979B. Clima. Pp. 45-138 en: J Vázquez; R Miatello & M Roque (eds). *Geografía Física de la Provincia de Córdoba*. Ed. Boldt. Buenos Aires, Argentina.
- CARRANZA, ML; MR CABIDO; A ACOSTA & SA PÁEZ. 1992. The vegetal community of the natural provincial Park and Natural Forestal Reserve of Chancaní, Province of Córdoba. *Lilloa*, **38**:75-92.
- CASTRO-DIEZ, P; JP PUYRAVAUD; JHC CORNELISSEN & P VILLAR SALVADOR. 1998. Stem anatomy and relative growth rate in seedling of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia*, **116**:57-66.
- DÍAZ, S; M CABIDO & F CASANOVES. 1998. Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. Pp. 339-361 in: E Weiher & P Keddy (eds.). *Ecological Assembly Rules. Perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press.

- ESAU, K. 1965. *Plant Anatomy*. 2nd ed. Wiley. New York, USA.
- GRACIA, M; J RETANA & FX PICÓ. 2001. Seedling bank dynamics in managed holm oak (*Quercus ilex*) forests. *Ann. For. Sci.*, **58**:843–852 .
- HARMS, KE; JW DALLING & AIZPRUA. 1997. Regeneration from cotyledons in *Gustavia superba* (Lecythidaceae). *Biotropica*, **29**:234-237.
- HUNZIKER, AT. 1946. Raíces gemíferas en algunas plantas leñosas argentinas. *Rev. Argent. Agron.*, **13**:57-54.
- JAMES, S. 1984. Lignotubers and burls. Their structure, function and ecological significance in Mediterranean ecosystems. *The Botanical Review*, **50**:225-266.
- JARSUN, B; J GORGAS; E ZAMORA & E LOVERA. 1989. *Atlas de suelos de la República Argentina. Sector Provincia de Córdoba*. Convenio INTA-PNUD. Córdoba, Argentina. 750 pp.
- KAMMESHEIDT, L. 1999. Forest recovery by root suckers and above-ground sprouts after slash-and-burn agriculture, fire and logging in Paraguay and Venezuela. *J. Trop. Ecol.* **15**:143-157.
- KITAJIMA K & M FENNER. 2000. Seedling regenerative ecology. Pp 331-360 in: M Fenner (ed.). *Seeds: Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2nd ed. Wallingford Redwood Press Ltd.
- LUTI, R; M SOLIS; F GALERA; N MÜLLER DE FERREIRA; M BERZAL ET AL. 1979. Vegetación Pp. 297-368 en: J Vazquez; R Miatello & M Roque (eds). *Geografía Física de la Provincia de Córdoba*. Ed. Boldt. Buenos Aires, Argentina.
- MARTÍNKOVÁ, J; M KOEVAROVÁ; J KLIMEŠOVÁ. 2004. Resprouting after disturbance in the short-lived herb *Rorippa palustris* (Brassicaceae): an experiment with juveniles. *Acta Oecol.* **25**:143–150.
- MCCULLAGH, P & JA NELDER. 1989. *Generalized Linear Models*. Chapman & Hall. London. 511pp.
- MIBUS, R & M SEDGLEY. 2000. Early Lignotuber Formation in *Banksia*-Investigations into the Anatomy of the Cotyledonary Node of Two *Banksia* (Proteaceae) Species. *Ann. Bot.*, **86**:575-587.
- MOGLIA, M & G JOFRE. 1998. Response to clearing of woody plants in a forest of quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) and algarrobo (*Prosopis flexuosa*) in the Province of San Luis (Argentina). *Phyton*, **63**:257-265.
- 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.
- NOBLE, IR & RO SLATYER. 1977. Postfire succession of plants in Mediterranean ecosystems. Pp. 27–36 in *Proceedings of the symposium on environmental consequences of fire and fuel management in Mediterranean Ecosystems*. USDA Forest Service. Palo Alto, CA.
- PACIOREK, CJ; R CONDIT; P HUBBELL & RB FOSTER .2000. The demographics of resprouting in tree and shrub species of a moist tropical forest. *J. Ecol.*, **88**:765-777.
- SCHWILK, D & DD ACKERLY. 2005. Is there a cost to resprouting? seedling growth rate and drought tolerance in sprouting and nonsprouting ceanothus (Rhamnaceae). *Am. J. Bot.*, **92**(3):404–410.
- SONESSON, LK. 1994. Growth and survival after cotyledon removal in *Quercus robur* seedling grown in different natural soil types. *Oikos*, **69**:65-70.
- VERDAGUER, D; E GARCIA-BERTHOU; G PASCUAL & P PUIGDERRAJOLS. 2000. Sprouting of seedlings of three *Quercus* species in relation to repeated pruning and the cotyledonary node. *Aust. J. Bot.*, **49**:67-74.
- WELLS, P. 1968. The relation between mode of reproduction and extent of speciation in woody genera of the California Chaparral. *Evolution*, **23**:264-267.
- WILDY, DT & JS PATE. 2002. Quantifying above- and below-ground growth responses of the western Australian oil mallee, *Eucalyptus kochii* subsp. *plenissima*, to contrasting decapitation regimes. *Ann. Bot.*, **90**:185-97.

