

## Morfología del arbusto nativo *Mulinum spinosum* en sectores quemados de pastizales del NO de la Patagonia

MARÍA A DAMASCOS <sup>1,✉</sup> & LUCIANA GHERMANDI <sup>2</sup>

1. Departamento de Botánica, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.
2. CONICET- Laboratorio Ecotono, Departamento de Ecología, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.

**RESUMEN.** Se comparó la morfología aérea de plantas de *Mulinum spinosum* que rebrotaron en un área incendiada cuatro años antes y de otras (controles) presentes en un sitio sin incendios durante al menos los diez años previos. En ambos sitios, se estudió la extensión lineal de los ejes en los cuatro años posteriores al momento del incendio, el número y la biomasa de los ejes, las flores y los tallos presentes en la última capa de crecimiento anual (UCC). Sólo en el primer año después del incendio, los ejes de las plantas quemadas crecieron más que los de los controles. Las plantas quemadas mostraron menor altura, área basal, volumen total y de la UCC que los controles. El número y la biomasa de ejes, flores y hojas de la UCC fueron similares en las plantas quemadas y en los controles. Durante los cuatro años posteriores al incendio, las plantas quemadas restablecieron la partición de biomasa de la UCC a valores similares a los de las plantas que crecieron en el área no afectada por el fuego. Esta rápida recuperación de la biomasa aérea podría explicar en parte la dominancia de *M. spinosum* en áreas alteradas de los pastizales del NO de la Patagonia.

[Palabras clave: *Mulinum spinosum*, biomasa aérea, crecimiento de ejes, incendios, rebrotes, tipos de ejes anuales, pastizales, Patagonia]

**ABSTRACT. Morphology of native shrub *Mulinum spinosum* in burned sectors of NW Patagonia grasslands:** The aerial plant morphology of *Mulinum spinosum* shrubs resprouted at a grassland sector burned four years ago and those of shrubs growing without fires at least during the previous ten years (controls) were compared. The linear shoot extension during the four post-fire years and the number and biomass of shoots, leaves and flowers in the last annual growth layer (UCC) was studied in burned plants and controls. Only during the first post-fire year, the shoots of the burned plants grew more than those of controls. Four years after the fire the burned plants exhibited lower height, basal area, total and UCC volume than control plants. The number and biomass of shoots, leaves and flowers of the UCC were similar in both compared plant groups. During the four years after fire, the burned plants recovered the biomass partitioning of the UCC to similar values than those of plants that did not suffer the fire effects by near ten years. This fast recovery of the aerial plant biomass would explain in part the *M. spinosum* plant dominance in disturbed areas of NW Patagonia grasslands.

[Keywords: aerial biomass, annual shoot types, fire, grasslands, *Mulinum spinosum*, Patagonia, resprout, shoot growth]

✉ Departamento de Botánica, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, (8400) Bariloche, Argentina.  
damascos@cab.cnea.gov.ar

Recibido: 3 de octubre de 2006; Fin de arbitraje: 13 de diciembre de 2006; Revisión recibida: 19 de febrero de 2007; Segunda revisión recibida: 12 de abril de 2007; Aceptado: 12 de abril de 2007

## INTRODUCCIÓN

Los incendios estructuran las comunidades dependiendo de la capacidad de las plantas de sobrevivir, de las características propias de cada especie (localización de los tejidos meristemáticos, forma de vida) y del estado de la planta en el momento del incendio (cantidad de biomasa aérea, cantidad de reservas de carbohidratos, edad). En las áreas incendiadas, los arbustos rebrotantes se benefician con la liberación de recursos (Montes et al. 2004), recolonizándolas rápidamente. La estacionalidad y severidad de los incendios, y las condiciones meteorológicas pre y post-fuego afectan el comportamiento de las plantas (Malanson & O'Leary 1985; Whelan 1995; Cruz & Moreno 2001). Dependiendo de la severidad del incendio, las estructuras subterráneas, a partir de las cuales se produce el rebrote, pueden sobrevivir y las plantas regenerarse (Drewa et al. 2002). A nivel poblacional, la habilidad de rebrotar reduce el recambio poblacional minimizando el efecto de la alteración y la dependencia de la población con respecto a las semillas (Bond & Migley 2001).

En las especies perennes, la recuperación post-fuego por rebrote es frecuente y permite su persistencia a escala de sitio (Bond and Midgley 2001; Ghermandi et al. 2004). La producción de rebrotes basales, originados por la activación de yemas durmientes del tallo principal (sensu Kozłowski & Pallardy 1996), es una importante estrategia de las plantas para reparar los daños causados a su arquitectura aérea por los disturbios (Hallé et al. 1978). Esta habilidad es considerada crítica en zonas expuestas frecuentemente a disturbios catastróficos como los incendios o a la eliminación de la vegetación por causas naturales o antropogénicas (Lloret & Vilá 1997; Sakai et al. 1997; Barchuk & Díaz 1999; Masaka et al. 2000). El 80 % de las especies de los bosques andino-patagónicos, que sufren disturbios frecuentes, tienen capacidad de rebrotar desde los restos de tallos y raíces presentes en el suelo (Damascos et al. 1999).

Para la región andina y especialmente para el área esteparia no se ha estudiado la

respuesta morfológica post-fuego de las plantas con capacidad de rebrote. *Mulinum spinosum* (Cav.) Persoon (Apiaceae) es una especie con hojas espinosas trífidas que pertenece al grupo de los cojines hemisféricos huecos (Rauh 1939). El crecimiento anual de la planta está restringido a una capa externa periférica del cojín (<12 cm de espesor) mientras que la parte interna está formada por los tallos y los restos de hojas, vainas foliares e inflorescencias que se secan. Esta arquitectura es extremadamente favorable para la propagación de los incendios, dado que provee de material combustible fino de trama laxa, lo cual facilita la presencia de oxígeno favoreciendo la combustión. Sin embargo, las características morfológicas mencionadas están acompañadas por una alta capacidad de rebrote, lo que la convierte en una especie muy adaptada a los incendios. En efecto, *M. spinosum* exhibe una mayor eficiencia de rebrote post-fuego que otros arbustos con igual atributo en la misma área y muestra también ventajas con respecto a otras especies de la comunidad (Ghermandi et al. 2006).

En este trabajo se estudiaron las características de las plantas de *M. spinosum* presentes en un área que había sido totalmente quemada cuatro años atrás y de otras que crecían en una zona que no había sido afectada por incendios durante por lo menos diez años. Se comparó la variación de la morfología de la parte aérea de la planta (altura, área basal, volumen) y de la longitud de ejes producidos en años sucesivos presentes en forma secuencial a lo largo de las ramas entre plantas de *M. spinosum* que rebrotaron después de un incendio y plantas de un área no incendiada o control. Partimos de la idea de que el ahorro de carbono, no invertido en el mantenimiento de estructuras vegetativas construidas en años previos, de las plantas quemadas resultaría en una mayor asignación de reservas al crecimiento inicial luego del rebrote, con respecto a las plantas no quemadas. Una rápida recuperación del área fotosintética resultaría, entonces, de una mayor inversión en biomasa foliar a expensas de la reproducción en las plantas post-incendio con respecto a los controles.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Area de estudio y características de la especie*

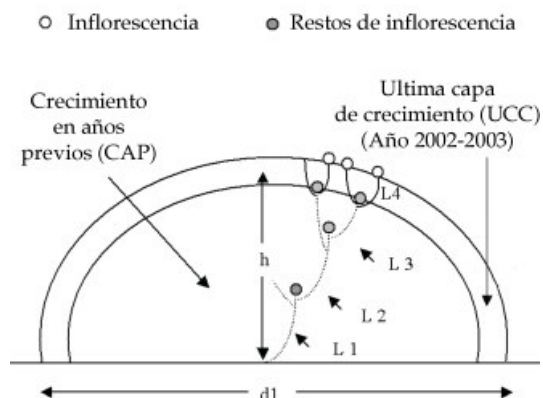
Se estudiaron plantas de *M. spinosum* presentes en pastizales ubicados aproximadamente a 30 km al este de San Carlos de Bariloche (41° 08' S - 71° 18' W), Río Negro. En febrero de 2003 se realizó el muestreo en dos sitios, uno había sufrido un incendio extenso y severo cuatro años antes (Ghermandi et al. 2004) y en el otro, de características similares, no habían ocurrido incendios por lo menos durante los diez años previos. En cada sitio, quemado y control se delimitó una parcela de 100 x 100 m. Este diseño de muestreo tiene la limitación de no poseer réplicas para cada sitio. Sin embargo, a menos que varias áreas similares en sus características ambientales hubieran sido afectadas por el mismo incendio y con igual intensidad, resulta difícil contar con repeticiones comparables. Los sitios seleccionados (quemado y control) correspondían a un área homogénea por sus características físicas y por la vegetación dominante. La vegetación presente es la típica de los pastizales de transición del NO de la Patagonia, cuyas formas de vida dominantes son las gramíneas cespitosas y los arbustos (León et al. 1998; Anchorena et al. 1993). El clima es templado, mediterráneo, con el 60% de las precipitaciones acumuladas en otoño-invierno y un moderado déficit hídrico durante el verano (Ghermandi et al. 2004). Como consecuencia, el crecimiento de las plantas está condicionado por la baja disponibilidad hídrica del verano y por las bajas temperaturas invernales (Soriano & Sala 1983). Durante el desarrollo de este trabajo se mantuvieron los patrones estacionales de precipitación y temperatura descriptos, pero con una considerable variabilidad interanual de las precipitaciones (373 mm en 1998, 623 mm en 1999, 1060 mm en 2000, 921 mm en 2001, 1106 mm en 2002 y 718 mm en 2003).

*M. spinosum* tiene una amplia distribución en los ambientes semiáridos de la Patagonia, reemplazando frecuentemente a los pastos palatables en áreas sobre-pastoreadas del Distrito Subandino (León & Aguiar 1985; Aguiar & Sala 1998). También invade áreas alteradas en la

zona de los bosques templados (Cabrera & Willink 1980). Es un sub-arbusto deciduo cuyo crecimiento anual comienza a fines del verano (principios de marzo), luego que los ejes que se extendieron durante la primavera previa florecieron en su parte distal y sufrieron la mortalidad de todas o parte de sus hojas dependiendo de las condiciones de humedad reinantes durante el verano. La naturaleza decidua de su follaje determina que el reinicio del crecimiento, durante la primavera, dependa exclusivamente de la movilización de las reservas acumuladas en la estación previa. Los nuevos ejes (ejes cortos temporarios) producidos a fines del verano crecen poco durante el otoño, reposan durante el invierno y continúan alargándose y produciendo nuevos entrenudos durante la primavera siguiente, entre septiembre y enero. Florecen durante el período noviembre-enero. En el 82-89 % de los ejes anuales el crecimiento es limitado por la floración en la parte distal de los mismos (Damascos, datos no publ.). El sistema radical de *M. spinosum* tiene una gruesa raíz pivotante y supera el metro de profundidad (Fernandez & Paruelo 1988).

### *Muestreo y análisis de los datos*

El muestreo se realizó a fines de febrero de 2003 cuando los ejes de las plantas de *M. spinosum* ya habían completado su extensión y florecido en su parte distal. Se eligieron al azar diez plantas en el área incendiada cuatro años atrás (plantas quemadas) y diez plantas en el área sin incendio (plantas control). En esta última zona se descartaron aquellas matas formadas por la coalescencia de más de un individuo. Se midió la altura (h) y dos diámetros (d1 y d2) perpendiculares por planta (Figura 1). Se asumió que las plantas eran hemielipsoides y, por lo tanto, se calculó el área basal ( $d_1 \cdot d_2$ ) y el volumen total (VT) de cada planta  $VT = 2/3 \Pi (h r_1 r_2)$  siendo  $r_1$  y  $r_2$  los dos radios. Se restó la longitud media de los brotes formados en el último período (a) a la altura y a los dos radios y se calculó el volumen del crecimiento acumulado durante los años previos a la medición,  $VCAP = 2/3 \Pi [(h-a)(r_1-a)(r_2-a)]$ . Finalmente, se calculó el volumen de la última capa de crecimiento anual (UCC), como la diferencia entre el VT y el VCAP.



**Figura 1.** Representación esquemática de la planta de *M. spinosum*, de los estratos determinados y de las mediciones tomadas a lo largo de las ramas. d: diámetro; h: altura; L: longitud de los ejes en diferentes períodos.

**Figure 1.** Schematic representation of *M. spinosum* plants, the determined plant layers and the measures taking along the shoots. D: diameter; h: height; L: shoot length at different periods.

En 16 de las plantas estudiadas se cortaron dos ramas completas por planta desde la parte basal en contacto con el suelo. En cada rama se midió la longitud de los ejes producidos en los cuatro últimos años partiendo desde la periferia (crecimiento 2002-2003) de la planta hacia la base (Figura 1). Para cada año se midió la longitud del eje dominante presente sobre la rama (Figura 1). El límite entre dos ejes sucesivos se determinó por la presencia de restos de las inflorescencias o por la existencia de un conjunto de entrenudos cortos en la parte distal del eje. En tres de las plantas de cada área se separó toda la biomasa producida durante el último año, distinguiéndola por su turgencia y su color verde amarillento en comparación con los sectores de la planta correspondientes a años previos, que se presentaban secos y de color gris. Se separaron las hojas (láminas foliares), las flores y los tallos. Se contó el número de hojas, flores y tallos y se los secó en forma separada en estufa a 75°C durante 48 hs para estimar el peso seco de cada fracción. Los valores de número y biomasa de tallos, hojas y flores se expresaron por unidad de área basal.

*Comunicación breve*

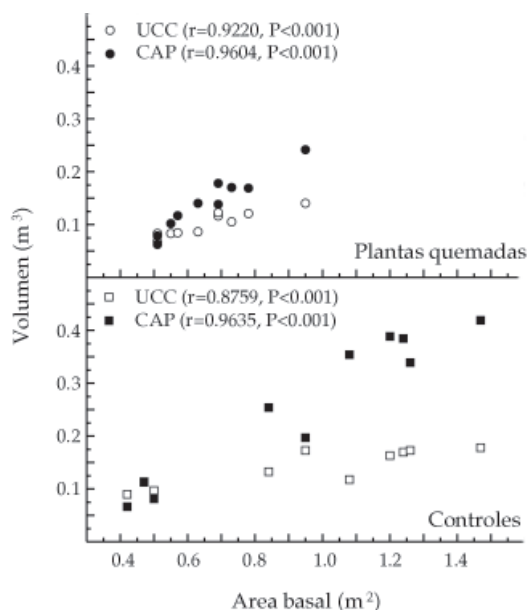
Las variables morfológicas determinadas se compararon entre las plantas quemadas y los controles usando la prueba de t de Student (Zar 1999). La diferencia en la longitud de los ejes anuales producidos después del incendio se estudió con un análisis de varianza de dos vías considerando dos factores: condición (plantas quemadas y controles) y período bianual de producción de los ejes (1999-2000, 2000-2001, 2001-2002, 2002-2003). Cada dato correspondió al promedio de los dos ejes medidos por período en cada planta (n=8). Las medias se compararon con pruebas de Tukey. La dependencia entre variables se analizó con el coeficiente de correlación de Spearman (Zar 1999).

## RESULTADOS

Cuatro años después del incendio, las plantas de *M. spinosum* del área quemada mostraron menor área basal y altura que las plantas control (Tabla 1). Lo mismo ocurrió con el volumen total, el de la última capa de crecimiento anual (UCC) y el de la parte interna de la planta (crecimiento en años previos, CAP) (Tabla 1). El volumen de la UCC y de la CAP de las plantas quemadas y de los controles se correlacionó con el área basal (Figura 2).

El efecto del fuego sobre la longitud de los ejes dependió del momento de medición (interacción significativa condición x período,  $F=3.3420$ ,  $P=0.0260$ , Figura 3). Durante el primer año posterior al incendio los ejes de las plantas quemadas fueron más largos que los de las plantas control mientras que en el resto de los años no difirieron significativamente (Figura 3). El crecimiento de los ejes varió entre tipos de eje ya que el del primer año fue mayor al resto para ambos grupos de plantas ( $F=20.286$ ,  $P<0.001$ , Figura 3).

Tanto el número de tallos, hojas y flores como su biomasa por unidad de superficie no difirieron entre ambos grupos de plantas (Tabla 1). En ambas condiciones, la mayor inversión de biomasa aérea correspondió a las hojas (plantas quemadas=50-55%, controles=39-61%). La biomasa de flores varió entre 15-18% (plantas quemadas) y 8-23% (controles). En los tallos



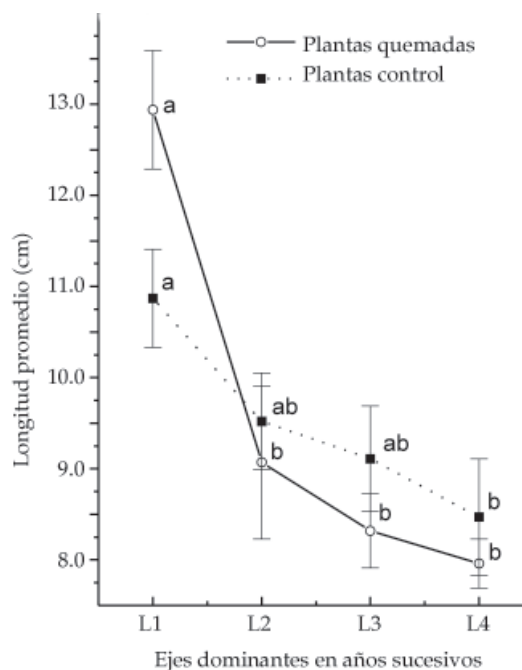
**Figura 2.** Volumen de la última capa de crecimiento anual (UCC) y de la parte interna de las plantas (crecimiento en años previos, CAP) en las plantas quemadas y en los controles de *M. spinosum* con respecto al área basal de la planta. r: coeficiente de correlación de Spearman, P: probabilidad asociada.

**Figure 2.** Volume of the last annual growth layer (UCC) and of the previous year growth layer (CAP) in burned and control *M. spinosum* plants in relation to the plant basal area. r: Spearman correlation coefficient; P: associated probability.

de las plantas del área quemada se acumuló entre el 30 y el 32% de la biomasa aérea anual mientras que en los controles este valor varió entre el 30 y el 41%.

### DISCUSIÓN

Nuestro trabajo mostró que transcurridos cuatro años desde un episodio de fuego las plantas de *M. spinosum* restablecieron el tamaño y la partición de biomasa de la última capa de crecimiento anual a valores similares a los de plantas que no sufrieron los efectos de los incendios por cerca de diez años. Las especies deciduas por sequía, tales como *M. spinosum*, pierden más del 50% de sus hojas durante el período seco (Valladares & Pearcy 2000; Damascos, datos no publ.). De esta manera,



**Figura 3.** Longitud de los ejes de *M. spinosum* durante cuatro períodos de crecimiento (1999-2003). Mediciones realizadas desde la parte externa de la planta (L4: crecimiento durante 2002-2003) hasta el año siguiente al incendio (L1: crecimiento durante 1999-2000) en las plantas post-incendio y en los controles. Letras distintas indican diferencias significativas en el crecimiento de los ejes producidos en diferentes años dentro de cada grupo de plantas. (n=8).

**Figure 3.** *M. spinosum* shoot length during four growth seasons (1999-2003). Measures carried out since the external plant part (L4: growth during 2002-2003) to the year following the fire (L1: growth during 1999-2000) in post-fire and in controls. Distinct letters indicated significant differences of shoot growth at different years inside each plant group. (n=8).

cada primavera la planta depende de las reservas remanentes en las raíces para renovar su biomasa aérea. La producción a fines del verano de ejes que permanecen como ejes cortos en forma temporaria durante el período otoño-invierno y que reinician su extensión en la primavera siguiente, implica la disponibilidad temprana de meristemas y, junto con las partes viejas de la planta, actúan como sumidero de carbono durante el período sin hojas reduciendo las reservas disponibles para la construc-

**Tabla 1.** Atributos morfológicos (media±ES) medidos en las plantas quemadas y en las plantas control de *M. spinosum*. n: tamaño de la muestra; UCC: última capa de crecimiento (estación de crecimiento 2002-2003); CAP: crecimiento en años previos; P: probabilidad asociada, prueba de t de Student. En negrita se indican las probabilidades correspondientes a diferencias significativas entre las características de las plantas de ambas condiciones.

**Table 1.** Morphological attributes (mean±ES) measured in post-fire and in control plants of *M. spinosum*. n: sample size; UCC: last annual growth layer; CAP: previous year growth layer; P: associated probability to the Student t test. Bold P values indicate significant differences between the characteristics of both plant groups.

VARIABLES	Plantas quemadas	Plantas control	P
Area basal (m <sup>2</sup> ) <sup>(1)</sup>	0.66±0.04	0.94±0.12	<b>0.038</b>
Altura de la planta (m) <sup>(1)</sup>	0.52±0.02	0.61±0.02	<b>0.0038</b>
Altura de UCC (cm) <sup>(1)</sup>	8.17±0.29	8.24±0.52	0.9009
Volumen de la planta (m <sup>3</sup> ) <sup>(1)</sup>	0.23±0.02	0.39±0.05	<b>0.0128</b>
Volumen UCC (m <sup>3</sup> ) <sup>(1)</sup>	0.10±0.01	0.14±0.01	<b>0.0074</b>
Volumen CAP (m <sup>3</sup> ) <sup>(1)</sup>	0.13±0.02	0.25±0.04	<b>0.0195</b>
Ejes/m <sup>2</sup> <sup>(2)</sup>	1528.67±308.02	2733.00±1090.84	0.3479
Hojas/m <sup>2</sup> <sup>(2)</sup>	8269.67±4169.38	6102.00±1368.16	0.6472
Flores/m <sup>2</sup> <sup>(2)</sup>	1278.00±379.68	719.33±264.528	0.2938
Biomasa de ejes/m <sup>2</sup> <sup>(2)</sup>	275.26±126.94	397.34±155.48	0.6205
Biomasa de hojas/m <sup>2</sup> <sup>(2)</sup>	455.94±196.26	503.50±162.95	0.8646
Biomasa de flores/m <sup>2</sup> <sup>(2)</sup>	152.50±82.02	165.94±69.96	0.9097

<sup>(1)</sup> n= 10 plantas

<sup>(2)</sup> n= 3 plantas

ción de nueva biomasa. Las plantas quemadas, por el contrario, no utilizarían reservas para el mantenimiento de la parte aérea por lo que dispondrían de una mayor proporción de reservas para reanudar el crecimiento y la regeneración de la parte aérea. Asimismo, en las áreas incendiadas, las plantas quemadas experimentarían una estimulación del crecimiento debido a la mayor disponibilidad de nutrientes provenientes de las cenizas y a la liberación de la competencia por luz, hecho ya documentado para otras especies arbustivas y coirones también (Ghermandi et al. 2006). Esta liberación de recursos explicaría el mayor alargamiento de los ejes de las plantas quemadas encontrado en el año subsiguiente al incendio.

La temprana formación de ejes más largos en las plantas quemadas les permitiría una mayor exploración del espacio circundante. Dado que la producción de ejes largos con baja densidad foliar es, en los arbustos en general, más costosa en términos de carbono que la

exploración del ambiente interno dentro de la planta por medio de más ejes cortos (Day & Gould 1997), determinaría la eventual menor disponibilidad de reservas durante los años siguientes reflejada en el menor crecimiento de los tallos; a esto se sumaría la mayor demanda de carbono para el mantenimiento de los tallos más largos formados el primer año. Este patrón de crecimiento verificado en años sucesivos, sin embargo, no fue exclusivo de las plantas quemadas. Los ejes de las plantas no quemadas, que crecieron menos durante el primer año, también mostraron bajo crecimiento en los años sucesivos. Esta variación interanual podría explicarse por la mayor disponibilidad hídrica de la primavera posterior al incendio con respecto a las primaveras subsiguientes. Esto coincide con variaciones en la extensión de los ejes y en la densidad foliar asociadas con las precipitaciones, documentadas para *Mulinum* en otros estudios (Damascos, datos no publ.). Adicionalmente, diversas especies sufren una reducción de la longitud de sus unidades de crecimiento a lo largo de

su ontogenia, proceso conocido como deriva de los ejes, que representa un agotamiento en el vigor de los meristemas apicales en especies con ejes de crecimiento continuo y axilares en las especies con producción de módulos de crecimiento definido (Reffye et al. 1991; Barthelemy & Caraglio, en prensa). Un elemento a considerar es que la parte aérea de las plantas quemadas tenía la misma edad mientras que el grupo control se encontraba formado por plantas que tenían diferente edad y exhibían, por lo tanto, diferencias en el vigor de sus ejes. En resumen, las plantas del área quemada crecieron más que las plantas control en el año posterior al incendio posiblemente porque existía en su parte subterránea una mayor reserva de carbono que en las plantas control en las cuales parte del carbono anual producido se derivaría al mantenimiento de su estructura construida en años previos.

La capacidad de rebrote tiene un significado diferente según la edad de la planta pues en los individuos jóvenes representaría una estrategia de repoblamiento en tanto que en plantas adultas estaría indicando su potencial persistencia luego de un disturbio (Bond & Midgley 2001). En el caso de *M. spinosum* el rebrote constituye tanto una estrategia de repoblamiento como de persistencia. El rebrote de las plantas quemadas recupera el área pero a su vez, al ser plantas adultas, implica una estrategia de persistencia de los individuos. Por otro lado, en algunas especies que rebrotan la alta capacidad de alocaión de biomasa a las estructuras vegetativas secundarias no actuaría limitando la disponibilidad de recursos para la reproducción sexual (Cruz & Moreno 2001). Cuatro años después del incendio tanto las plantas quemadas como los controles invirtieron una proporción similar de recursos en la formación de inflorescencias. Dado que en ambos grupos de plantas se contabilizó también igual proporción de biomasa en tallos y hojas en la última capa de crecimiento anual estudiada (formada en el período 2002-2003), no pudo demostrarse, como se esperaba, una mayor inversión de carbono en estructuras vegetativas en las plantas quemadas.

Se ha indicado que la cobertura de *M. spinosum* aumenta tanto en las zonas más áridas (Paruelo et al. 1998) como en áreas alteradas

(León & Aguiar 1985; Aguiar & Sala 1998; Ghermandi et al. 2006). En general, la capacidad de rebrote basal es una estrategia presente en especies que crecen en sitios sometidos a disturbio severos, como los incendios (Bellingham & Sparrow 2000). Los resultados del presente estudio indican que *M. spinosum* además de formar rebrotes a partir de yemas basales, exhibe una rápida recuperación de la biomasa aérea en las áreas incendiadas lo cual favorecería su dominancia en sectores de los pastizales del NO de la Patagonia, sometidos a disturbios frecuentes.

## AGRADECIMIENTOS

A los revisores anónimos y Editores asociados por sus valiosas críticas y sugerencias.

## BIBLIOGRAFÍA

- AGUIAR, MR & OE SALA. 1998. Interactions among grasses, shrubs, and herbivores in Patagonian grass-shrubs steppes. *Ecología Austral*, **8**: 201-210.
- ANCHORENA, J; AM CINGOLANI & D BRAN. 1993. *Mapa de vegetación de Estancia San Ramón*. Comunicación técnica N° 24. Recursos naturales-Relevamiento. Proy. Ludepa. Convenio INTA GTZ, S.C. de Bariloche.
- BARCHUK, AL & MP DÍAZ. 1999. Regeneration and structure of *Aspidosperma quebracho-blanco* Schl. in the arid Chaco (Córdoba, Argentina). *Forest ecology and management*, **118**: 31-36.
- BARTHÉLÉMY, D & Y CARAGLIO. (in press). Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach of plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* (invited paper).
- BELLINGHAM, PJ & AD SPARROW. 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos*, **89**: 409-416.
- BOND, WJ & JJ MIDGLEY 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 45-51.
- CABRERA, A & A WILLINK 1980. *Biogeografía de América Latina*. Washington, DC: General Secretariat of the Organization of American States, Serie de Biología **13**.
- CRUZ, A & JM MORENO. 2001. No allocation trade-offs between flowering and sprouting in the lignotuberous, mediterranean shrub *Erica australis*. *Acta Oecologica*, **22**: 121-127.

- DAMASCOS, MA; L GHERMANDI & A LADIO. 1999. About the persistence of the native species of a Patagonian *Austrocedrus chilensis* forest. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, **25**: 21-35.
- DAY, JS & KS GOULD. 1997. Vegetative architecture of *Elaeocarpus hookerianus*. Periodic growth patterns in divaricating juvenils. *Annals of Botany*, **79**: 407-416.
- DREWA PB, WJ PLATT & EB MOSER. 2002. Fire effects on resprouting of shrubs in headwaters of southeastern longleaf pine savannas. *Ecology*, **83**: 755-767.
- FERNÁNDEZ, RJ & JM PARUELO. 1988. Root system of two Patagonian shrubs: a quantitative description using a geometrical method. *Journal of Range Management*, **41**: 220-223.
- GHERMANDI L; N GUTHMANN & D BRAN. 2004. Early post-fire succession in northwestern Patagonia grasslands. *Journal of Vegetation Science*, **15**: 67-76.
- GHERMANDI, L; J FRANZESE & P PARODI. 2006. Arbustos en los pastizales del noroeste de la Patagonia: ¿persistencia o avance postfuego? Pp.: 157-160 in: *Libro de Actas ECOFUEGO 2006*. Segunda Reunión Patagónica y Tercera Nacional sobre Ecología y Manejo del Fuego, Esquel.
- HALLÉ, F; R OLDEMAN & P TOMLINSON. 1978. *Tropical Trees and Forest. An architectural analysis*. Springer-Verlag, New York.
- KOZŁOWSKI, TT & SG PALLARDY. 1996. *Physiology of woody plants*. Second edition. Academic Press. San Diego, USA. 408 pp.
- LEÓN, RJC & MR AGUIAR. 1985. El deterioro por uso pastoril en estepas herbáceas patagónicas. *Phytocoenología*, **13**:181-196.
- LEÓN, RJC; D BRAN; M COLLANTES; JM PARUELO & OE SALA. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extrandina. *Ecología Austral*, **8**: 125-144.
- LLORET, F & M VILÁ. 1997. Clearing of vegetation in Mediterranean Garrigue: response after a wild-fire. *Forest ecology and management*, **93**: 227-234.
- MALANSON, GP & JP O'LEARY. 1985. Effects of fire and habitat on post-fire regeneration in mediterranean-type ecosystems: *Ceanothus spinosus* chaparral and Californian coastal sage scrub. *Acta Oecologica*, **6**:169-181.
- MASAKA, K; O YASUYUKI & K YAMADA. 2000. Fire tolerance and the fire-related sprouting characteristics of two cool-temperate broad-leaved tree species. *Annals of Botany*, **85**: 137-142.
- MONTES, N; C BALLINI & J FAURES. 2004. A comparative study of aboveground biomass of three Mediterranean species in a post-fire succession. *Acta oecologica*, **25**: 1-6.
- PARUELO, JM; A BELTRÁN; E JÓBBAGY; OE SALA & R GOLLUSCIO. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral*, **8**: 85-101.
- RAUH, W. 1939. Über polsterformigen wuchs. *Nova Acta Leopoldina. Neve Folge*, **7**:267-508.
- REFFYE, P; P DINOUARD & D BARTHÉLÉMY. 1991. Modelisation et simulation de l'architecture de l'Orme de Japon *Zelkova serrata* (Thumb.) Makino (Ulmaceae): la notion the axe de référence. C.R. 2éme Colloq. Int. Sur l'arbre, Montpellier, *Naturalia Monspelienisa*, 251-266.
- SAKAI, A; S SAKAI & F AKIYAMA. 1997. Do sprouting tree species on erosion-prone sites carry large reserves of resources? *Annals of Botany*, **79**: 625-630.
- SORIANO, A & OE SALA. 1983. Ecological strategies in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio*, **56**:9-15.
- VALLADARES, F & RW PEARCY. 2000. The role of crown architecture for light harvesting and carbon gain in extreme light environments assessed with a realistic 3-D model. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, **58**: 3-16.
- WHELAN, RJ 1995. *The ecology of fire*. Cambridge University Press, Australia. 346 pp.
- ZAR, JH. 1999. *Biostatistical analysis*. Fourth edition. New Jersey: Prentice Hall. 663 pp.