



Universidad  
Nacional  
de San Juan

Universidad Nacional de San Juan  
Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales  
Departamento de Biología

**Título: Efectos de la micorrización y la distancia funcional sobre las habilidades competitivas de plantas anuales nativas y exóticas del Monte: una aproximación experimental**

Tesis de grado

Licenciatura en Biología

Alumna: Alma Valentina Miranda

Director: Dr. Eduardo Pucheta

Lugar y fecha: Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales – Universidad Nacional  
de San Juan

24 de Julio de 2024

## **Agradecimientos**

*La vida no es fácil para ninguno de nosotros. Debemos tener perseverancia, y, sobre todo, confianza en nosotros mismos. Debemos creer que estamos dotados de algo y que esto debe ser alcanzado.*

-Marie Curie –

Este trabajo y todo el esfuerzo que hice para culminar va dedicado a toda mi familia que, a lo largo de este camino, me ha brindado su apoyo incondicional y un amor inmensurable. Especialmente me gustaría agradecerles a mis padres por haber guiado mi camino hacia lo que hoy es mi carrera de grado, por enseñarme el valor de los logros propios, de la disciplina y el conocimiento. Me gustaría darle las gracias desde el fondo de mi corazón a mi madre Alejandra, por siempre haber creído en mí, por darme el coraje de seguir cuando faltaron las motivaciones e inspirarme día a día con su ejemplo de mujer. A mi padre Gerardo, por enseñarme que por más difícil que sea el recorrido, hay que seguir con firmeza. A mis hermanos Julián y Román, por mostrarme desde la forma más humana, la divinidad de compartir, cuidar y amar siempre.

Le agradezco profundamente a mis abuelos Olga y Elio por la forma en que me transmitieron su ternura, comprensión, anécdotas, enseñanzas, pero sobre todo por darme el privilegio de haber compartido conmigo este camino. A mis tíos y primos, por cada domingo de risas y comidas en familia.

A mis amigas, cada una de ellas, por ser mis confidentes, por sus reflexiones, por sus enseñanzas y las alegrías y tristezas compartidas, por ser ejemplo y apoyo fundamental siempre. A mis compañerxs y amigxs que me dio la facultad, por todo lo vivido, por sus risas en clases, por los almuerzos en el comedor, por los mates diarios, por los grupos de estudio donde lo que menos hacíamos era estudiar.

A Mario, por su apoyo y motivación diaria desde el amor y la paciencia, por brindarme la tranquilidad que muchas veces no logro encontrar.

A mis profesores que marcaron con sus conocimientos algo en mí, a mi director Eduardo Pucheta por ser mi guía y mentor, a Edgardo Melián, Mayra Quiroga, María Capdeville, Agostina Manrique, Aldana Quintero, Juan Scaliter, Gabriel Gatica y Víctor Álvarez por su colaboración indispensable en la realización de este trabajo.

A mis mascotas, por cada noche de desvelo acompañándome y por el amor más puro.

Por último y no menos importante, quiero agradecerme a mí, porque cada elección, error, amor, aventura y travesura. Porque eso me transformó en la mujer que soy hoy.

## **Índice**

**Resumen 4**

**Introducción 5**

*Rasgos de especies anuales adquisitivas y conservativas 8*

**Objetivo general 12**

**Hipótesis 12**

**Objetivos específicos 12**

**Materiales y Métodos 13**

*Sitio de estudio 13*

*Trabajo en vivero 15*

*Trabajo en laboratorio 18*

*Rasgos funcionales 19*

*Área Foliar Específica 21*

*Contenido de Materia Seca Foliar 22*

*Biomasa de Frutos 24*

*Longitud de Tallo 25*

*Biomasa Aérea 26*

*Procesamiento de Imágenes 26*

*Análisis estadístico 28*

**Resultados 29**

*Análisis de Componentes Principales 29*

*Análisis de la Varianza 32*

**Discusión y conclusiones 47**

*Capacidad competitiva y de micorrización de las especies exóticas y nativas a partir de sus rasgos funcionales, en el desierto del Monte sanjuanino 47*

*Área Foliar Específica y Contenido de Materia Seca Foliar 48*

*Biomasa aérea 49*

*Longitud de tallo 50*

*Biomasa de frutos 50*

*Interacción entre competencia y micorrización como reguladores de la capacidad de asignación de rasgos de biomasa aérea y reproductiva 52*

*Recomendaciones para futuras investigaciones 53*

**Referencias bibliográficas 55**

## Resumen

Las áreas desérticas ocupan alrededor del 30% de la superficie terrestre global y la principal característica es la escasez de precipitaciones, lo que convierte al agua en el factor limitante dominante que controla procesos biológicos. Las plantas anuales comprenden uno de los estratos más importante de biomasa en las regiones desérticas áridas y semiáridas, se caracterizan por exhibir períodos cortos de crecimiento activo y largos períodos de latencia en las semillas. Para combatir la sequía, las altas temperaturas y la radiación solar, las plantas poseen características morfofuncionales (i.e. rasgos funcionales) asociadas al uso de recursos y también a la respuesta al ambiente. Además, diversos estudios demuestran que las plantas anuales muestran compensaciones en su historia de vida entre la capacidad de crecimiento rápido en condiciones favorables y la supervivencia en condiciones desfavorables. Una de las estrategias para disminuir el efecto negativo de dichas condiciones ambientales es la simbiosis micorrícica. Esta relación mejora la capacidad competitiva y la resistencia a patógenos fúngicos e insectos herbívoros jugando un rol importante en el ciclado de carbono, nitrógeno, fósforo y el aprovechamiento de los pulsos de lluvia. Con el objetivo de evaluar la capacidad competitiva y la respuesta a la micorrización por hongos micorrícicos arbusculares (HMA) en dos especies de plantas anuales de verano coexistentes en el desierto del Monte sanjuanino, se analizaron cinco rasgos funcionales: área foliar específica (AFE), contenido de materia seca foliar (CMSF), biomasa aérea (BA), largo máximo de tallo (LT) y biomasa de frutos (BF), relacionados con el desempeño de las poblaciones en una especie nativa (*Sclerophylax arnottii*) y una exótica de amplia distribución en zonas áridas (*Tribulus terrestris*). Para llevar a cabo este objetivo, se realizó la recolección de las muestras en el sistema de Médanos Grandes, en el departamento de Caucete, San Juan. Posteriormente se ejecutó el experimento en las instalaciones del Vivero y el Laboratorio de Biología perteneciente a la Universidad Nacional de San Juan. Los resultados obtenidos indican que la capacidad competitiva fue mayor en la especie nativa con respecto a la exótica. Por otro lado, en tres de los cinco rasgos las micorrizas tuvieron efectos significativos. La interacción de los tratamientos mostró que *S. arnottii* cuenta con grandes capacidades competitivas con respecto a *T. terrestris* cuenta con grandes capacidades competitivas con respecto a *T. terrestris*, mostrando un posible uso como una gran alternativa para control biológico.

## Introducción

Las áreas desérticas ocupan 75 millones de km<sup>2</sup>, alrededor del 30% de la superficie terrestre global (Bouallala *et al.*, 2020). Según la UNESCO (1977) las zonas desérticas se pueden clasificar a partir del uso del índice de aridez, el cual explica la relación entre P/ET (en la que P es la precipitación media anual y ET es la evapotranspiración media anual) (Whitford & Duval, 2019). En las tierras secas habita el 38% aproximadamente de la población mundial (Reid *et al.*, 2005). Según Noy-Meir (1973), la principal característica de las tierras secas es la escasez de precipitaciones, lo que convierte al agua en el factor limitante dominante que controla tales adaptaciones morfológicas, fisiológicas, comportamentales, reproductivas, definiendo así procesos biológicos como la dispersión, migración, entre otros. Además, define dos características presentes en los ecosistemas áridos: (a) la precipitación es muy variable a través del año y se produce con poca frecuencia y en eventos discretos; y, por otro lado, (b) la variación en la precipitación tiene un componente (impredecible) aleatorio grande. Reynolds *et al.* (2007) agregan que las altas temperaturas del aire, la baja humedad y la abundante radiación solar dan como resultado una alta evapotranspiración potencial.

Otra de las características de los desiertos es la heterogeneidad espacial causada por la cobertura vegetal que se presenta en parches de vegetación discretos dispersos dentro de una matriz de suelo desnudo (Tongway *et al.*, 2004; Ochoa-Hueso *et al.*, 2018) y el uso intensivo que se hace del sistema (FAO, 1993). Para aliviar el impacto negativo del estrés por sequía en el rendimiento de las plantas del desierto, éstas deben regular sus funciones y procesos biológicos ya que el estrés por sequía genera una profunda influencia en la supervivencia, el crecimiento y el desarrollo de las plantas, principalmente debido a limitaciones en los procesos y vías fisiológicas, morfológicas, bioquímicas y moleculares (Madouh & Quoreshi, 2023). Las plantas anuales comprenden uno de los estratos más importantes de biomasa en las regiones desérticas áridas y semiáridas, se caracterizan por exhibir períodos cortos de crecimiento activo y largos períodos de latencia de las semillas (Li *et al.*, 2008). Las plantas con estas características tienen una buena adaptabilidad a factores ambientales bióticos y abióticos durante su ciclo de vida anual, y pueden combinarse como conjuntos complementarios de estrategias de supervivencia en los desiertos (Li *et al.*, 2008; Brooks, 2000; Rolhauser & Pucheta, 2016, Rolhauser *et al.*, 2019).

En ambientes altamente perturbados, las plantas exóticas pueden alterar la estructura de las comunidades de plantas nativas existentes (Van Kleunen, 2010). Según un estudio realizado por Brooks (2000) en el desierto de Mojave, la biomasa de plantas anuales exóticas se correlaciona negativamente con la biomasa y la riqueza de especies de plantas anuales nativas, incluso cuando se tienen en cuenta factores covariables potenciales como la perturbación y los niveles de nutrientes del suelo. Una pregunta interesante es si existen factores bióticos o abióticos que generen mayores condiciones de invasividad para las especies exóticas. Por ejemplo, ¿los microorganismos presentes en el suelo de los desiertos influyen en el establecimiento de las plantas anuales exóticas? En particular, las interacciones con la comunidad microbiana del suelo han estado implicadas en invasiones exitosas de especies de plantas introducidas (Callaway *et al.*, 2004; Reinhart & Callaway, 2006). Existe un grupo de hongos benéficos de raíz, los hongos micorrícicos arbusculares (HMA), que han cobrado real importancia en estudios de establecimiento exitoso de especies. Pringle y colaboradores (2009) consideran que las interacciones con estos hongos son importantes para el éxito de las plantas invasoras a través de varios mecanismos. Estos mecanismos incluyen la supresión de invasores no micorrícicos por parte de HMA, la recepción de mayores beneficios de las asociaciones y la creación de nuevas micorrizas influyendo positivamente la trayectoria de la vida de la planta (Busby *et al.*, 2013). Además, es importante destacar que el uso de fungicidas puede tener un impacto significativo en las micorrizas, ya que no solo eliminan los hongos patógenos, sino que también pueden afectar negativamente a los hongos micorrícicos, reduciendo así su capacidad para formar asociaciones beneficiosas con las plantas (Jalali & Jalali, 1991; Zhang *et al.*, 2018). Por lo tanto, es crucial considerar el impacto de los fungicidas en los estudios sobre micorrizas y plantas, debido a que estos productos pueden alterar significativamente las interacciones entre las plantas y la comunidad microbiana del suelo. Esta alteración puede tener implicaciones directas en las estrategias de las plantas.

En relación con estas estrategias o síndromes de las plantas, se refleja la posesión de características morfofuncionales (*i.e.* rasgos funcionales) asociadas al uso de recursos y también a la respuesta al ambiente (Díaz & Cabido, 2001; Violle *et al.*, 2007; Gorné, 2018). En este contexto un rasgo funcional se define como cualquier característica morfológica, fisiológica, o fenológica que es medible a nivel del individuo y que tiene efecto sobre su aptitud de manera indirecta, mediante sus efectos en la tasa de crecimiento, la supervivencia

y/o la inversión parental (Violle *et al.*, 2007). Es decir, que los rasgos funcionales se integran para determinar tasas vitales (germinación, crecimiento, supervivencia, fecundidad) que a su vez regulan el desempeño en un ambiente dado. Definiendo al desempeño como la tasa de crecimiento de una población (de una especie en un lugar), es decir cuántos adultos nuevos genera un adulto de esa población en promedio (Rolhauser, 2022).

Debido a que los individuos no pueden maximizar todas sus funciones porque disponen de recursos finitos, los atributos funcionales suelen mostrar compromisos en la asignación de recursos (Westoby *et al.*, 2002; Reich *et al.*, 2003). Es decir, el ambiente filtra los individuos con ciertas funciones (valor de un rasgo) que maximizan su aptitud en un gradiente sin poner en riesgo el desempeño de la población. Westoby y colaboradores (2002) presentan algunos ejemplos, como la producción de semillas por gramo de semilla producida, es decir, ésta no se puede aumentar sin una disminución en la masa de cada semilla. Otro ejemplo es que una vida útil más larga de las hojas casi siempre parece exigir una estructura más robusta y, por lo tanto, una mayor masa foliar por área (Westoby, 2002).

Según Grime (1977) existen asociaciones o grupos de rasgos funcionales que son consistentes y similares en comunidades vegetales y pueden usarse para describir estrategias vegetales. Grime (1977), Wright *et al.* (2001), Poorter *et al.* (2004), Díaz & Cabido (2001) y otros, han descrito dos estrategias opuestas principales: especies cuyos rasgos favorecen el uso conservativo de los recursos, y aquellas especies cuyas características le permiten un uso adquisitivo de los recursos a corto plazo (Iglesias, 2015). Las especies adquisitivas se caracterizan por una rápida recuperación de la inversión de materia y energía del sistema, a través de una mayor tasa de incremento foliar. Las plantas que siguen esta estrategia se corresponden con plantas de crecimiento muy rápido, con ciclos de vida cortos y tejidos que se descomponen fácilmente, por lo que rápidamente devuelven los nutrientes tomados al suelo. Sus hojas son baratas en términos de inversión de carbono y muy eficientes en la fotosíntesis, pero de vida corta (Gorné, 2018). Por otro lado, las especies conservativas presentan características contrastantes asociadas con una lenta recuperación de la inversión foliar, retienen materia y energía por más tiempo, ralentizando el ciclado de nutrientes. Las plantas se caracterizan por ser longevas, con tasas de crecimiento y procesos ecológicos ecosistémicos más lentos. Sus hojas son costosas en términos de inversión de carbono, ya que presentan mayor longevidad foliar, poseen mayor dureza, una menor área foliar específica (AFE) y mayor contenido de materia seca (CMSF) (Gorné, 2018).

Estas estrategias pueden ser percibidas en el espectro de las plantas anuales. En el

desierto del Monte, se encontró a *Sclerophylax arnottii*, una nativa con hojas relativamente tiernas pero suculentas, aparentemente capaz de tolerar en cierta medida el estrés del verano siguiendo una estrategia adquisitiva (Rolhauser & Pucheta, 2016) Por otro lado, *Tribulus terrestris*, una especie exótica equipada con hojas pequeñas relativamente resistentes y tejidos de raíz densos siguiendo una estrategia conservativa.

### *Rasgos y especies de anuales adquisitivas y conservativas*

Según Westoby (1998), una estrategia se define como los elementos de vida (rasgos funcionales) que posee una especie para sostener la población, operando en presencia de especies competidoras, en paisajes variados y bajo regímenes de perturbación. Estas características reflejan la historia evolutiva y moldean el desempeño de las plantas (Grime, 1977). Las estrategias ecológicas de las plantas se pueden clasificar de acuerdo con el espectro de variación de sus características funcionales (Díaz *et al.*, 2004; Wright *et al.*, 2004), teniendo en cuenta la coordinación entre rasgos, órganos y recursos dando como resultado plantas rápidas o lentas con una estrategia ecológica, rápida o lenta, respectivamente (Reich, 2014).

Díaz y colaboradores (2016) demostraron que las plantas anuales muestran compensaciones en su historia de vida entre la capacidad de crecimiento rápido en condiciones favorables y la capacidad de mantener el crecimiento en condiciones desfavorables. Si bien todas las plantas anuales exhiben una estrategia de adquisición de recursos de rápido crecimiento en comparación con las especies más longevas (Balachowski & Volaire, 2018), existen evidencias fehacientes de que las plantas anuales muestran un equilibrio adquisitivo-conservador con respecto a la variabilidad de las precipitaciones (Angert *et al.*, 2007). Las plantas anuales adquisitivas son menos tolerantes a la sequía y pueden evitar la sequía estacional al crecer y reproducirse rápidamente; también evitan los años secos gracias a una alta capacidad de latencia facultativa de las semillas. Las plantas anuales conservadoras son más tolerantes a la sequía y crecen más lentamente desarrollando hojas más resistentes; en comparación con las especies adquisitivas, muestran una latencia facultativa de semillas plurianual más baja (La Forgia, 2020). Las plantas anuales adquisitivas suelen tener rasgos asociados con especies de crecimiento más rápido, como un área foliar específica alta (AFE; área/masa foliar), baja eficiencia en el uso del agua y una

alta tasa de crecimiento relativo, mientras que las anuales conservadoras tienden hacia los valores de rasgos opuestos (Díaz *et al.*, 2004) presentando además alto contenido de materia seca foliar (CMSF). Estas estrategias y sus correspondientes valores de rasgos funcionales están claramente vinculados a las capacidades competitivas relativas de las especies (La Forgia, 2020), así como a las respuestas climáticas (Kimball *et al.*, 2016). En sistemas temporalmente variables, los adquisitivos destacan en competir por los recursos durante los años húmedos debido a sus tasas de crecimiento más rápidas, mientras que los conservadores crecen mejor durante los años secos debido a una mayor eficiencia en el uso del agua (La Forgia, 2020) y también a que están mejor protegidos de las altas pérdidas de carbono por menores tasas por respiración, y bajas tasas de renovación de hojas (Reich, 2014). Esto podría ayudar a explicar el éxito de plantas ectomicorrícicas en dichos ecosistemas. Se denominan ectomicorrizas a las asociaciones caracterizadas por hifas de hongos que no penetran en el interior de las células de la raíz, sino que se ubican sobre y entre las separaciones de éstas.

Como se explicó anteriormente, las estrategias aportan información relevante sobre la ecología y distribución de las diferentes especies y permiten comprender mejor cómo las plantas extraen eficientemente los recursos del medio (Boyce, 2006) basándose en el compromiso entre la inversión, la perdurabilidad y el grado de resistencia a diferentes tipos de estrés ambiental.

Bertness & Callaway (1994) plantearon la hipótesis del gradiente de estrés, la cual explica que las interacciones positivas entre plantas se vuelven menos frecuentes cuando los factores que limitan el crecimiento de las plantas (estrés abiótico, disturbios, consumidores) disminuyen, generando de esa manera la prevalencia de la competencia. La competencia es un filtro clave a través del cual se determina el éxito ecológico y evolutivo, ya que se considera una fuerza selectiva en las comunidades de plantas (Rolhauser *et al.*, 2019).

El presente trabajo se centró en el concepto de capacidad competitiva, la cual se entiende como la capacidad de un individuo para limitar el desempeño de un individuo vecino (es decir, un efecto competitivo) y/o para resistir el efecto competitivo de los vecinos (es decir, una respuesta competitiva; Goldberg & Landa, 1991). La principal problemática se planteó en este trabajo es evaluar si las micorrizas arbusculares presentes en el suelo del sitio de estudio pueden ejercer influencia sobre las habilidades competitivas de dos plantas

anuales que coexisten bajo las mismas condiciones abióticas y bióticas en un área de la provincia fitogeográfica del Monte, en la provincia de San Juan. Como se explicó anteriormente, las micorrizas producen cambios en los niveles de absorción de agua y nutrientes, promoviendo interacciones positivas y negativas entre las especies coexistentes en ambientes estresados (Titus, 2002). La aproximación al estudio de las interacciones entre micorrizas y plantas desde el enfoque de los rasgos funcionales es totalmente nueva y se suscribe en la línea de los estudios sobre rasgos y funcionamiento que tienen lugar en diferentes partes del mundo (Mc Grill *et al.*, 2006; Westoby & Wright, 2006; Adler *et al.*, 2014; Funk *et al.*, 2017) y de la región (Rolhauser, 2015; Rolhauser & Pucheta, 2016; Rolhauser & Pucheta, 2017; Rolhauser *et al.*, 2019; Rolhauser & Pucheta, 2021; Rolhauser, 2022).

Para llevar a cabo este estudio, se realizó un experimento donde se evaluó la habilidad competitiva de individuos bajo interacción entre dos especies coexistentes y bajo escenarios de micorrización a partir del registro de cinco (5) rasgos funcionales: biomasa aérea (BA), biomasa de frutos (BF), área foliar específica (AFE), contenido de materia seca foliar (CMSF) y longitud del tallo más largo (LT). Se seleccionaron rasgos funcionales porque: (1) se sabe que pueden generalizar la forma y las funciones de las plantas a nivel mundial (Díaz *et al.*, 2016), (2) se pueden medir fácilmente en el campo o se pueden obtener fácilmente de los datos disponibles en la literatura y, lo que es más importante, (3) representan las estrategias ecológicas y determinan cómo las plantas responden a los factores ambientales, afectan a otros niveles tróficos e influyen las propiedades del ecosistema (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2016; Cornelissen *et al.*, 2003). Otro beneficio es que, el uso de rasgos funcionales constituye una vía de investigación promisoría para explicar y predecir patrones ecológicos en distintos niveles de organización (genotipos, poblaciones, comunidades), porque ligan las respuestas de los individuos con las condiciones ambientales que los rodean. En pocas palabras, el beneficio práctico es sumamente importante: poder predecir el futuro de una planta o un grupo de plantas a partir de sus propiedades físicas, las cuales son generalmente más fáciles de conocer que medidas fisiológicas o fenológicas (Rolhauser, 2022).

## **Objetivo general**

Evaluar la capacidad competitiva y la respuesta a la micorrización por hongos micorrícicos arbusculares (HMA) en dos especies de plantas anuales de verano coexistentes, en función de rasgos funcionales relacionados con el desempeño de las poblaciones de una especie nativa (*Sclerophylax arnottii*) y una exótica de amplia distribución en zonas áridas (*Tribulus terrestris*), conociendo así el nivel de interacción entre la dependencia de HMA y su poder competitivo.

## **Hipótesis**

Para conocer en profundidad la relación entre la habilidad competitiva y la micorrización de dos especies de verano con un similar uso del espacio en el desierto del Monte sanjuanino, se abordará el problema desde los rasgos funcionales. En base a lo dicho anteriormente, la presencia de micorrizas genera una mayor tolerancia a la competencia con plantas vecinas (especie adquisitiva) que, a aquellas especies con mayor cantidad de rasgos tolerantes al estrés (uso más conservativo de los recursos).

## **Objetivos específicos**

1. Evaluar la capacidad competitiva de *Sclerophylax arnottii* y *Tribulus terrestris* a través de la cuantificación de sus rasgos funcionales.
2. Analizar el efecto de la micorrización en los rasgos funcionales de ambas especies utilizando fungicida para descartar la influencia de las micorrizas
3. Determinar si la competencia, junto con la micorrización, actúan como reguladores de la capacidad de asignación de rasgos de biomasa aérea y reproductiva en estas especies al comparar su desarrollo en suelos tratados con fungicida y sin fungicida.

## **Materiales y Métodos**

### *Sitio de Estudio*

El sitio de estudio se encuentra dentro del sistema de Médanos Grandes (Vallecito, San Juan, Argentina), en el centro-norte de la provincia fitogeográfica del Monte. El Desierto del Monte es un desierto de América del Sur ubicado en el oeste de Argentina. Este bioma se extiende desde los 24°35'S en la provincia de Salta hasta los 44°20'S en la provincia de Chubut, ubicándose en las cuencas interiores de los Andes de Catamarca y La Rioja, en la Precordillera, las Sierras Pampeanas y las cuencas de San Juan, Mendoza y San Luis, en el oeste de La Pampa, el este de Neuquén, el centro de Río Negro y el noreste de Chubut (Abraham *et al.*, 2009). El clima que prevalece es semiárido a árido, con una temperatura media máxima de 26,3°C y media mínima de 10,5°C. Las precipitaciones varían entre los 12,4 y 22,5 mm en meses estivales (diciembre, enero, febrero), disminuyendo en meses de bajas temperaturas (mayo, junio, julio, agosto) donde los valores no superan los 2,6 mm. El mes más lluvioso suele ser febrero (22,5 mm), mientras que julio suele ser el más seco (1,3 mm) (datos del aeropuerto de San Juan, 32 km al NO del sitio de estudio, período 1991-2020). Según la intensidad de la sequía, la duración y la estación en que caen las lluvias, Villagra y colaboradores (2004) distinguen dos áreas climáticamente diferentes: el Monte septentrional desde los 37°S hacia el norte, con concentración estival de las precipitaciones, y el Monte meridional al sur de los 37°S, donde no hay concentración nítida de las lluvias. Estas son generalmente torrenciales y presentan una variabilidad temporal y espacial muy marcada. La provincia del Monte presenta, además una gran amplitud térmica anual debido a las altas temperaturas estivales (máximas de 46°C) y las mínimas en el mes más frío es de -8°C que contribuyen a acentuar aún más la aridez (Almirón *et al.*, 2008).

La vegetación que predomina es xerófila adaptada al clima cálido y seco, con escasas precipitaciones estivales (Márquez *et al.*, 2016). Responde a los ciclos húmedos y secos y se caracteriza por la presencia de estepas arbustivas que no sobrepasan los 3 m de altura, que se ramifican desde la base o poseen un tronco breve de madera dura (Morello, 1958). En el matorral dominan las zigofiláceas, malpigiáceas y fabáceas. Entre las primeras, se puede mencionar a las jarillas (*Larrea divaricata*, *Larrea cuneifolia*), el retamo (*Bulnesia retama*), y el manca potrillo (*Plectrocarpa tetraantha*); entre las malpigiáceas a *Tricomaria usillo*; mientras que en las fabáceas deben mencionarse las especies arbustivas de *Neltuma*,

el tintitaco (*Neltuma torquata*) y el lamar (*Neltuma alpataco*). Vinculados a los cauces y a las napas freáticas cercanas a la superficie se desarrollan bosques de algarrobos, resaltando las especies de algarrobo blanco (*Neltuma chilensis*), y algarrobo dulce (*Neltuma flexuosa*), así como isletas de chañar (*Geoffroea decorticans*) en sectores deprimidos con suelos arcillo-limosos (Márquez *et al.*, 2016). En los médanos, depósitos originados a partir de fuerzas eólicas, es común observar pastizales de tupe (*Panicum urvilleanum*), olivillo (*Hyalis argentea*), junquillo (*Sporobolus rigens*), flechilla (*Aristida inversa*, *A. mendocina*), matorrales de *Prosopidastrum gracile* y en forma dispersa la especie endémica *Ephedra boelkei* (parrón) (Márquez *et al.*, 2016). Como se mencionó anteriormente el sitio de estudio pertenece al sistema de Médanos Grandes que limitan al NE con la Sierra de Pie de Palo y al E-SE con las planicies aluviales del Río San Juan (Suvires & Luna, 2008). En este sitio, el suelo que predomina es franco arenoso con conductividad eléctrica y pH relativamente altos (Rolhauser, 2015). Precisamente, el sitio está ubicado a los 31°44' S, 68°07' W y presenta 580 m de elevación. Se considera uno de los sectores más secos, con precipitaciones anuales promedio de 90,6 mm (CV 90,5%, mínimo 1,3 mm y máximo 22,5 mm) durante el período 1991-2020 (Datos del Servicio Meteorológico Nacional obtenidos en el Aeropuerto de San Juan, ubicado a 32 km NO del sitio).

El banco de semillas está formado por especies como *Gomphrena martiana*, *Ibicella parodii*, *Sclerophylax arnotii* Miers, *Tribulus terrestris*, *Alcionio encarnita*, *Amaranthus persimilis*, *Lepidium myrianthum*, *Phacelia artemisioides*, *Sisymbrium irio*, *Cottea pappophoroides*, *Lycium ciliatum*, *Prosopis flexuosa* entre otras (Villagra, 2011). Las especies que son de interés para este estudio son *Tribulus terrestris* (exótica, Zygophyllaceae) y *Sclerophylax arnotii* (nativa, Solanaceae), ambas especies coexistentes en el desierto del Monte de San Juan y muy dominantes en el estrato herbáceo durante el estudio.

*Sclerophylax arnotii* es una especie característica del centro-oeste de la Argentina, que habita en estepas arbustivas xerófilas o en médanos, sobre suelos arenosos o arenos-arcillosos. Considerada endémica a nivel nacional y, su estado de conservación es de preocupación mínima ([www.floraargentina.edu.ar](http://www.floraargentina.edu.ar)).

*Tribulus terrestris* es una especie cosmopolita considerada introducida y que habita en gran parte del territorio argentino en suelos secos y pobres de zonas cálidas, templadas y frías hasta 3600 m s.n.m. ([www.floraargentina.edu.ar](http://www.floraargentina.edu.ar)). Se considera una especie perjudicial, maleza y tóxica para el ganado doméstico (Cantero, 2019).

### Parte I. Trabajo en vivero

La colección de las muestras de suelo se realizó a inicios del mes de noviembre (entre los días 1 y 12), donde se recogieron en total 30 bolsas de 10 L con material del sitio de estudio. El procedimiento para la colecta de las muestras consistió en la recolección de los primeros 5 cm de la capa superficial del suelo en dos micrositios: suelo desnudo e interparche con el fin de considerar la heterogeneidad espacial del banco de semillas (Fig. 1).

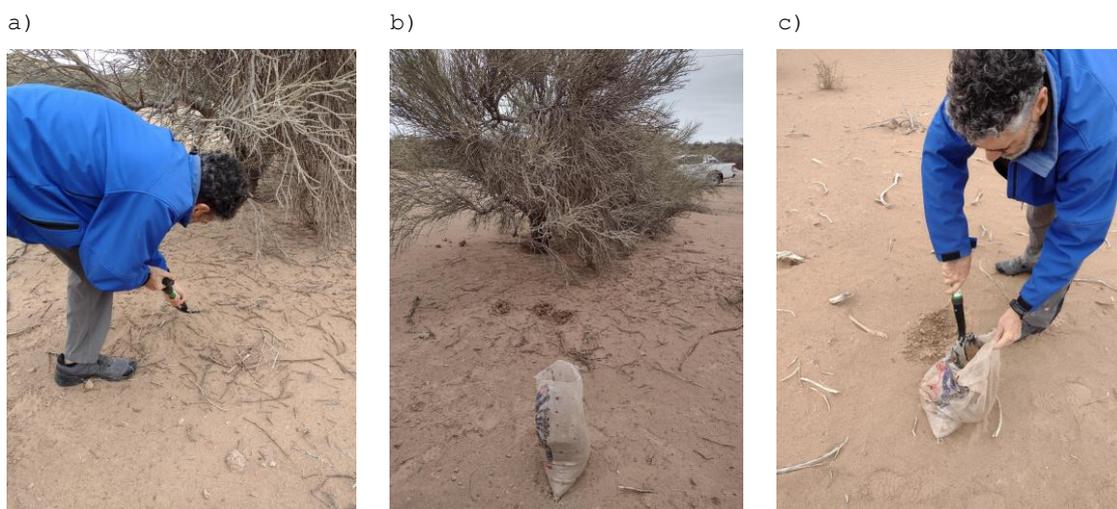


Fig. 1. Recolección del material en el sitio de estudio. a) y b) Micrositios Parches. c) Micrositios Interparches.

Posteriormente, el material fue trasladado a las instalaciones del Vivero de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, perteneciente a la Universidad Nacional de San Juan. Aquí, se procedió al armado de macetas de 5L las cuales se llenaron hasta el 75% de su capacidad total. Una vez finalizado el armado de macetas, cada una de ellas se dispuso en pallets de madera, los cuales se ubicaron en 2 columnas y 3 filas como se muestra en la figura 2 y, posteriormente se regaron con abundante agua. En cada pallet se colocaron en total 35 macetas, dispuestas en 7 columnas y 5 filas (Fig. 2). El objetivo de dicha disposición fue separar los niveles de los tratamientos fungicida/no fungicida que se aplicó solo en las dos especies de interés (*Tribulus terrestris* y *Sclerophylax arnotii*).



Fig. 2. Disposición de las macetas en pallets. Vivero de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Los pallets se enumeraron del 1 al 6, en un sector fácilmente visible con el fin de facilitar la identificación de cada uno. Una vez definido el diseño experimental, se aguardó hasta el momento en que comenzó la germinación (45 días) de los ejemplares existentes en el banco de semillas, impulsada por los eventos de lluvias en el mes de diciembre. Al cabo de 15 días se pudo diferenciar morfológicamente a cada especie (Fig. 3).

Al momento donde la germinación del banco de semillas llegó a su etapa final, se seleccionaron las 2 especies más abundantes *Sclerophylax arnottii* y *Tribulus terrestris*, siguiendo con el desarrollo del diseño de muestreo, como se verá más adelante, siguiendo con el desarrollo del diseño de muestreo, como se verá más adelante. El resto de los ejemplares se ralearon y descartaron para evitar la competencia. Este procedimiento se realizó sistemáticamente hasta eliminar todas las especies que no eran de interés. Cuando una plántula pierde sus cotiledones u hojas primordiales se considera que abandonó el estado fenológico de plántula para convertirse en adulta, en este caso ambas especies seleccionadas cumplieron con la condición. En esta fase del crecimiento, se dio inicio al experimento con el objetivo de medir rasgos funcionales e interacciones entre las especies seleccionadas.



Fig. 3. Especies de interés seleccionadas. a) *Sclerophylax arnottii*, nativa. b) *Tribulus terrestris*, exótica.

El experimento se basó en el estudio de cinco variables, los respectivos rasgos funcionales: Área Foliar Específica (AFE), Contenido de Materia Seca Foliar (CMSF), Longitud de Tallo (LT), Biomasa aérea (BA) y Biomasa de frutos (BF), que se detallarán a continuación. Además, se aplicaron dos tratamientos: a) Coexistencia entre especies, el cual constó de cuatro niveles: Ci) Tribulus, Cii) Sclerophylax, Ciii) ScleroxTrib y Civ) TribxSclero y b) Micorrización, formado por dos niveles: Mi) fungicida (donde la micorrización no iba a estar presente) y Mii) sin fungicida. Cabe destacar que el número de réplicas para el primer tratamiento fue de 11 réplicas por nivel. Para el segundo tratamiento, las réplicas fueron 105. Otra aclaración importante que se detallará a continuación es la nomenclatura de los niveles para el tratamiento coexistencia.

El tratamiento para cuantificar la coexistencia de especies se llevó a cabo de la siguiente manera: luego de la germinación y el establecimiento de la diversidad de especies, las macetas se marcaron utilizando señaladores de madera diferenciando por color cada uno de los niveles del tratamiento (naranja: Trib; rosa: Sclero y sin color: coexistencia de ambas especies) como se observa en la figura 4.



Fig. 4. Marcado diferencial de macetas según los tratamientos seleccionados.

A fines del mes de diciembre, se inició el tratamiento con fungicida aplicando una dosis de Captan 80W quincenalmente durante 45 días. Este producto es un químico [N-(triclorometiltio) ciclohex-4-eno-1,2-dicarboximida] con acción de contacto y una muy buena fitocompatibilidad para el control preventivo de enfermedades fungosas en frutales, plantaciones forestales, almácigos de hortalizas y semillas (Extraído de Ficha Técnica de ADAMA®).

En laboratorio se realizó el procedimiento para obtener la solución de fungicida. En primer lugar, se colocaron los elementos de protección como guantes y barbijo ya que la manipulación de este producto es peligrosa según lo indica la ficha técnica del mismo (Ficha Técnica de ADAMA®). A continuación, se pesaron 54 gramos del producto utilizando una balanza de precisión, y se disolvieron en 27 litros de agua contenida en un recipiente con canilla, para facilitar la posterior dosificación de este. El tratamiento con fungicida se aplicó sobre las unidades experimentales de los tres pallets marcados (105 macetas en total), la dosis aplicada fue de 200 ml de la solución. Posteriormente, se realizó el riego habitual a todas las macetas del experimento. Debido a las altas temperaturas de los meses de verano, el riego se realizó cada 2 días o cuando la superficie de estas se observaba seca. Las observaciones comenzaron luego de 15 días de terminado el último tratamiento fungicida.

Durante el experimento, se cuantificó la abundancia de micorrizas para evaluar la eficacia del fungicida Captan 80W. Se recolectaron muestras de suelo tanto al inicio como al final del experimento. Antes de la germinación de las semillas, se tomaron 4 muestras iniciales. Al finalizar el experimento, se tomaron 4 réplicas por cada tratamiento y nivel de

combinación. Cada muestra fue etiquetada y almacenada para su análisis en el Laboratorio de la Universidad Nacional de San Luis, a cargo de Víctor Álvarez, quien colaboró con los datos para la cuantificación.

Al iniciar el experimento, la abundancia de micorrizas en las muestras iniciales fue del 53.8%. Al finalizar, la abundancia fue menor en los tratamientos donde se aplicó el fungicida en comparación con las muestras donde no se utilizó (Fig. 5).

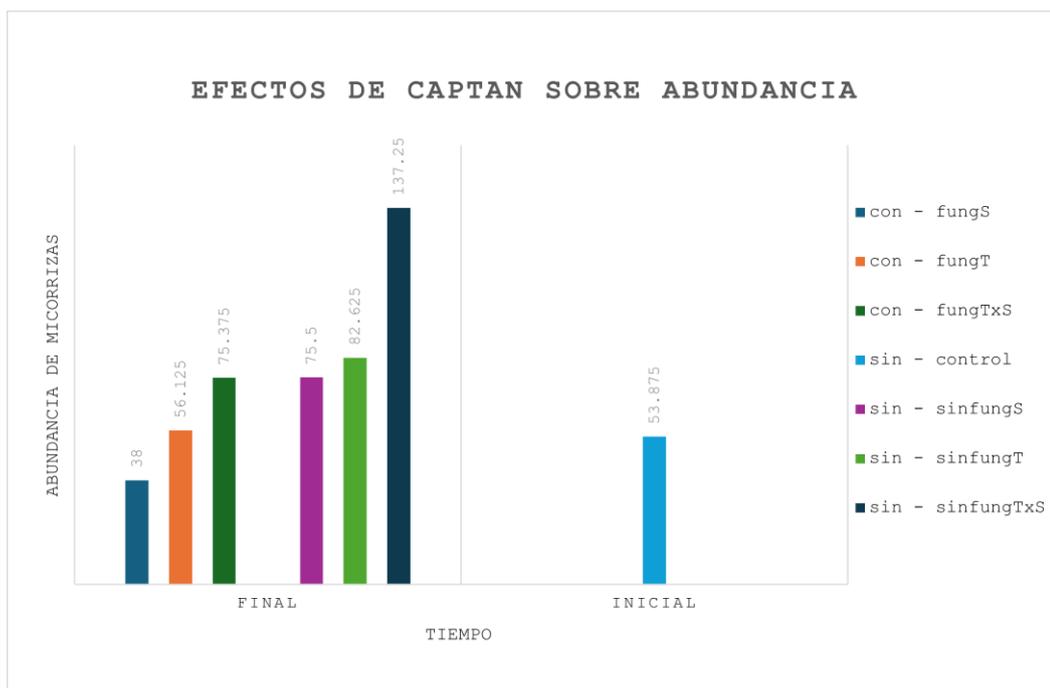


Fig. 5. Evaluación de la abundancia de micorrizas a partir del efecto de la aplicación de Captan 80W sobre muestras de suelo tomadas al inicio y final del experimento.

## Parte II. Trabajo de laboratorio

### Rasgos Funcionales

Una vez finalizada la aplicación del fungicida y cuando las plantas se encontraban en un estado avanzado de su crecimiento ya que presentaban frutos, se inició la medición de rasgos funcionales en las especies de interés. Para esto, se tomó como referencia el trabajo realizado por Pérez-Harguindeguy *et al.*, (2016) y se generó un protocolo adaptado haciendo referencia a los rasgos de interés para este trabajo: área foliar específica (AFE), contenido de materia seca foliar (CMSF), biomasa de frutos (BF), longitud de tallo más largo (LT) y biomasa aérea (BA). Es importante aclarar que a la hora de medir cada una de las variables en las unidades experimentales donde se encontraban coexistiendo *Tribulus terrestris* y

*Sclerophylax arnottii*, dicha medición y rotulación se realizó para cada especie, donde la posición de primer orden indica cual especie es la que está aplicando la medición. De esta manera se definió como unidad experimental a cada maceta.

#### Área foliar específica (AFE)

Se define como el área de una hoja fresca dividida por su peso seco (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2016). La unidad de medida es milímetro cuadrado sobre miligramo ( $\text{mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$ ). Este rasgo se utiliza comúnmente en análisis de crecimiento debido a que generalmente se correlaciona de manera positiva con la Tasa de Crecimiento Relativo.

Para obtener esta medición, seleccionamos las hojas adultas que se encontraron en mejor estado (sin daños) y fotosintéticamente activas (coloración verde), preferentemente las que estuvieran más expuestas a la radiación solar que coincidentemente son las hojas que se encuentran en la parte externa de la copa. Antes de comenzar con el protocolo de selección y medición de AFE, se consideró realizar riego con abundante agua a primera hora de la mañana, a fin de minimizar la deshidratación de las hojas.

Se cortaron 6 hojas de distintos sectores de la copa de cada individuo y posteriormente se colocaron en bolsas de plástico con una pequeña concentración de dióxido de carbono y con agua agregada con un rociador. El dióxido de carbono se agregó mediante la exhalación por boca con el propósito de minimizar la transpiración y así evitar la deshidratación luego de realizar los cortes. Todas las bolsas se rotularon con Especie, N° de individuo (ubicación) y N° de bloque (pallet) incluyendo además el tratamiento asignado. Posteriormente se almacenaron en una conservadora de mano con hielo para disminuir la temperatura y trasladarlas al sitio de escaneo durante el mismo día.

Para escanear el área de cada una de las hojas colectadas, se usó un scanner (CanoScan Lide 100) el cual fue previamente calibrado con una escala milimétrica de 30 cm. A continuación, se colocó sobre una mesa una servilleta de papel absorbente donde se dispusieron cuidadosamente las hojas y con una segunda servilleta se retiró el exceso de agua. Las hojas se colocaron ordenadamente sobre el escáner y sobre ellas se colocó un vidrio (mismo tamaño que la pantalla del escáner) para evitar la contracción de las hojas a causa de la deshidratación, durante el tiempo de escaneo (Fig. 6).

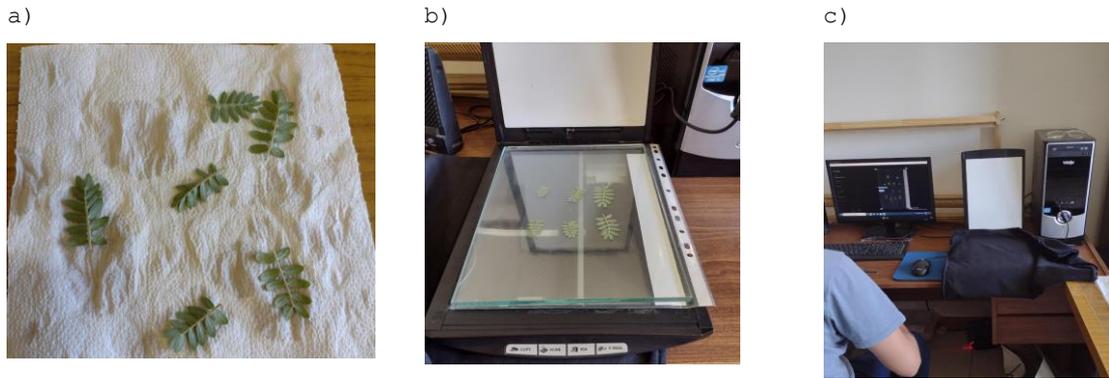


Fig. 6. Procedimiento post raleo de hojas para obtener imágenes digitalizadas de las mismas. A) *Tribulus terrestris* en proceso de eliminación de exceso de agua. B) Hojas de *T. terrestris* dispuestas sobre la superficie del escáner para ser digitalizadas. C) Proceso de digitalización mediante la utilización de software ImageJ.

Luego, las imágenes obtenidas se rotularon y almacenaron en carpetas según la ubicación de la maceta y el número de pallet al que pertenecían y posteriormente se procesaron con la ayuda del software ImageJ (se explicará más adelante). Este procedimiento se repitió con todos los individuos del experimento. Luego de esto, las hojas escaneadas se colocaron en cajas de Petri y recipientes plásticos descartables y rotulados nuevamente para ser llevadas a la estufa a 70°C por 72 horas. Transcurrido ese tiempo, el material se pesó inmediatamente en una balanza de precisión, para evitar la rehidratación de las hojas. El peso seco se registró en planillas de papel, para luego ser digitalizadas.

#### Contenido de materia seca foliar (CMSF)

El contenido de materia seca foliar se define como el peso seco foliar (mg) obtenido luego de secar en estufa el material, dividido por el peso fresco foliar saturado de agua (g). Este rasgo se expresa como miligramo sobre gramo ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ). Se relaciona con la densidad promedio de los tejidos de la hoja (peso fresco por volumen fresco).

Para obtener este valor de rasgo, las hojas utilizadas para la medición de AFE se rehidrataron agregando agua con un rociador de mano a cada una de las bolsas donde se almacenaron. Posteriormente, se pesaron en la balanza analítica de precisión (Fig. 7 y 8) para obtener su peso en fresco. Los valores obtenidos se registraron en planillas de papel, para luego ser digitalizadas. El valor real de dicho rasgo se calculó utilizando el peso en seco sobre fresco, el primero medido anteriormente para AFE.



Fig. 7. Preparación del material para el pesaje de peso fresco de las hojas en balanza analítica.



Fig. 8. Preparación del material para el pesaje de peso seco de las hojas en balanza analítica.

### Biomasa de frutos (BF)

La unidad de medida para esta variable es miligramos (mg). Por cuestiones de practicidad, se decidió realizarla sobre los frutos y no en las semillas, ya que, las especies en estudio poseen en su morfología reproductiva estructuras esclerificadas difíciles de separar. Se recolectaron al menos 10 frutos por individuo, pero en algunos casos no fue posible alcanzar esa cantidad y se recogieron los que estaban disponibles en la superficie del sustrato de la maceta, por lo que la cantidad de frutos varió entre 3 y 10. Como se observa en la figura 9, se realizó el raleo de la planta completa y se almacenó debidamente (se detallará más adelante). Luego, esas unidades dispersoras se colectaron en bolsas de papel madera con sus respectivos rótulos (se mantuvo el mismo formato que AFE). El material se llevó al laboratorio para ser secado en estufa a 70° durante 72 horas (Fig. 9). Una vez, secado el material se pesó en balanza de precisión y posteriormente, se registraron los pesos en una planilla de papel que luego fue digitalizada (Fig 10).



Fig. 9. Recolección de frutos de *Sclerophylax arnottii* disponibles en maceta, luego del raleo de la planta en su estado adulto.

### Longitud del tallo más largo (LT)

Se consideró a la longitud del tallo más largo, como un rasgo análogo a la altura de la planta. Pérez-Harguindeguy *et al.*, (2016) lo definen como la distancia más corta entre el límite más alto de los tejidos fotosintéticos principales de esa planta (excluyendo las inflorescencias) y el nivel del suelo, expresado en metros (m). A los fines prácticos de esta medición, se convirtieron los metros en cm. La longitud del tallo más largo de la planta se asocia con la forma de crecimiento, la posición de la especie en el gradiente vertical de luz

(horizontal, en este caso) de la vegetación, el vigor competitivo, el tamaño reproductivo, la fecundidad de la planta, la longevidad promedio y si la especie es capaz de establecerse y alcanzar un tamaño reproductivo entre dos eventos de disturbio.

Para cuantificar este rasgo, se usó un metro de campo y se midió el tallo más largo de cada especie (*Tribulus terrestris* y *Sclerophylax arnottii*) por unidad experimental (maceta). La forma de llevarla a cabo fue separar el tallo cuidadosamente evitando producir daños en la planta y a continuación medir desde la base de la primera ramificación del tallo hasta el ápice del mismo (Fig. 10). Los valores se registraron en una planilla de papel, que posteriormente se digitalizó.



Fig. 10. Medición del tallo más largo de los individuos, la especie de la foto es *Sclerophylax arnottii*.

### Biomasa Aérea (BA)

Se considera biomasa aérea a la fracción total de tejido vegetativo superficial. La unidad de medida para esta variable es gramo (g). Este rasgo proporciona un vínculo vital entre el consumo de energía solar y el rendimiento (Yue *et al.*, 2018). Para obtener esta medida se realizó un corte de toda la planta, a 5 cm por arriba de la superficie del suelo. Se colocaron cada uno de los individuos cortados en bolsas de papel madera y se rotularon debidamente. Luego, el material fue trasladado a la estufa a 70° por 72 horas. Las plantas se cortaron por turnos, ya que la disponibilidad y el tamaño de la estufa limitaban la capacidad de trabajo. Los ejemplares no cortados se mantuvieron regados como era habitual. Luego, se decidió extraer todo el material disponible en las macetas. Se siguió el protocolo

antes mencionado, a excepción de que se dejó secar en una mesada con aire acondicionado en modo calor seco a medida que se secaban el resto de las muestras en la estufa. Posteriormente, estos ejemplares fueron introducidos a la estufa durante el tiempo y bajo temperatura antes estipulada.

A medida que las muestras se retiraban de la estufa, se pesaron en la balanza de precisión. Los ejemplares fueron triturados para reducir su tamaño y poder realizar correctamente el pesaje. Los valores fueron cargados en una planilla.

### *Parte III. Procesamiento de imágenes*

Las imágenes obtenidas a partir de la etapa de escaneo (Fig. 11) fueron procesadas utilizando ImageJ, un software gratuito y libre basado en Java para analizar imágenes. Puede mostrar, editar, analizar, procesar, guardar e imprimir imágenes de 8, 16 y 32 bits, y es compatible con la mayoría de los formatos más importantes, como TIFF, GIF, JPEG, BMP, DICOM, FITS y "raw". La principal utilidad de es que puede calcular los valores de área y píxel, también permite medir distancias y ángulos, crear histogramas de densidad y gráficos de perfiles de líneas. Admite otras funciones estándares de procesamiento de imágenes, como la manipulación del contraste, la nitidez, el suavizado, la detección de bordes y el filtrado de la mediana. Es importante destacar que los datos obtenidos a partir de las variables se clasifican como variables cuantitativas continuas. Se llevó a cabo el procedimiento según la Guía Rápida de Uso, del Curso intensivo de Posgrado UACH. México 2018 de Fernando González Andrés. Las imágenes para procesar fueron escaneadas y guardadas en formato .TIFF, una extensión de alta calidad que permite observar a detalle las estructuras morfológicas. Los datos numéricos obtenidos a partir de este software se extrajeron a planilla Excel con el fin de poder ordenar, procesar y analizar dicha información.

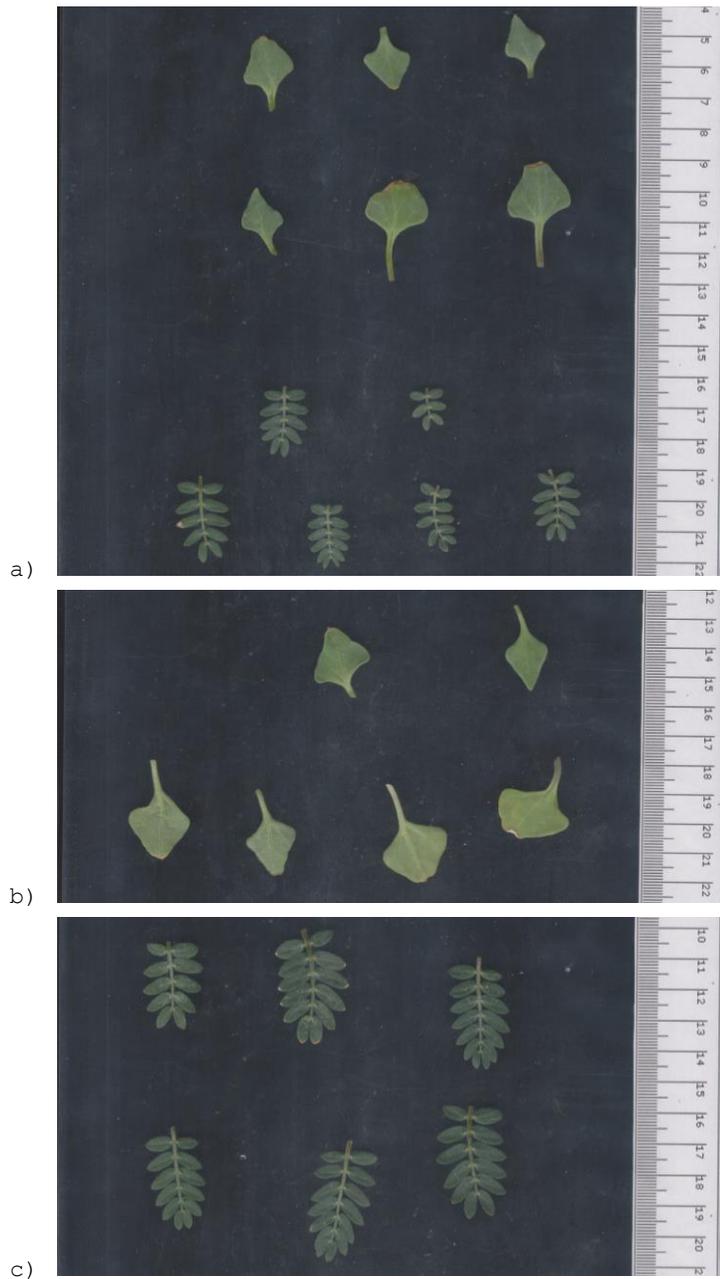


Fig. 11. Imágenes obtenidas a partir del uso de escáner. Cada una de estas imágenes refleja el tratamiento de coexistencia. A) Coexistencia de *Sclerophylax arnottii* y *Tribulus terrestris*. B) *S. arnottii*. C) *T. terrestris*

### *Análisis estadístico*

Se seleccionaron 193 muestras (n=193) del total, ya que estas contenían datos completos de todas las variables. Se consideró como fuentes de variación los tratamientos a) coexistencia y b) micorrización, más el efecto interactivo entre coexistencia\*micorrización, para explicar el efecto sobre los rasgos funcionales AFE, LT, BF, CMSF y BA.

Dichos rasgos con sus respectivos datos fueron analizados con Estadística Multivariada, la cual se utiliza para describir y analizar observaciones multidimensionales obtenidas al relevar información sobre varias variables para cada una de las unidades o casos en estudio (Balzarini *et al.*, 2008). Para poder aplicar las técnicas y análisis de datos multivariados, la información se organizó en matrices de n columnas por p variables donde cada observación multivariada se representa por un vector p-dimensional de variables aleatorias. Cuando más de tres variables son relevadas para cada caso la visualización directa de las observaciones no es posible, como sucede en este caso. Por lo tanto, se utilizó una técnica de reducción de dimensión denominada Análisis de Componente Principales (ACP), la cual permite analizar la interdependencia de variables métricas y encontrar una representación gráfica óptima de la variabilidad. Este análisis trata de encontrar, con pérdida mínima de información, un nuevo conjunto de variables no correlacionadas que expliquen la estructura de variación en las filas de la tabla de datos (Balzarini *et al.*, 2008). Esta técnica se utilizó como fase exploratoria y para poder entender la variación y las tendencias de los datos obtenidos.

Luego, con el objetivo de profundizar y conocer el efecto de los tratamientos antes detallados se aplicó ANOVA (Análisis de la Varianza). Este procedimiento descompone la variabilidad total en la muestra (suma de cuadrados total de las observaciones), en componentes (sumas de cuadrados) asociados cada uno a una fuente de variación reconocida (Balzarini *et al.*, 2008). A continuación, se evaluaron cada uno de los supuestos de ANOVA con el fin de verificar si el modelo se ajusta a los requerimientos del estadístico. Se realizó Prueba de Shapiro Wilks (Mahibbur & Govindarajulu, 1997) con un intervalo de confianza del 95% ( $p \geq 0,005$ ) para probar la normalidad de los datos y gráficamente se realizó un Q-Qplot. La homocedasticidad de varianzas se probó mediante un gráfico de dispersión. El supuesto de independencia se comprobó a través de la comparación gráfica de los residuos observados vs. residuos predichos.

Con el objetivo de identificar los efectos significativos en el presente experimento sobre las variables AFE, CMSF, BA, LT y BA, aplicamos el análisis de Modelos Lineales Generales Mixtos (MLGM), el cual brinda la posibilidad de modelar homocedasticidad y soporta desbalanceo del diseño.

Para los análisis estadísticos se utilizó InfoStat Versión 2020.

## **Resultados**

### *Análisis de Componentes Principales (ACP)*

A fin de visualizar si la colonización por micorrizas tuvo efectos sobre la habilidad competitiva *S. arnottii* y *T. terrestris*, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) sobre los rasgos funcionales. Se incluyó en el modelo el efecto de los tratamientos coexistencia (Trib, Sclero, ScleroxTrib y TribxSclero) y micorrización (con y sin fungicida) y (N=193; Fig. 12), como variables fijas.

El 95,8% de la variabilidad del modelo estuvo explicada por los dos primeros componentes principales del análisis (Figura 12). El 71,8% de esa variabilidad fue absorbido por el componente principal 1 (CP1). Este componente muestra una correlación positiva entre BA, BF y AFE (Tabla 1). Esto indica una asociación con el crecimiento, la reproducción y la tasa de crecimiento de la planta con respecto al desempeño. Por otro lado, se observa una notable correlación negativa entre CMSF y AFE a lo largo del eje CP1 (Tabla 2). Esta relación nos da indicios de un compromiso entre rasgos donde se pone en juego la supervivencia de la planta frente a la inversión de recursos en crecimiento. AFE está correlacionado positivamente con la tasa de crecimiento relativo y negativamente con la longevidad de la hoja, por lo tanto, se puede sugerir que CP1 denota el espectro desde máxima inversión en carbono y mínima tasa de crecimiento (mayor CMSF) hacia valores de máxima tasa de crecimiento relativo (mayor AFE).

Por otra parte, el segundo componente principal (CP2) explicó el 24% de la variabilidad del modelo, la cual fue absorbida en su mayor parte por la variable longitud del tallo más largo (LT). Se visualiza una correlación positiva entre LT con BA y CMSF, la cual pone en evidencia una asociación con la fecundidad y crecimiento en relación con el

desempeño individual. Por un lado, LT expresa la capacidad de la planta para establecerse y alcanzar un tamaño reproductivo que pueda hacer frente a eventos de disturbio.

En contraparte, LT muestra una correlación negativa con AFE indicando un compromiso entre crecimiento y supervivencia, como se observa en el caso de CMSF. Tanto LT como CMSF se relacionan con la supervivencia de la planta frente a posibles factores perjudiciales como viento, salinidad y pastoreo. En cambio, AFE se relaciona con la tasa de crecimiento y la inversión de recursos en hojas por parte de la planta. Cabe agregar que hay mayor explicación de los niveles de Coexistencia que los niveles de Micorrización se observan menos variaciones entre con y sin fungicida.

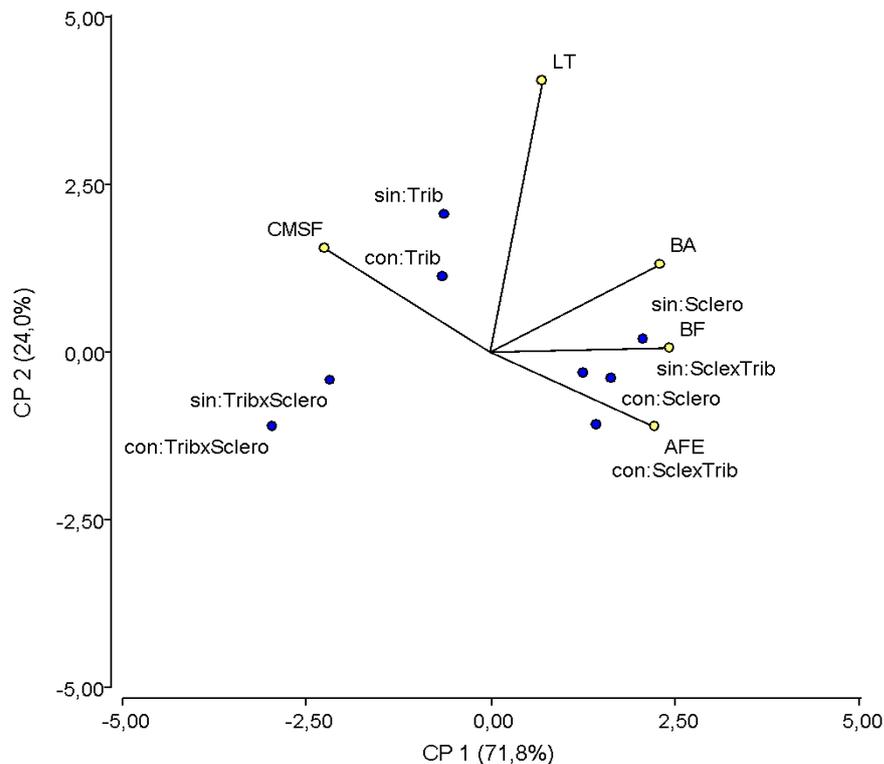


Fig. 12. Análisis de Componentes Principales sobre rasgos funcionales y efectos de la coexistencia y micorrización en las especies *Sclerophylax arnottii* (nativa) y *Tribulus terrestris* (exótica). Los rasgos funcionales BA (biomasa aérea seca; g), BF (biomasa de frutos en seco; g), AFE (área foliar específica;  $\text{mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$ ), CMSF (contenido de materia seca foliar;  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ) y LT (longitud de tallo más largo; cm). Los tratamientos aplicados son Coexistencia (Sclero, SclexTrib, TribxSclero, Trib) y Micorrización (con y sin fungicida).

Existe una correlación positiva significativa entre AFE, BF y BA ( $0 < r < 1$ ) relacionado principalmente con el crecimiento de los individuos en estudio. Por otro lado, CMSF está inversamente relacionado con BA y BF ( $-1 < r < 0$ ) y, por último, LT se correlaciona mejor con BA que con BF (Tabla 1).

Tabla 1. a) Matriz de correlación/coeficientes ( $r$ =valor del coeficiente de correlación [ $-1 < r < 1$ ]) b) Matriz de correlación/probabilidades. Los rasgos funcionales BA (biomasa aérea seca; g), BF (biomasa de frutos en seco; mg), AFE (área foliar específica;  $\text{mm}^2 \cdot \text{m}^{-1}$ ), CMSF (contenido de materia seca foliar;  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ) y LT (longitud de tallo más largo; cm) pertenecientes a *Sclerophylax arnottii* (nativa) y *Tribulus terrestris* (exótica).

#### Matriz de correlación/Coefficientes

	AFE ( $\text{mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$ )	CMSF ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )	BA (g)	LT (cm)	BF (mg)
AFE ( $\text{mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$ )	1,00				
CMSF ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )	<b>-0,89</b>	1,00			
BA (g)	<b>0,72</b>	<b>-0,75</b>	1,00		
LT (cm)	0,04	0,09	<b>0,54</b>	1,00	
BF (mg)	<b>0,85</b>	<b>-0,90</b>	<b>0,95</b>	0,28	1,00

#### Matriz de correlación/Probabilidades

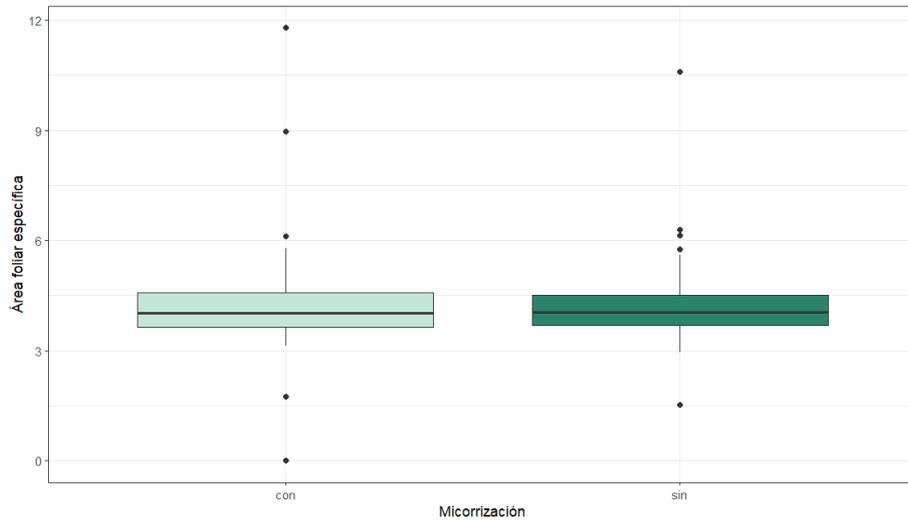
	AFE ( $\text{mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$ )	CMSF ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )	BA (g)	LT (cm)	BF (mg)
AFE ( $\text{mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$ )					
CMSF ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )	0,0029				
BA (g)	0,0435	0,0324			
LT (cm)	<b>0,9217</b>	<b>0,8342</b>	<b>0,1711</b>		
BF (mg)	0,0079	0,0021	0,0003	<b>0,5077</b>	

#### Análisis de la Varianza

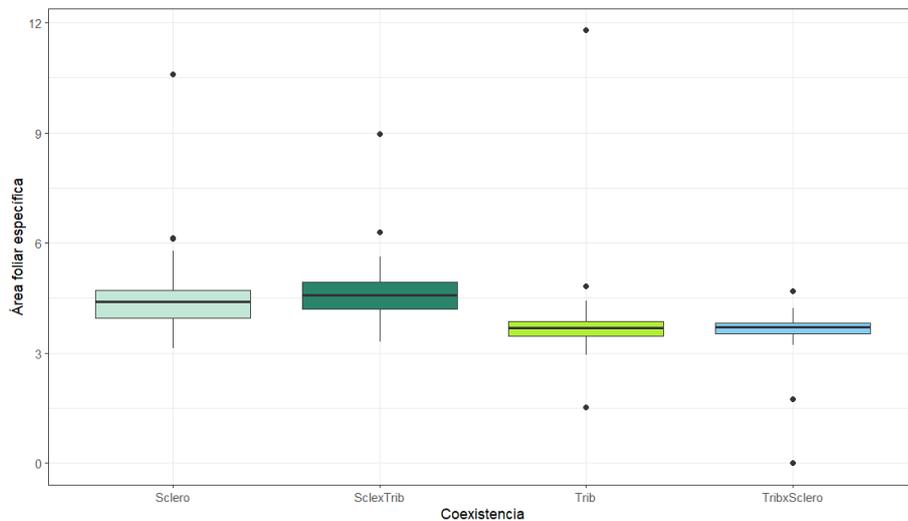
A través del ajuste de MLGM se profundizó en el análisis de los efectos de los tratamientos coexistencia, micorrización y su interacción para cada uno de los rasgos funcionales evaluados (i.e. AFE, CMSF, LT, BA y BF).

Para el caso de AFE, se observó que la micorrización no tuvo significativo (media  $\pm$  error estándar,  $4,15 \pm 0,11$  con fungicida,  $4,14 \pm 0,11$  sin fungicida,  $p > 0,05$ ). Aunque si lo tuvo la coexistencia de especies, siendo mayor los valores de AFE para *S. arnottii* ( $4,49 \pm 0,11$ ) estando sola o con *T. terrestris* ( $4,71 \pm 0,18$ ) (Figura 13a). En relación con la

interacción coexistencia y micorrización, hubo diferencias entre los distintos niveles del tratamiento coexistencia ( $p < 0,05$ ) pero no entre niveles del tratamiento micorrización ( $p > 0,05$ ) como se observa en la Figura 13. Cabe destacar que la posición de primer orden en las interacciones indica cuál especie es la que opera sobre la otra.



a)



b)

Fig. 13. Efecto de los tratamientos a) Micorrización (con y sin fungicida) y b) Coexistencia (Sclero, SclexTrib, TribxSclero, Trib) sobre AFE (Área foliar específica) a partir de la prueba a posteriori.

Para CMSF, se encontraron resultados similares a los obtenidos en AFE, ya que la micorrización no generó un efecto significativo ( $123,77 \pm 2,09$  con fungicida,  $123,42 \pm 2,17$  sin fungicida,  $p > 0,05$ ) (Fig. 14). Al evaluar el efecto del tratamiento coexistencia, se observa que *T. terrestris* presenta los mayores valores de CMSF estando sola ( $185,81 \pm 2,78$ , Trib,  $p > 0,05$ ) o con *S. arnottii* ( $193,56 \pm 3,45$  TribxSclero,  $p > 0,05$ ), los valores para *S. arnottii* fueron los menores ( $58,28 \pm 2,18$  Sclero,  $56,72 \pm 3,45$  ScleroxTrib,  $p > 0,05$ ). Cuando se evaluó la interacción de los tratamientos, los mayores valores de CMSF fueron para *T. terrestris* independientemente de la coexistencia y la micorrización ( $p > 0,05$ ) (Figura 14).

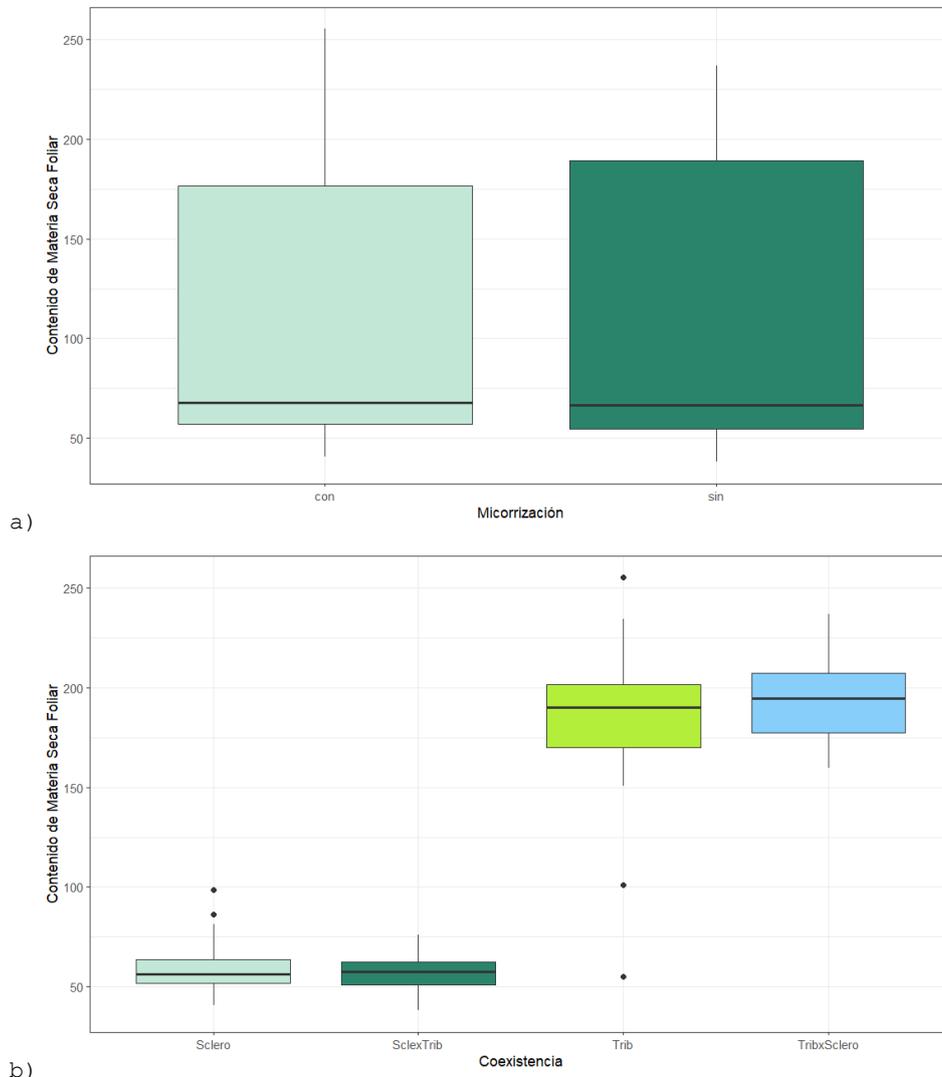
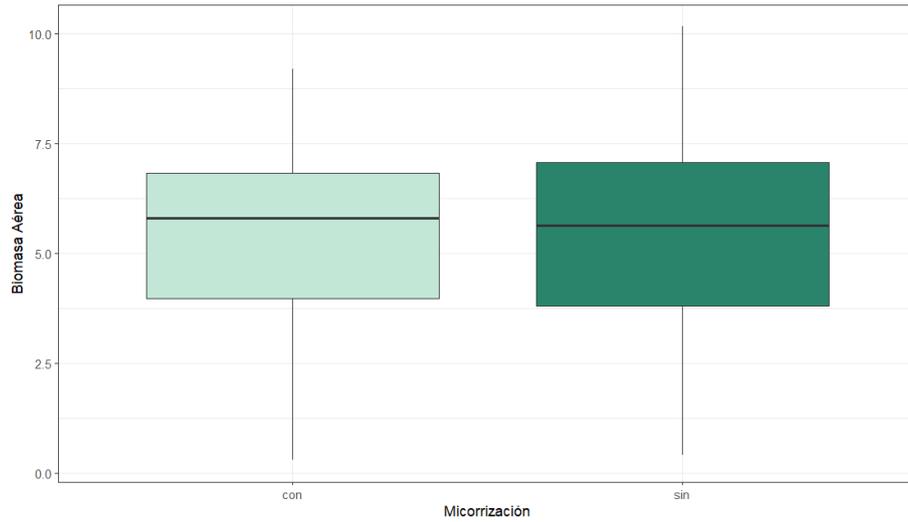


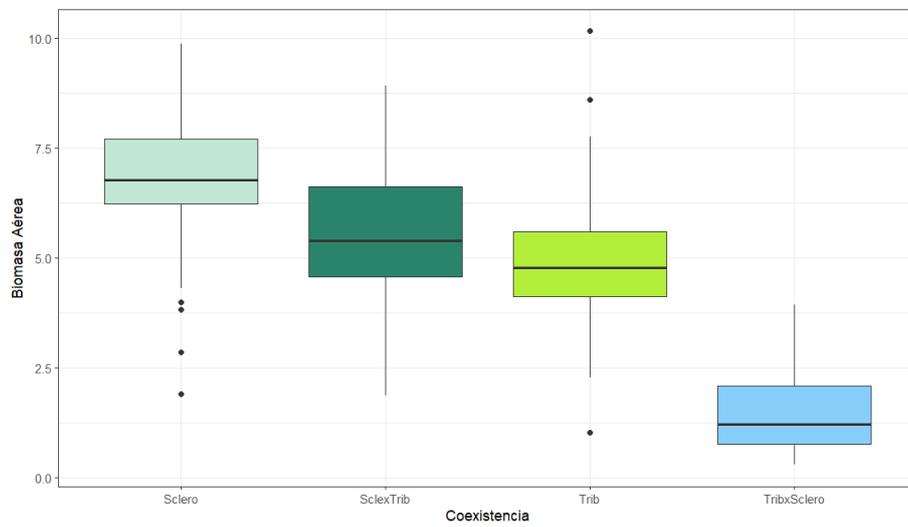
Fig. 14. Efecto de los tratamientos a) Micorrización (con y sin fungicida) y b) Coexistencia (Sclero, SclexTrib, TribxSclero, Trib) sobre CMSF (Contenido de Materia Seca Foliar) a partir de la prueba a posteriori.

En el caso de BA hubo un efecto significativo de la micorrización, siendo mayor el valor de BA cuando no se aplicó fungicida ( $4,85 \pm 0,15$  sin fungicida,  $4,49 \pm 0,16$  con fungicida,  $p > 0,05$ ). También hubo efecto para la coexistencia de las especies, ya que *S. arnottii* tuvo mayor BA cuando se encuentra sola ( $6,85 \pm 0,16$  Sclero,  $p > 0,05$ ). Por otro lado, cuando coexiste con *T. terrestris* no se muestran diferencias significativas con respecto a *T. terrestris* cuando se encuentra sola ( $5,40 \pm 0,25$  ScleroxTrib,  $4,98 \pm 0,21$  Trib,  $p > 0,05$ ).

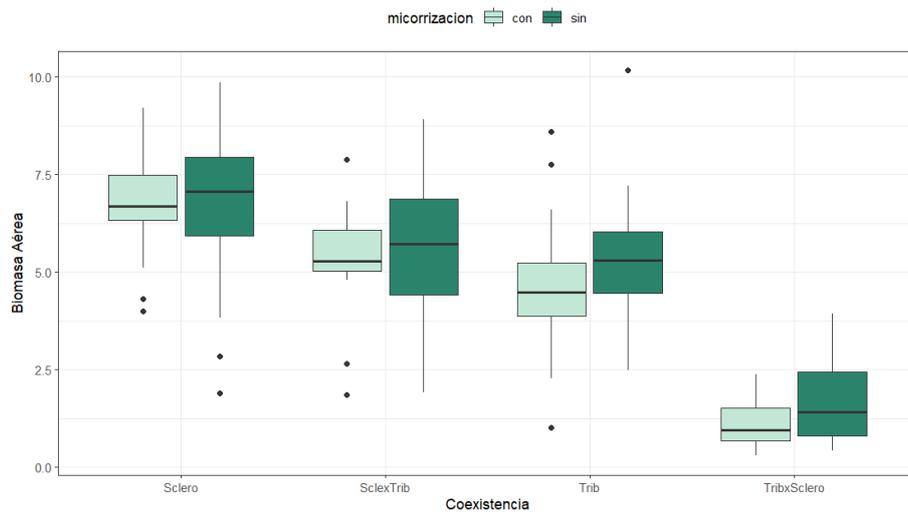
Cuando se evaluó la interacción de los tratamientos observamos que la discrepancia se da entre los diferentes niveles de coexistencia (Trib, Sclero, Trib\*Sclero y Sclero\*Trib) ( $6,86 \pm 0,22$ , Sclero con fungicida,  $6,84 \pm 0,24$ , Sclero sin fungicida,  $5,48 \pm 0,35$  ScleroxTrib sin fungicida,  $5,35 \pm 0,29$  Trib sin fungicida,  $5,32 \pm 0,37$  ScleroxTrib con fungicida,  $4,61 \pm 0,29$  Trib con fungicida,  $1,73 \pm 0,35$  TribxSclero sin fungicida,  $1,17 \pm 0,37$  TribxSclero con fungicida,  $p > 0,05$ ), pero no en la micorrización ( $p > 0,05$ ) (Fig. 15). Cabe destacar que la posición de primer orden en las interacciones indica cuál especie es la que opera sobre la otra.



a)



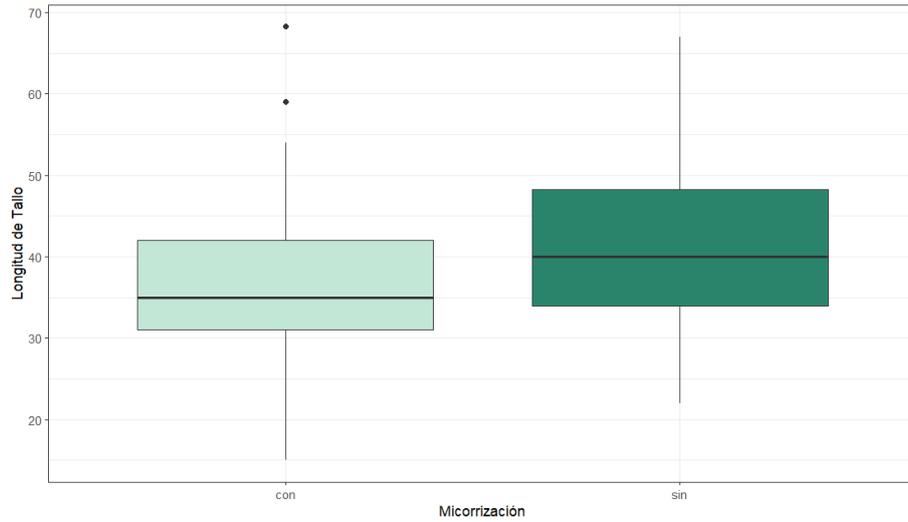
b)



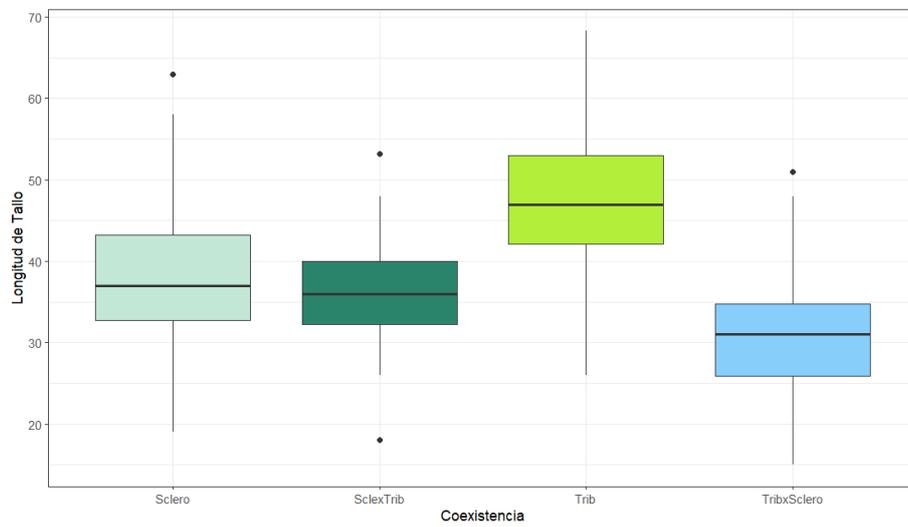
c)

Fig. 15. Efecto de los tratamientos a) Micorrización (con y sin fungicida), b) Coexistencia (Sclero, SclexTrib, TribxSclero, Trib) y la c) interacción entre ambos sobre BA (Biomasa Aérea) a partir de la prueba a posteriori.

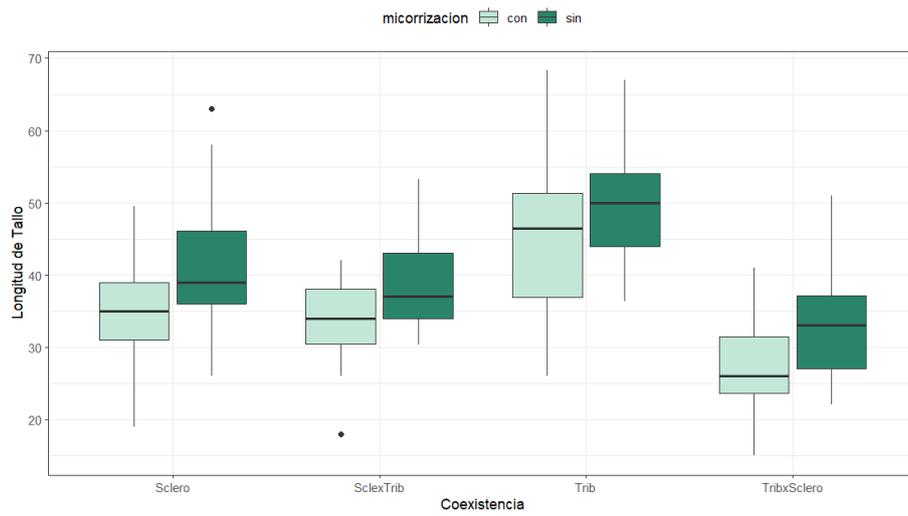
Los resultados para LT son similares a los reportados para BA, ya que se encontró un efecto significativo de la micorrización, siendo mayores los valores de LT cuando no se aplicó fungicida ( $40,87 \pm 0,85$  sin fungicida,  $35,15 \pm 0,88$  con fungicida,  $p > 0,05$ ). Se encontró efecto para la coexistencia de las especies, con mayor LT para *T. terrestris* cuando estuvo la especie sola ( $47,27 \pm 1,13$ ,  $p > 0,05$ ) (Figura 16). Para *S. arnottii* no se encontraron diferencias estando sola o con *T. terrestris* ( $38,37 \pm 0,88$  Sclero,  $36,01 \pm 1,40$  ScleroxTrib,  $30,39 \pm 1,40$  TribxSclero,  $p > 0,05$ ). Cuando se evaluó la interacción entre tratamientos, los mayores valores de LT fueron para *T. terrestris* sin aplicación de fungicida ( $49,95 \pm 1,58$ ,  $p > 0,05$ ), siguiendo en valores *T. terrestris* con aplicación de fungicida ( $44,59 \pm 1,61$ ,  $p > 0,05$ ) y las combinaciones de *S. arnottii* ( $41,21 \pm 1,30$  Sclero sin fungicida,  $38,66 \pm 1,91$  ScleroxTrib sin fungicida,  $35,52 \pm 1,20$  Sclero con fungicida,  $33,66 \pm 1,91$  ScleroxTrib sin fungicida,  $33,35 \pm 2,03$  TribxSclero con fungicida,  $27,13 \pm 2,03$  TribxSclero sin fungicida,  $p > 0,05$ ) (Figura 16).



a)



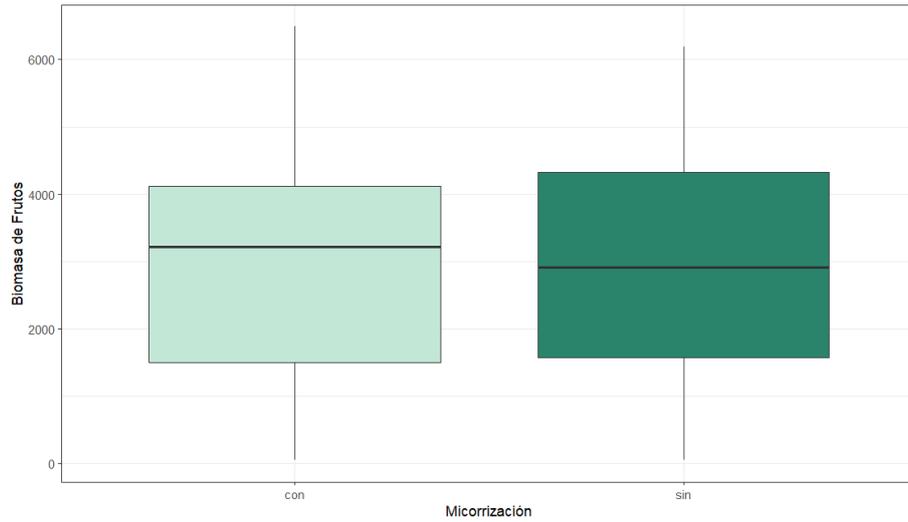
b)



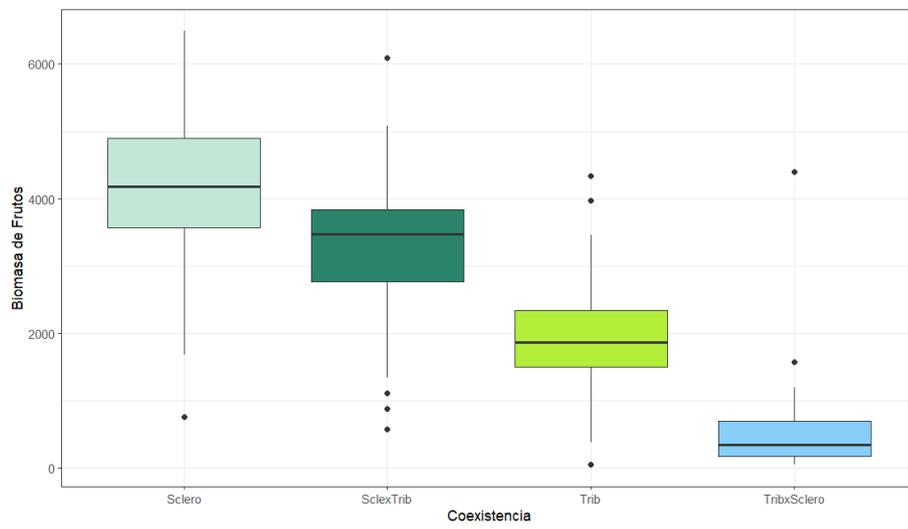
c)

Fig. 16. Efecto de los tratamientos a) Micorrización (con y sin fungicida), b) Coexistencia (Sclero, ScleroxTrib, TribxSclero, Trib) y la c) interacción entre ambos sobre LT (Longitud de Tallo) a partir de la prueba a posteriori.

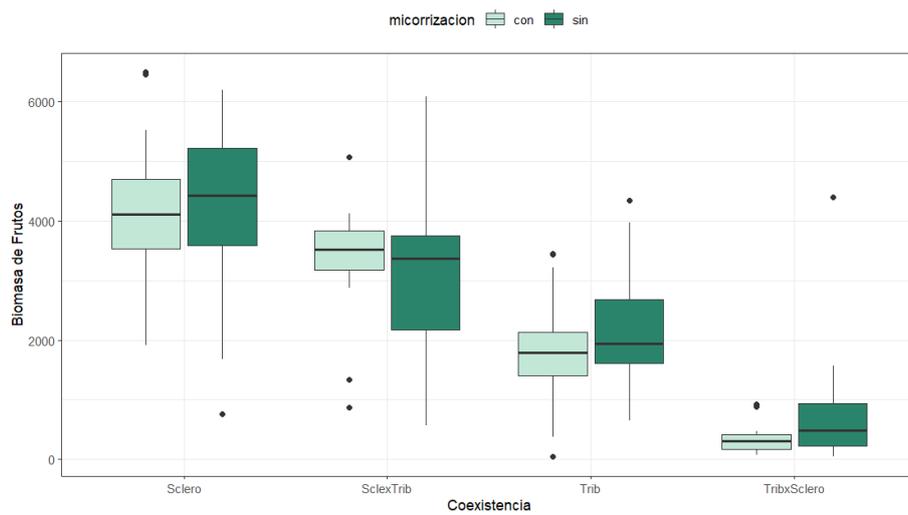
Para el caso de BF, el tratamiento micorrización muestra diferencias significativas entre los dos niveles, siendo mayor la BF cuando no se aplicó fungicida ( $2602,66 \pm 110,87$  sin fungicida,  $2377,20 \pm 114,88$  con fungicida  $p > 0,05$ ) (Figura 17). Respecto al tratamiento coexistencia, *S. arnottii* tuvo mayor BF cuando estuvo sola o interaccionando con *T. terrestris*, siendo *S. arnottii* la que opera sobre la exótica ( $4172,83 \pm 115,7$  Sclero,  $3250,95 \pm 182,79$  ScleroxTrib,  $1962,57 \pm 147,46$  Trib,  $573,38 \pm 182,79$  TribxSclero,  $p > 0,05$ ). Cuando se evalúa la interacción entre tratamientos no se observan diferencias por la micorrización ( $p < 0,05$ ), pero si en la coexistencia ya que *S. arnottii* presentó mayor BF cuando estuvieron sola ( $4320,53 \pm 169,66$  Sclero sin fungicida,  $4024,13 \pm 157,38$  Sclero con fungicida,  $3334,47 \pm 266,46$  ScleroxTrib con fungicida,  $3167,44 \pm 250,30$  ScleroxTrib sin fungicida,  $2129,24 \pm 206,40$  Trib sin fungicida,  $1795,90 \pm 210,66$  Trib con fungicida,  $793,45 \pm 250,30$  TribxSclero sin fungicida,  $353,31 \pm 266,46$  TribxSclero con fungicida,  $p > 0,05$ ) (Figura 17).



a)



b)



c)

Fig. 17. Efecto de los tratamientos a) Fungicida (con y sin), b) Coexistencia (Sclero, SclexTrib, TribxSclero, Trib) y la c) interacción entre ambos sobre BF (Biomasa de Fruto) a partir de la prueba a posteriori.

## **Discusión y conclusiones**

### *Capacidad competitiva y de micorrización de las especies exóticas y nativas a partir de sus rasgos funcionales, en el desierto del Monte sanjuanino*

En los resultados obtenidos a partir de este experimento, se observa que el efecto significativo en todos los rasgos funcionales analizados fue la coexistencia entre especies. Asumimos que este efecto se relaciona con competencia interespecífica por parte de dos plantas anuales, una exótica y otra nativa, como se mencionó anteriormente. Por otra parte, la micorrización influyó particularmente en la habilidad competitiva de tres rasgos LT, BF y BA.

Goldberg & Landa (1991) definen la capacidad competitiva como la capacidad de un individuo para limitar el desempeño de un individuo vecino (es decir, un efecto competitivo) y/o para resistir el efecto competitivo de sus vecinos (es decir, una respuesta competitiva). Por otro lado, para Grime (1973) la competencia por recursos se explica como la tendencia de las plantas vecinas a utilizar el mismo fotón de luz, ion de un nutriente mineral, molécula de agua o volumen de espacio, dando como resultado la reducción de la disponibilidad de recursos de una planta con respecto a otra (Craine, 2005). En muchos casos, la competencia por los recursos se ve afectada por microorganismos. Especialmente hongos micorrícicos, los cuales se diferencian de otros hongos principalmente porque habrían evolucionado para volverse eficientes en el crecimiento y la absorción de nutrientes tanto en el suelo como en las plantas. Así lo explica Brundrett (2002), quien también agrega que en la relación planta – hongo existe un intercambio bidireccional donde ambos organismos reciben beneficios sustanciales y existe una relación cuantitativa entre las ventajas recibidas por ambos socios. La mayoría de los ecosistemas del mundo están dominados por plantas micorrícicas (Read, 2000), con la excepción de las comunidades de sucesión temprana, campos cultivables manejados intensivamente y suelos extremadamente empobrecidos (Brundrett, 2002). Esto demuestra el gran valor que poseen los hongos micorrícicos arbusculares (MA) en el funcionamiento y la supervivencia de las plantas, particularmente en ambientes desérticos. Se sabe que las plantas del desierto deben enfrentarse a condiciones poco favorables durante toda su vida, como precipitaciones escasas y esporádicas, deficiencias de nutrientes, intensa radiación solar, altas temperaturas y grandes rangos diurnos de temperatura (Apple, 2009). Es por tal motivo que la asociación con micorrizas es esencial

para muchas plantas, dado que son fundamentales para la obtención de nutrientes esenciales, y además juegan un papel vital en los resultados competitivos y las vías de sucesión en entornos áridos y severos donde el desarrollo de la comunidad vegetal es muy lento (Titus, 2002).

#### *Área Foliar Especifica y Contenido de Materia Seca Foliar*

Los primeros rasgos observados se relacionan directamente con las hojas y sus estructuras. AFE se correlaciona de manera positiva con la Tasa de Crecimiento Relativo (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2016) y, muestra una relación inversa con la densidad interna y los costos de producción de la hoja (es decir, cuanto mayor sea AFE, menores serán los costos) (Vile *et al.*, 2005), y contrariamente, CMSF está correlacionado negativamente con el crecimiento relativo potencial y positivamente con la longevidad de la hoja (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2016). Para Reich (2014) las especies con valores altos de AFE y bajos valores de CMSF se asocian a estrategias adquisitivas, donde las plantas poseen un alto potencial de crecimiento porque tienen una alta capacidad para mover agua y adquirir y utilizar nutrientes y luz para fijar carbono, pero construyen tejidos endeble y desechables (ya sea raíz, tallo u hoja) y son menos tolerantes a la escasez de recursos (ya sea agua, nutrientes o luz). Por otro lado, los valores bajos de AFE y altos de CMSF reflejan estrategias conservativas, donde el porcentaje de persistencia de los individuos y la resistencia a daños físicos es mayor (Rolhauser & Pucheta, 2016; Rolhauser & Pucheta, 2017; Rolhauser, 2022). El compromiso entre AFE y CMSF refleja la relación entre el crecimiento de la planta y eficiencia del uso del agua que existe principalmente para las plantas del desierto o de ambientes desfavorables (Rolhauser, 2022).

*S. arnottii* mostró mayores valores medios de AFE en comparación con los valores de *T. terrestris*. Por otro lado, se observó que los valores de CMSF de *T. terrestris* son mayores con respecto a los de *S. arnottii*. La primera de las especies mencionada posee hojas suculentas con lámina foliar ovalada-deltaoidea completa (Kiesling, 2017) y de mayor tamaño, lo que indica que existe una inversión de carbono y eficiencia de intercepción de luz realizada por la planta. Sin embargo, también implica una baja resistencia a daños físicos y estrés hídrico (Wright *et al.*, 2004; Díaz *et al.*, 2004; Reich, 2014). Por otro lado, la exótica *T. terrestris* posee láminas pinnadas, seríceo-pubescentes (Kiesling, 2003) con tricomas cuya función es limitar la pérdida excesiva de agua mediante la transpiración y la regulación de la temperatura de la hoja (Hernández & Park., 2022). Esto es consistente con lo explicado

por Rolhauser (2016) donde clasificó a *S. arnottii* como una especie con estrategia adquisitiva, donde hay crecimiento rápido con el objetivo usurpar los recursos disponibles e intentar evitar condiciones estresantes, pero a costa de ser más sensibles a los cambios en la disponibilidad de recursos, y a *T. terrestris* como una especie que sigue una estrategia conservativa, donde el crecimiento es más lento para conservar agua y, por lo tanto, tolerar niveles más bajos de recursos.

Es importante destacar que a pesar de que los mayores valores de AFE se asociaron a *S. arnottii* y sus respectivas combinaciones, no se muestra una gran diferencia de medias con respecto a *T. terrestris*. En cuanto a CMSF, la tendencia de la especie exótica es marcadamente diferente a *S. arnottii*.

#### *Biomasa aérea*

Siguiendo con la discusión de estructuras vegetativas, diversos estudios relacionados a competencia vegetal utilizan la biomasa aérea como un indicador de la estimación del rendimiento de la planta (Violle *et al.*, 2009). Según Madami *et al.*, (2018) BA se entiende como la productividad primaria neta y se asocia a la madurez vegetativa de la planta y a la producción de asimilados fotosintéticos que favorecen el metabolismo de esta. Los resultados obtenidos a partir de este ensayo indican que *S. arnottii* fue la especie con mayores valores de BA, y no se diferenció de *T. terrestris* cuando estuvo acompañada de la misma. El tratamiento con menores valores de BA fue cuando coexistieron *T. terrestris* y *S. arnottii*. En consecuencia, se puede inferir que la especie nativa es mejor competidora que *T. terrestris* cuando se encuentran en coexistencia, ya que restringe la productividad primaria de la especie exótica, pero por otro lado cuando no coexiste con otro ejemplar muestra gran inversión en su crecimiento. Lo expuesto anteriormente es consistente con autores como Gremer (2013) quien afirma que el tamaño de la planta se relaciona positivamente con el efecto competitivo, lo que sugiere que las especies con mayor capacidad de crecimiento son mejores para suprimir a otros individuos.

### *Longitud de tallo*

Observamos que LT está asociado con el vigor competitivo, el tamaño reproductivo, la fecundidad de la planta, la longevidad promedio y la capacidad de establecerse y alcanzar un tamaño reproductivo entre dos eventos de disturbio (Pérez-Harguindeguy et al., 2016). Según Cornelissen (2003) LT se relaciona a compensaciones entre la altura de la planta y la tolerancia o evitación del estrés ambiental (climático, nutricional).

Para este caso, se observa que *T. terrestris* posee los valores más altos de longitud de tallo cuando se encuentra en solitario. Sin embargo, cuando está en coexistencia con *S. arnottii* presenta los menores valores medios de LT. Por otra parte, *S. arnottii* no muestra diferencias significativas cuando se encuentra en coexistencia con *T. terrestris* o en solitario. Esto da una idea de que la especie exótica se ve afectada en gran medida por la presencia de la nativa en cuestión. Sin embargo, cuando no hay coexistencia exhibe un gran aprovechamiento de los recursos para su crecimiento.

Con respecto a la micorrización, se observaron los mayores valores de LT en *T. terrestris* cuando no se realizó aplicación del tratamiento fungicida.

### *Biomasa de frutos*

Por último, BF (Biomasa de frutos) se ha utilizado en este trabajo como un indicador de tamaño y hace referencia al peso seco de una semilla promedio de una especie (Pérez-Harguindeguy et al., 2016). Westoby (2002) explica que la producción (cantidad de semillas) se correlaciona negativamente con la masa de semillas. Por otro lado, este rasgo muestra un compromiso entre la probabilidad de arribo y ocupación de parches “vacíos” (que aumenta con la cantidad de semillas dispersadas) y la probabilidad de establecimiento exitoso frente a determinados peligros (que aumenta con el peso de las semillas). Esta relación entre arribo y establecimiento se manifiestan a nivel de fitness mediante los efectos opuestos en la fecundidad y la supervivencia. Según los resultados alcanzados se puede observar que existe un gradiente funcional donde cada uno de los tratamientos se diferencia del resto. El mayor tamaño de BF se asocia a *S. arnottii* cuando se encuentra sola, seguida por la coexistencia con *T. terrestris*, luego cuando *T. terrestris* está sola y, por último, cuando se tomó en consideración los valores de *T. terrestris* en coexistencia con *S. arnottii*. Esto nos indica que *S. arnottii* es la especie que mejor desempeño posee bajo el tratamiento de coexistencia. Cuando se encuentra sola o compitiendo con *T. terrestris*, muestra frutos de

mayor tamaño. Las ventajas que obtiene *S. arnottii* por tener una mayor masa de semillas es que tiene disponible mayores reservas al comienzo de la etapa inicial de la plántula, y eso le confiere mayor posibilidad de supervivencia frente a condiciones poco favorables. Luego de superar esa etapa, no hay beneficios aprovechables de este rasgo (Westoby, 2002). Sin embargo, los datos que se obtuvieron a partir de este experimento no pueden respaldar esta afirmación.

En conclusión, los rasgos funcionales son indicadores de compensaciones complejas en la asignación de recursos y tienen relaciones mecanicistas con procesos ecofisiológicos que determinan el desempeño individual según lo explica Violle *et al.*, (2007). Por tal motivo, los rasgos son fundamentales para las compensaciones entre la adquisición de recursos y/o las tasas de procesos, y la conservación de estos porque ayudan a determinar en qué parte de dicha compensación entre crecimiento y supervivencia, se ubica un taxón para determinadas condiciones (Reich, 2014). Es por esta razón que, las plantas del desierto se enfrentan al enorme desafío de direccionar el uso de los recursos hacia alcanzar óptimamente su crecimiento con el fin de generar descendencia o mejorar sus adaptaciones para resistir condiciones adversas como sequía, pastoreo, entre otras.

Otro desafío que deben enfrentar es el agotamiento de recursos por competencia interespecífica. Armas (2005) explica que las interacciones entre las plantas influyen fuertemente en la composición y estructura de las comunidades. Por otro lado, Violle (2009) afirma que los cambios en la biomasa o densidad de ellas afectan la disponibilidad de recursos, lo que a su vez influye en el desempeño de otras plantas. Actualmente se están utilizando enfoques basados en rasgos para predecir el resultado de la asamblea comunitaria (Shipley *et al.*, 2006; Laughlin *et al.*, 2012), la dinámica global de la vegetación (Scholze *et al.*, 2006) y la velocidad de los procesos ecosistémicos (Díaz & Cabido, 2001).

Es bien conocido que existe una comprensión limitada sobre cómo los rasgos de las plantas se relacionan con el resultado de las interacciones competitivas entre especies (Rolhauser *et al.*, 2016). En países hispanohablantes como es el caso de Argentina, aún el uso de rasgos funcionales como medidas predictivas no son comúnmente aplicados en investigaciones. Es por eso, que esta tesis propone visibilizar la importancia de su aplicación. Rolhauser (2022) en su trabajo publicado recientemente explica que los rasgos funcionales constituyen una vía de investigación promisoría para explicar y predecir patrones ecológicos en distintos niveles de organización (genotipos, poblaciones,

comunidades) porque ligan a las respuestas de los individuos con las condiciones ambientales que los rodean. Además, agrega que la practicidad de su aplicación es de gran importancia, ya que permiten predecir el futuro de una planta o un grupo de plantas a partir de sus propiedades físicas, las cuales son más fáciles de conocer que las medidas fisiológicas o fenológicas. En efecto, los rasgos funcionales nos ofrecen un protocolo de fácil aplicación y gran practicidad además de brindar información con gran valor predictivo.

Por otro lado, y como se mencionó anteriormente, los resultados obtenidos en este estudio apuntan a que solo tres de los cinco rasgos funcionales analizados mostraron efectos significativos con la micorrización (LT, BF y BA). Es decir, para AFE y CMSF, no hubo efectos diferenciales cuando se eliminó la micorrización con el tratamiento químico. Una suposición que podría estar asociada con los efectos obtenidos a partir de la aplicación del tratamiento fungicida está relacionada a la naturaleza de las especies en estudio, ambas son anuales con un ciclo de vida corto.

Datos obtenidos por Titus (2002) en el desierto de Mojave y Collier y colaboradores (2003) en el desierto de Chihuahua indican que no todas las especies de plantas tienen la capacidad de establecer asociación con micorrizas y aparentemente las anuales tienen menos micorrizas que las perennes. Esta afirmación tiene sus orígenes en la morfología del sistema radicular de las plantas. Se cree que las especies con raíces gruesas son más dependientes de los HMA para la absorción de nutrientes, porque sus raíces tienen pequeñas proporciones superficie/volumen. En consecuencia, las hifas MA que se extienden hacia el suelo son necesarias para el mantenimiento de una superficie de absorción adecuada para raíces gruesas (Eissenstat, 1992; Eissenstat *et al.*, 1993; Peng *et al.*, 1993). Por otro lado, las especies con raíces delgadas tienen más superficie radicular para la absorción de nutrientes y, por lo tanto, no se justifica una gran inversión de carbono en simbiosis con hongos MA. La tendencia de las plantas de raíces gruesas a producir más micorrizas ha sido estudiada previamente por Baylis (1975), sin embargo, es una novedad que las raíces finas de las plantas anuales no dependan en la misma medida que las perennes. Por las razones antes estudiadas, se sugiere que esta evidencia sea considerada una línea de investigación para próximos ensayos ya que no existe tanta información disponible sobre el tema.

*Interacción entre competencia y micorrización como reguladores de la capacidad de asignación de rasgos de biomasa aérea y reproductiva*

Como se contempló en la sección resultados y según lo explicado en los apartados anteriores, el principal efecto que influyó sobre la capacidad de asignación de rasgos fue la competencia entre *S. arnottii* (nativa) y *T. terrestris* (exótica). Se observó que cuando se aplica el tratamiento de coexistencia, en AFE, BA y BF (tres de los cinco rasgos), *S. arnottii* es mejor competidora que *T. terrestris*. Para el caso de CMSF y LT, los resultados obtenidos demuestran lo contrario.

Sin embargo, algo a destacar es que *S. arnottii* en la mayoría de los casos (CMSF fue la excepción) presentó valores mayores o similares a las medias de *T. terrestris*. Es decir que, a pesar de estar coexistiendo con una especie cosmopolita e invasora a nivel mundial, *S. arnottii* muestra la capacidad de ser una gran limitante para el crecimiento y desarrollo de esta especie. Esto se explica por la teoría de la similitud limitante. Esta predice que una especie invasora tendrá una menor aptitud cuando se cultive en presencia de especies nativas con rasgos similares de uso de recursos (Hutchinson, 1959). Para este caso, la similitud en el uso de los recursos produjo menor probabilidad de éxito para la especie exótica, ya que no logró superar los valores medios de la mayoría de los rasgos funcionales analizados.

En simples palabras, el estudio de rasgos funcionales y micorrización aporta información sobre la ecología, las relaciones interespecíficas y la distribución de las especies vegetales mejorando así la comprensión sobre cómo las plantas extraen los recursos del medio (de la Riva *et al.*, 2014) y cómo se maximizan sus funciones para optimizar el uso de dichos recursos. Además, los rasgos pueden ser predictores potencialmente útiles del funcionamiento de los ecosistemas (Díaz, 2004) porque ligan a las respuestas de los individuos con las condiciones ambientales que los rodean. Las micorrizas por su parte aportan a la nutrición y optimización en el uso de un recurso limitante como es el agua en el desierto. El beneficio práctico y la gran información que aportan los rasgos funcionales, los convierten en una técnica eficaz y económica para el estudio de relaciones comunitarias.

#### *Recomendaciones para futuras investigaciones*

Los rasgos funcionales determinan el éxito ecológico de las especies y el ensamblaje de las comunidades a lo largo de gradientes ambientales, por lo que han sido usados en muchos estudios y han demostrado que son capaces de explicar una gran cantidad de variación en la estructura comunitaria. Por esta razón, se considera que es de gran

importancia la aplicación de mediciones relacionadas a rasgos funcionales a la hora de evaluar el fitness de una especie, una población o comunidad, principalmente cuando el ambiente que las rodea presenta condiciones extremas como en nuestra provincia. Según autores como Díaz & Cabido (1997) explican que los rasgos funcionales pueden predecir la respuesta de la comunidad al cambio ambiental y los efectos de los cambios en la composición de la comunidad en los procesos ecosistémicos, lo que es de gran importancia para los ecólogos.

A partir de esto, existen coincidencia con Kearny y colaboradores (2021), quienes afirman que a medida que se refine la comprensión de qué rasgos son importantes en un entorno determinado, cómo se distribuyen dentro y entre especies, y cómo esos rasgos se relacionan con los mecanismos que impulsan la dinámica y la función de la comunidad, será posible desarrollar reglas generales y predictivas en ecología comunitaria. Por otro lado, es de suma importancia ampliar el conocimiento sobre la existencia y la diversidad de micorrizas arbusculares en el desierto del Monte y también, conocer la tasa de micorrización de plantas anuales ya que la información sobre esta temática es muy acotada. Se recomienda incluir rasgos relacionados con el sistema radicular de las plantas con el fin de obtener una descripción completa de la planta, tanto de su porción aérea como subterránea.

## Referencias bibliográficas

- Abraham, E., del Valle, HF, Roig, F., Torres, L., Ares, JO, Coronato, F., & Godagnone, R. (2009). Panorama general de la geografía del bioma Monte Desierto (Argentina). *Revista de ambientes áridos*, 73 (2), 144-153.
- Adler, PB, Salguero-Gómez, R., Compagnoni, A., Hsu, JS, Ray-Mukherjee, J., Mbeau-Ache, C. y Franco, M. (2014). Los rasgos funcionales explican la variación en las estrategias de la historia de vida de las plantas. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias*, 111 (2), 740-745.
- Almirón, M., Dalmasso, AD, Márquez, J., & Hadad, M. (2008). Diversidad del arbolado urbano en la localidad de Vallecito, Difunta Correa -San Juan. Quebracho - Revista de Ciencias Forestales, (16) ,102-109. [Fecha de Consulta 19 de septiembre de 2023]. ISSN: 0328-0543. Recuperado de: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=48112952010>
- Al-Wahaibi, MH (2009). Plantas del desierto y micorrizas (una mini reseña). *Revista de Microbiología Pura y Aplicada*, 3 (2), 457-466.
- Angert, AL, Huxman, TE, Barron-gafford, GA, Gerst, KL y Venable, DL (2007), Vinculación de las estrategias de crecimiento con la dinámica poblacional a largo plazo en un gremio de plantas anuales del desierto. *Revista de Ecología*, 95: 321-331. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01203.x>
- Apple, M.E. (2010). Aspects of Mycorrhizae in Desert Plants. In: Ramawat, K. (eds) *Desert Plants*. Springer, Berlin, Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-02550-1\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-642-02550-1_6)
- Armas, C. y Pugnaire, FI (2005), Las interacciones entre plantas gobiernan la dinámica poblacional en una comunidad de plantas semiáridas. *Revista de Ecología*, 93: 978-989. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01033.x>
- Balachowski JA, Voltaire FA. Implications of plant functional traits and drought survival strategies for ecological restoration. *J Appl Ecol*. 2018; 55: 631–640. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12979>
- Balzarini, M. G., González, L. A., Tablada, E. M., Casanoves, F., Di Rienzo, J. A., & Robledo, C. W. (2008). InfoStat, versión 2008: Manual del Usuario (No.

- 005.30296 B198). Grupo InfoStat, Córdoba (Argentina).
- Baylis, G.T.S., 1975. The magnoloid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. In: Sanders, F.E., Mosse, B., Tinker, P.B. (Eds.), *Endomycorrhizas*. Academic Press, London, pp. 373–389
  - Bertness, MD y Callaway, R. (1994). Interacciones positivas en las comunidades. *Tendencias en ecología y evolución*, 9 (5), 191-193.
  - Bouallala, MH, Neffar, S. y Chenchouni, H. (2020). Los rasgos de la vegetación son indicadores precisos de cómo las plantas combaten el calor en las tierras secas: diversidad y rasgos funcionales de la vegetación asociados con las torres de agua en el desierto del Sahara. *Indicadores Ecológicos*, 114, 106364.
  - Boyce, M.S. (2006), Scale for resource selection functions. *Diversity and Distributions*, 12: 269-276. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00243.x>
  - Brooks, ML. Competencia entre pastos anuales exóticos y plantas anuales nativas en el desierto de Mojave, *The American Midland Naturalist* 144(1), 92-108, (2000). [https://doi.org/10.1674/0003-31\(2000\)144\[0092:CBAAGA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-31(2000)144[0092:CBAAGA]2.0.CO;2)
  - Brundrett, MC (2002), Coevolución de raíces y micorrizas de plantas terrestres. *Nuevo fitólogo*, 154: 275-304. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00397.x>
  - Burrows, R. L., & Ahmed, I. (2007). Fungicide seed treatments minimally affect arbuscular-mycorrhizal fungal (AMF) colonization of selected vegetable crops.
  - Busby, RR, Stromberger, ME, Rodríguez, G. et al. La comunidad de hongos micorrízicos arbusculares difiere entre un arbusto nativo coexistente y un pasto anual introducido. *Micorrizas* 23,129-141 (2013). <https://doi.org/10.1007/s00572-012-0455-x>
  - Callaway, RM y Ridenour, WM (2004), Armas novedosas: éxito invasivo y evolución de una mayor capacidad competitiva. *Fronteras en Ecología y Medio Ambiente*, 2: 436-443. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0436:NWISAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0436:NWISAT]2.0.CO;2)
  - Cantero, J. J. (2019). Las plantas de interés económico en Argentina (1era ed.). UniRío Editora. <https://botanicaargentina.org.ar/wp-content/uploads/2019/06/978-987-688-332-0-baja-resoluci%C3%B3n.pdf>
  - Collier, SC, Yarnes, CT y Herman, RP (2003). La dependencia de las micorrizas de las plantas del desierto de Chihuahua está influenciada por la estrategia de la historia de vida y la morfología de las raíces. *Revista de ambientes áridos*, 55 (2), 223-229.

- Cornelissen JHC, Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N., Gurvich DE, Reich PB, Steege H. ter, Morgan HD, Heijden MGA van der, Pausas JG Poorter H. (2003) Un manual de protocolos para una medición fácil y estandarizada de los rasgos funcionales de las plantas en todo el mundo. *Revista Australiana de Botánica* 51, 335-380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Craine, JM (2005), Conciliación de las teorías de estrategia vegetal de Grime y Tilman. *Revista de Ecología*, 93: 1041-1052. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01043.x>
- Curso Intensivo de Posgrado - UACH, & Andrés González, F. (2018). Guía Rápida del Programa ImageJ/Fiji 1,46. [http://fernando.gonzalez.unileon.es/guias\\_rapidas/guia\\_rapida\\_ImageJ.pdf](http://fernando.gonzalez.unileon.es/guias_rapidas/guia_rapida_ImageJ.pdf).
- de la Riva, EG, Pérez Ramos, IM, Navarro Fernández, CM, Olmo, M., Marañón, T., & Villar, R. (2014). Rasgos funcionales en el género *Quercus*: estrategias adquisitivas frente a conservativas en el uso de recursos. *Ecosistemas*, 23 (2),82-89. [fecha de Consulta 21 de enero de 2024]. ISSN: 1132-6344. Recuperado de: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=54031601011>
- Díaz S & Cabido MR. 2001. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16 (11): 646–655.
- Díaz, S. and Cabido, M. (1997), Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 8: 463-474. <https://doi.org/10.2307/3237198>
- Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M.C., Shirvany, F.A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P. and Zak, M.R. (2004), The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15: 295-304. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x>
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, JH, Wright, IJ, Lavorel, S., Dray, S., ... & Gorné, LD (2016). El espectro global de forma y función de las plantas.

- Naturaleza, 529 (7585), 167-171.
- Eissenstat, D.M., 1992. Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of Plant Nutrition* 15 (6&7), 763–782.
  - Eissenstat, D.M., Graham, J.H., Syversen, J.P., Drouillard, D.L., 1993. Carbon economy of sour orange in relation to mycorrhizal colonization and phosphorus status. *Annals of Botany* 71, 1–10.
  - FAO. FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS. Sustainable development of drylands and combating desertification. (1993). <https://www.fao.org/3/V0265E/v0265e01.htm>
  - Ficha técnica Captan 80W - Arysta LifeScience Fungicides. (s. f.) AgroBase. <https://agrobasesapp.com/united-states/pesticide/captan-80w>
  - Funk, JL, Larson, JE, Ames, GM, Butterfield, BJ, Cavender-Bares, J., Firn, J., ... y Wright, J. (2017). Revisando el Santo Grial: utilizando los rasgos funcionales de las plantas para comprender los procesos ecológicos. *Revisiones biológicas*, 92 (2), 1156-1173.
  - Goldberg, D. E., & Landa, K. (1991). Competitive effect and response: hierarchies and correlated traits in the early stages of competition. *The Journal of Ecology*, 1013-1030.
  - Gorné, L. D. (2018). Estrategias de uso de recursos, resistencia y tolerancia a la remoción de biomasa aérea en plantas nativas del centro-oeste de Argentina.
  - Gremer, Jennifer & Kimball, Sarah & Hooker, Katie & Huxman, Travis & Angert, Amy & Venable, D. (2013). Water-use efficiency and relative growth rate mediate competitive interactions in Sonoran Desert winter annual plants. *American journal of botany*. DOI: [10.3732/ajb.1300064](https://doi.org/10.3732/ajb.1300064)
  - Grime, J. Exclusión Competitiva en Vegetación Herbácea. *Naturaleza* **242**, 344–347 (1973). <https://doi.org/10.1038/242344a0>
  - Grime, JP (1977). Evidencia de la existencia de tres estrategias principales en las plantas y su relevancia para la teoría ecológica y evolutiva. *El naturalista americano*, 111 (982), 1169-1194.
  - Hernández, JO; Park, BB (2022) Los rasgos estructurales del tricoma, la venación y el mesófilo de la hoja desempeñan funciones importantes en las respuestas fisiológicas de las plántulas de roble al estrés por déficit de agua. *En t. J. Mol. Ciencia*. 23, 8640. <https://doi.org/10.3390/ijms23158640>

- Hongyan Jin, James J. Germida, Fran L. Walley. Suppressive effects of seed-applied fungicides on arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) differ with fungicide mode of action and AMF species, *Applied Soil Ecology*, Volume 72, 2013, Pages 22-30, <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.05.013>.
- Hutchinson, G. E., 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93: 145–159, <https://doi.org/10.1086/282070>
- Iglesias, B. (2015). Rasgos funcionales y su relación con el funcionamiento de las plantas (Doctoral dissertation, Universidad de Córdoba, España).
- Jalali, B. L., & Jalali, I. (1991). Fungicides and VAM fungi interactions. *Proceedings of the Indian National Science Academy, Part B*, 57(3), 181-196.
- Kearney Señor, Jusup M, McGeoch MA, Kooijman SALM, Chown S.L. ¿De dónde provienen los rasgos funcionales? El papel de la teoría y los modelos. *Función Ecológica*. 2021; 35: 1385-1396. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13829>
- Kiesling, R. (2003). *Flora de San Juan, República Argentina: Dicotiledóneas dialipétalas (Vol II: Oxalidáceas a Umbelíferas)*. Estudio Sigma.
- Kiesling, R. (2017). 1a. ED. *Flora de San Juan, República Argentina: Dicotiledóneas Gamopétalas (Vol III: Primera parte)*. Zeta Editores.
- Kimball, Sarah & Funk, Jennifer & Spasojevic, Marko & Suding, Katharine & Parker, Scot & Goulden, Michael. (2016). Can Functional Traits Predict Plant Community Response to Global Change? *Ecosphere*. 7. e01602.10.1002/ecs2.1602
- LaForgia, M. L., S. P. Harrison, and A. M. Latimer. 2020. Invasive species interact with climatic variability to reduce success of natives. *Ecology* 101(6): e03022.10.1002/ecy.3022
- Laughlin DC, Joshi C, van Bodegom PM, Bastow ZA, Fulé PZ (2012) Un modelo predictivo de ensamblaje comunitario que incorpora variación de rasgos intraespecíficos. *Ecología Lett*15(11): 1291–1299
- Li, X., Li, X., Jiang, D. et al. Plantas anuales en regiones desérticas áridas y semiáridas. *Frente. Biol. China* 3, 259–264 (2008). <https://doi.org/10.1007/s11515-008-0054-6>
- Madani, N., Kimball, JS, Ballantyne, AP, Affleck, DL, Van Bodegom, PM, Reich, PB, ... y Running, SW (2018). La productividad global futura se verá afectada por la respuesta de los rasgos de las plantas al clima. *Informes científicos*, 8 (1), 2870.
- Madouh TA, Quoreshi AM. La función de los hongos micorrízicos arbusculares

- asociados con la resistencia al estrés por sequía en plantas nativas de ecosistemas áridos del desierto: una revisión. *Diversidad* 2023; 15(3):391. <https://doi.org/10.3390/d15030391>
- Mahibbur, RM. Y Govindarajulu, Z. 1997. A modification of the test of Shapiro and Wilks for normality. *Journal of Applied Statistics*, 24(2): 219-235.
  - Márquez, Justo; Martínez Carretero, Eduardo Enrique; Dalmasso, Antonio Daniel; Provincias fitogeográficas de la provincia de San Juan; Universidad Nacional de San Juan; 2016; 187-197
  - Martínez, L. B., & Pugnaire, F. I. (2009). Interacciones entre las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares y de plantas. Algunos ejemplos en los ecosistemas semiáridos. *Ecosistemas*, 18(2).
  - McGill, BJ, Enquist, BJ, Weiher, E. y Westoby, M. (2006). Reconstruir la ecología comunitaria a partir de rasgos funcionales. *Tendencias en ecología y evolución*, 21 (4), 178-185.
  - Montaña, N.M.; Camargo-Ricalde, S.L.; García-Sánchez, R.; Monroy, A. (eds.) 2007. Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos (*Arbuscular mycorrhizae in arid and semiarid ecosystems*). Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, Mundi-Prensa SA de CV, UAM Iztapalapa, FES Zaragoza, UNAM. Distrito Federal, México. 460 pp.
  - Morello, J., 1958. La Provincia fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana* II, Tucumán.
  - Noy-Meir, I. (1973). Desert ecosystems: environment and producers. *Annual review of ecology and systematics*, 4(1), 25-51.
  - Ochoa-Hueso R, Eldridge DJ, Delgado Baquerizo M, et al. Soil fungal abundance and plant functional traits drive fertile island formation in global drylands. *J Ecol.* 2018; 106:242–253. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12871>
  - Peng, S.P., Eissenstat, D.M., Graham, J.H., Williams, K., Hodge, N., 1993. Growth depression in mycorrhizal citrus at high phosphorus supply: analysis of carbon costs. *Plant Physiology* 101, 1063–1071.
  - Pérez-Harguindeguy N. , Díaz S. , Garnier E. , Lavorel S. , Poorter H. , Jaureguiberry P. , Bret-Harte M. S. , Cornwell W. K. , Craine J. M. , Gurvich D. E. , Urcelay C. , Veneklaas E. J. , Reich P. B. , Poorter L. , Wright I. J. , Ray P. , Enrico L. , Pausas J. G. , de Vos A. C. , Buchmann N. , Funes G. , Quétier F. , Hodgson J. G. , Thompson

- K. , Morgan H. D. , ter Steege H. , Sack L. , Blonder B. , Poschlod P. , Vaieretti M. V. , Conti G. , Staver A. C. , Aquino S. Cornelissen J. H. C. (2016) Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 64, 715-716. [https://doi.org/10.1071/BT12225\\_CO](https://doi.org/10.1071/BT12225_CO)
- Poorter, L., Van de Plassche, M., Willems, S., & Boot, R. G. A. (2004). Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant biology*, 746-754.
  - Pringle, A; Bever, J. D.; Gardes, M; Parrent, J. L.; Rillig, M. C.; Klironomos, J. N. 2009. Mycorrhizal Symbioses and Plant Invasions Annual. Review. Ecol. Evol. Syst. 2009.40:699-715.
  - Read DJ, Duckett JG, Francis R, Ligrone R, Russell A. 2000. Symbiotic fungal associations in lower land plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 355: 815 – 831.
  - Reich, PB (2014), El espectro mundial de la economía de las plantas 'rápidas-lentas': un manifiesto de rasgos. *J 47Ecol*, 102: 275-301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
  - Reich, PB, Wright, IJ, Cavender-Bares, J., Craine, JM, Oleksyn, J., Westoby, M. y Walters, MB (2003). La evolución de la variación funcional de las plantas: rasgos, espectros y estrategias. *Revista Internacional de Ciencias Vegetales*, 164 (S3), S143-S164.
  - Reid, WV, Mooney, HA, Cropper, A., Capistrano, D., Carpenter, SR, Chopra, K., ... y Zurek, MB (2005). Ecosistemas y bienestar humano-Síntesis: Informe de la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio. Prensa de la isla.
  - Reinhart, KO y Callaway, RM (2006), Biota del suelo y plantas invasoras. *Nuevo fitólogo*, 170: 445-457. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01715.x>
  - Requena, N., P. Jeffries, and J.M. Barea. 1996. Assessment of natural mycorrhizal potential in a desertified semiarid system. *Applied and Environmental Microbiology* 62:842–847.
  - Reynolds JF, y otros. Desertificación global: construcción de una ciencia para el desarrollo de las tierras secas. *Ciencia* 316, 847-851 (2007). DOI: [10.1126/ciencia.1131634](https://doi.org/10.1126/ciencia.1131634)
  - Rolhauser AG, Nordenstahl M, Aguiar MR, Pucheta E. Community-level natural selection modes: A quadratic framework to link multiple functional traits with

- competitive ability. *J Ecol.* 2019; 107: 1457–1468. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13094>
- Rolhauser AG, Pucheta E. Inferring trait-based mechanisms and variance consequences of abiotic secondary dispersal from the spatio-temporal distribution of a desert soil seed bank. *J Veg Sci.* 2021; 32: e12979. <https://doi.org/10.1111/jvs.12979>
  - Rolhauser, A. G. 2022. Bases conceptuales y herramientas gráficas para investigar cómo funcionan los rasgos funcionales. *Darwiniana*, nueva serie 10(1): 65-79.
  - Rolhauser, A. G., & Pucheta, E. (2016). Annual plant functional traits explain shrub facilitation in a desert community. *Journal of Vegetation Science*, 27(1), 60-68.
  - Rolhauser, A.G. and Pucheta, E. (2017), Directional, stabilizing, and disruptive trait selection as alternative mechanisms for plant community assembly. *Ecology*, 98: 668-677. <https://doi.org/10.1002/ecy.1713>
  - Rolhauser, Andrés Guillermo. (2015). *Una aproximación funcional al estudio de las invasiones de plantas anuales en el desierto*. [Tesis de Doctorado, Universidad de Buenos Aires. Facultad de Agronomía. Escuela para Graduados]. Recuperado de <http://ri.agro.uba.ar/greenstone3/library/collection/tesis/document/2015rolhauserandres>
  - Scholze M, Knorr W, Arnell NW, Prentice IC (2006) Un análisis de riesgo de cambio climático para los ecosistemas mundiales. *Proc Natl Acad Sci EE. UU.*103(35): 13116–13120. 12.
  - Servicio Meteorológico Nacional. (s. f.). Servicio Meteorológico Nacional. <https://www.smn.gob.ar/estadisticas>
  - Shipley B, Vile D, Garnier E (2006) De los rasgos de las plantas a las comunidades de plantas: un enfoque estadístico mecanicista de la biodiversidad. *Ciencia* 314 (5800) :812–814.
  - Suvires, Graciela M., & Luna, P. I. (2008). Unidades geomorfológicas ambientales del sur del oasis del Tulum, Andes Centrales de Argentina. *Multequina*, 17(2), 109-128. Recuperado en 20 de marzo de 2024, de [http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1852-73292008000200002&lng=es&tlng=pt](http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1852-73292008000200002&lng=es&tlng=pt).
  - Titus, Jonathan H.; Titus, Priscilla J.; Nowak, Robert S.; and Smith, Stanley D. (2002) "Arbuscular mycorrhizae of Mojave Desert plants," *Western North American*

Naturalist: Vol. 62: No. 3, Article 8. Available at:  
<https://scholarsarchive.byu.edu/wnan/vol62/iss3/8>

- Tobar, R., Azcón, R. y Barea, JM (1994) Mejor absorción y transporte de nitrógeno a partir de nitrato marcado con  $^{15}\text{N}$  por hifas externas de micorrizas arbusculares en condiciones de estrés hídrico. *Nuevo fitólogo*, 126: 119-122. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb07536.x>
- Tongway, D., Cortina, J., & Maestre, F. (2004). Heterogeneidad espacial y gestión de medios semiáridos: *Ecosistemas*, 13(1). Recuperado a partir de <https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/218>
- Trappe, J.M., 1987. Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. En: Safir, J.R. (Ed.), *Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants*, pp. 5-25.C, CRC Press, Boca Raton, USA.
- UNESCO, (1977) El Correo de la UNESCO: una ventana abierta sobre el mundo, XXX, 7 [1478]. [https://unesdoc.unesco.org/ark:/48223/pf0000046659\\_spa](https://unesdoc.unesco.org/ark:/48223/pf0000046659_spa)
- Van der Heijden, M. G. A., Martin, F. M., Selosse, M.A., Sanders, I. R. 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist*. 205: 1406–1423.
- Van Kleunen, M., Weber, E. y Fischer, M. (2010). Un metanálisis de las diferencias de rasgos entre especies de plantas invasoras y no invasoras. *Cartas de ecología*, 13 (2), 235-245.
- Vile, D., Garnier, E., Shipley, B., Laurent, G., Navas, M.L., Roumet, C., Lavorel, S., Diaz, S., Hodgson, J.G., (...) & Wright, I.J. 2005. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany* 96: 1129–1136.
- Villagra, P. E., Cony, M. A., Mantován, N. G., Rossi, B. E., González Loyarte, M. M., Villalba, R., & Marone, L. (2004). Ecología y manejo de los algarrobales de la Provincia Fitogeográfica del Monte. *Ecología y Manejo de Bosques Nativos de Argentina*. Editorial Universidad Nacional de La Plata.
- Villagra, P. E., Giordano, C., Alvarez, J. A., Bruno Cavagnaro, J., Guevara, A., Sartor, C., ... & Greco, S. (2011). Ser planta en el desierto: estrategias de uso de agua y resistencia al estrés hídrico en el Monte Central de Argentina. *Ecología austral*, 21(1), 29-42.
- Violle, C., Garnier, E., Lecoq, J. et al. Competencia, rasgos y agotamiento de recursos en comunidades vegetales. *Ecología* 160, 747–755

- (2009). <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1333-x>
- Violle, C., Navas, ML, Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. y Garnier, E. (2007). ¡Que el concepto de rasgo sea funcional! *Oikos*, 116 (5), 882-892.
  - Westoby, M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199, 213–227 (1998). <https://doi.org/10.1023/A:1004327224729>
  - Westoby, M. y Wright, IJ (2006). Ecología de plantas terrestres a partir de rasgos funcionales. *Tendencias en ecología y evolución*, 21 (5), 261-268.
  - Westoby, M., Falster, DS, Moles, AT, Vesk, PA y Wright, IJ (2002). Estrategias ecológicas de plantas: algunas dimensiones principales de variación entre especies. *Revista anual de ecología y sistemática*, 33 (1), 125-159.
  - Whitford, WG & Duval, BD (2019). *Ecología de sistemas desérticos*. Prensa académica.
  - Wright, I., Reich, P., Westoby, M. et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821–827 (2004). <https://doi.org/10.1038/nature02403>
  - Wright, I.J., Reich, P.B. and Westoby, M. (2001), Strategy shifts in leaf physiology, structure, and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 15: 423-434. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00542.x>
  - Yue, J.; Feng, H.; Yang, G.; Li, Z. Comparación de técnicas de regresión para la estimación de la biomasa aérea de trigo de invierno mediante espectroscopia cercana a la superficie. *Sensores remotos* 2018, 10, 66. <https://doi.org/10.3390/rs10010066>
  - Zhang, S., Lehmann, A., Zheng, W., You, Z., & Rillig, M. C. (2019). Arbuscular mycorrhizal fungi increase grain yields: A meta-analysis. *New Phytologist*, 222(1), 543-555. <https://doi.org/10.1111/nph.15570>