



Universidad Nacional de Córdoba
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Carrera de Ciencias Biológicas

Retención de semillas en la broza y reclutamiento de especies leñosas dominantes, en distintas intensidades de uso del suelo actual e histórico del Bosque Chaqueño del Oeste de Córdoba

Tesinista

Fortunato Valentina

Firma:

Directora

Dra. Díaz Sandra

Firma:

Cátedra de Ecología de Comunidades y Ecosistemas (Dpto. Diversidad Biológica y Ecología)

Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal

Retención de semillas en la broza y reclutamiento de especies
leñosas dominantes, en distintas intensidades de uso del suelo actual
e histórico del Bosque Chaqueño del Oeste de Córdoba

Tribunal examinador

Dra. Tecco Paula A.

Firma:

Dra. Pérez Harguindeguy Natalia

Firma:

Dra. Díaz Sandra

Firma:

Calificación:.....

Fecha:.....

Índice

Resumen	4
Introducción	5
Objetivo General	8
Objetivos Específicos	8
Hipótesis y Predicciones	8
Metodología	9
Sitio de estudio.....	9
Diseño de muestreo.....	10
<i>Evaluación del banco de semillas en la broza</i>	<i>10</i>
<i>Evaluación del reclutamiento de plántulas y renovales originados por semilla</i>	<i>12</i>
Análisis de los datos	12
Resultados	13
La broza como matriz de retención de semillas.....	13
Capacidad germinativa y viabilidad de las semillas retenidas.....	16
Reclutamiento de plántulas y renovales de especies leñosas.....	18
Similitud florística del banco de semillas viable de la broza, el banco de plántulas y la vegetación establecida	20
Discusión.....	23
La broza como matriz de retención de semillas.....	24
Capacidad germinativa y viabilidad de las semillas retenidas.....	25
Reclutamiento de especies leñosas entre configuraciones de vegetación.....	26
Similitud florística entre el banco de semillas viable de la broza,el banco de plántulas y la vegetación establecida	27
Conclusión	29
Anexo	30
Bibliografía.....	33

Resumen

Los cambios en el uso del suelo, al modificar la estructura y composición de la vegetación, determinan la cantidad de broza de un sitio. La broza puede actuar como una matriz de retención de semillas con potencial para la regeneración de la vegetación, efecto que puede ser dependiente de su abundancia. El presente trabajo evaluó la importancia de la broza como matriz de retención de semillas de las especies leñosas dominantes del Bosque Chaqueño y su contribución al reclutamiento de plántulas. El estudio se llevó a cabo en distintas configuraciones de vegetación, resultado de distintas intensidades de uso del suelo actual e histórico. Se evaluó abundancia y riqueza del banco de plántulas y de las semillas encontradas en la broza de las distintas configuraciones. También se comparó la composición florística del banco de semillas viables en la broza, el banco de plántulas y la vegetación establecida.

Se encontró que la broza actúa como matriz de retención de las semillas de especies leñosas dominantes del Bosque Chaqueño y que la cantidad de broza ejerce un efecto en la retención potencial. Sin embargo, la viabilidad de estas semillas fue baja, indicando que la mayoría de las semillas no tiene la capacidad de originar plántulas. Esto podría atribuirse a que las semillas retenidas son viejas, abortivas o pudieron haber sido predadas. Una mayor retención de semillas viables en la broza, en ciertas configuraciones, no se tradujo en una mayor cantidad de plántulas. Este resultado podría deberse a que la densidad de plántulas registradas fue muy baja (menos de 1 plántula/m²). La similitud en la composición florística entre el banco de plántulas y el banco de semillas en la broza, es baja (<0,5) y está determinada por las distintas intensidades de uso del suelo. Se concluye que las semillas retenidas en la broza son la fuente que, en un principio, daría origen al banco de plántulas. Pero, futuros estudios deberían considerar qué factores actuarían como filtros para explicar la divergencia observada entre la composición florística del banco de plántulas y el banco de semillas en la broza.

Introducción

Los acelerados cambios en la cobertura vegetal, producto de actividades antrópicas, ponen en riesgo la permanencia de sistemas boscosos naturales (Zak et al. 2004). Los cambios en la cobertura vegetal, no solo implican la reducción de la misma, sino que, también, implican una alteración de la composición florística original. Esto trae como resultado un mosaico de comunidades, con distinta fisonomía, diversidad taxonómica y funcional (Conti & Díaz 2013), cuya dinámica y propiedades ecosistémicas pueden verse alteradas con respecto a la configuración original. En particular, el Bosque Chaqueño en la actualidad consiste en un mosaico de comunidades vegetales en distinto estado sucesional, consecuencia de la remoción de biomasa por tala y pastoreo (Cabido *et al.* 1992; Cabido et al. 1994; Zak *et al.* 2004). Los cambios en el uso del suelo, al modificar la estructura y composición de la vegetación, pueden influenciar ciertos factores bióticos y abióticos involucrados en la dinámica de los procesos ecosistémicos (Grime 2001). Uno de los principales procesos ecosistémicos, responsable de la regeneración de las comunidades vegetales, es el reclutamiento, es decir, la incorporación de nuevos individuos (Rotundo & Aguiar 2005). Este proceso puede estar mediado por diferentes factores que actúan como filtros determinando la germinación y el establecimiento de plántulas (Grime 1998).

El movimiento y destino de las semillas, una vez que son liberadas de la planta madre, es un proceso fundamental para la formación del banco de semillas del suelo (Chambers 2000). Entendiéndose éste, como la reserva de semillas viables enterradas en el suelo, que representan el potencial regenerativo de las comunidades vegetales (Henderson et al. 1988). Por lo tanto, el movimiento y destino de las semillas, también es importante para el reclutamiento y establecimiento de plántulas de las distintas especies (Chambers 2000). Luego de la dispersión primaria, una vez que las semillas llegan al suelo pueden permanecer en un sitio o sufrir, tanto, movimientos verticales, siendo incorporadas al banco de semillas, como horizontales, siendo arrastradas a una nueva ubicación (Chambers *et al.* 1991; Chambers & MacMahon 1994). Este movimiento de las semillas se conoce como Fase II de la dispersión o dispersión secundaria, y a menudo establece el destino de las semillas en la comunidad (Chambers & MacMahon 1994) (Figura 1). La dispersión secundaria puede estar promovida por factores bióticos (dispersión por animales) o

abióticos (viento, precipitaciones). La probabilidad que ocurra dispersión secundaria, está determinada por la naturaleza de los factores abióticos o bióticos que actúan sobre la semilla, las interacciones de la semilla con factores abióticos o bióticos y las características del sitio donde reposa la semilla (Chambers & MacMahon 1994).

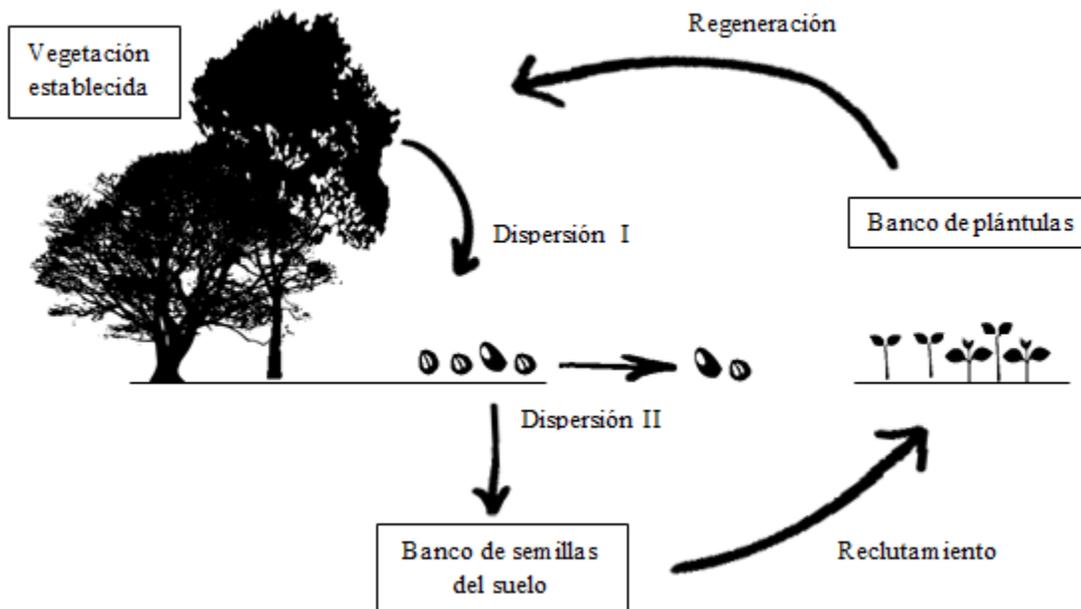


Figura 1. Esquema explicativo de los distintos procesos involucrados desde la liberación de las semillas a la regeneración de la vegetación.

Las características de la superficie del suelo son factores que influyen de manera significativa en la dispersión secundaria, ya que afectan la habilidad del suelo para retener semillas (Chambers et al. 1991; Chambers & MacMahon 1994; Chambers 2000). En este sentido, la broza puede actuar como una matriz de retención (Márquez *et al.* 2002), evitando el movimiento horizontal de las semillas que quedan atrapadas en su superficie (Fowler 1986; Stamp 1989; Chambers 2000). A su vez, la broza puede ejercer resistencia contra el movimiento vertical de las semillas, ya que puede impedir que estas alcancen la

superficie del suelo, sean enterradas y se incorporen al banco de semillas del suelo (Argaw *et al.* 1999; Chambers 2000; Rotundo & Aguiar 2005; Ghorbani *et al.* 2006; Ruprecht & Szabó 2012; Egawa & Tsuyuzaki 2013). Se puede considerar que las semillas retenidas en la broza forman un banco de semillas que, dependiendo de la viabilidad de las mismas, podría actuar como fuente potencial para la regeneración de la vegetación (Ghorbani *et al.* 2006).

El efecto de la broza en la retención de semillas puede estar influenciado por su abundancia. Estudios en el tema sugieren que tanto el número como la riqueza de semillas retenidas aumentan con la cantidad de broza (Ghorbani *et al.* 2006; Ruprecht & Szabó 2012; Egawa & Tsuyuzaki 2013). La cantidad de broza en un sitio dado depende del balance entre la producción in situ, la descomposición y el movimiento a otros sistemas, que a su vez, se ven afectados por el uso del suelo (Facelli & Pickett 1991). Particularmente, en el Bosque Chaqueño el régimen de uso del suelo, actual e histórico, afecta la cantidad total de broza que llega al suelo; siendo mayor en sitios con menor intensidad de uso (Conti *et al.* 2016).

Como se mencionó anteriormente, la broza puede actuar como reservorio de semillas con potencial para la regeneración de la vegetación. Por lo tanto, la broza, al influir en la retención de semillas (abundancia y riqueza), indirectamente determinaría la disponibilidad de las mismas para el reclutamiento (Chambers 2000; Rotundo & Aguiar 2005). El reclutamiento de plántulas de las especies dominantes juega un rol fundamental en la regeneración natural de las comunidades (Augusto *et al.* 2001; Funes *et al.* 2001), confiriendo resiliencia florística al ecosistema (Leps *et al.* 1982). Si bien se ha reportado que las especies leñosas dominantes del Bosque Chaqueño forman bancos de plántulas (Barchuk & Díaz 1999; Barchuk *et al.* 2006), datos inéditos de M. L. Lipoma (Tesis Doctoral) indican ausencia de las especies leñosas dominantes en el banco de semillas del suelo (ver Anexo, Tabla 1). Frente a esto surgen las preguntas: ¿Actúa la broza como matriz de retención de semillas de las especies leñosas dominantes? ¿Contribuye esto al reclutamiento de las especies funcionando así como un banco de semillas en la broza? ¿Cuál es el efecto del uso del suelo, actual e histórico, en estos dos procesos?

Objetivo General

Caracterizar la retención de semillas en la broza, en términos de riqueza y abundancia, y el reclutamiento de las especies leñosas dominantes en distintas intensidades de uso del suelo actual e histórico del Bosque Chaqueño del Oeste de Córdoba.

Objetivos Específicos

1. Establecer si la broza actúa como matriz de retención de semillas de las especies leñosas dominantes y si esto depende de la cantidad de broza.
2. Establecer cómo varía el reclutamiento de las especies leñosas dominantes bajo distintas intensidades de uso del suelo actual e histórico y si se asocia a la retención de semillas en la broza.
3. Determinar la similitud en la composición florística de especies leñosas entre el banco de semillas en la broza, el banco de plántulas y la vegetación establecida en distintas intensidades de uso del suelo actual e histórico.

Hipótesis y Predicciones

1. El número y la riqueza de semillas retenidas aumenta con la cantidad de broza. La cantidad de broza, a su vez, se asume dependiente del uso del suelo actual e histórico.

Se predice que configuraciones de vegetación asociadas a un uso menos intensivo presentarán mayor cantidad de broza. A mayor cantidad de broza/m² se espera encontrar una mayor riqueza y número de semillas/m² retenidas en la broza.

2. Las distintas intensidades de uso del suelo, actual e histórico, afectan de manera diferencial el reclutamiento de plántulas de las especies leñosas dominantes, al afectar la cantidad de broza que determina la retención de semillas y por ende la disponibilidad de las mismas para el reclutamiento.

Se predice que configuraciones de vegetación sometidas a menor intensidad de uso del suelo, presentaran mayor riqueza y abundancia de plántulas de las especies leñosas dominantes.

3. Las semillas de especies leñosas que componen el banco de semillas en la broza provienen de la vegetación establecida. El ensamble de plántulas de especies leñosas se origina fundamentalmente del banco de semillas de la broza. El ensamble de plántulas origina la vegetación establecida.

Se predice que la composición florística del banco de semillas viables en la broza, el banco de plántulas y la vegetación establecida será similar.

Metodología

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en el extremo sur de la Provincia Fitogeográfica del Chaco (Cabrera 1976), particularmente en el Oeste de la Provincia de Córdoba, (siendo los límites del área de estudio $31^{\circ} 17' - 31^{\circ} 50' S$ y $65^{\circ} 16' - 65^{\circ} 32' W$). La región presenta un clima cálido con precipitaciones medias anuales de 500 mm, que disminuyen de centro a oeste (Cabrera 1976). Las precipitaciones se concentran en los meses de octubre - marzo, dando como resultado una marcada estacionalidad, con estaciones húmeda y seca bien diferenciadas (Cabido *et al.* 1992). La vegetación dominante es un bosque con distintos grados de apertura combinado con matorrales xerófilos, el único estrato continuo es generalmente arbustivo (Cabido *et al.* 1992). La composición florística y las fisonomías de estos bosques y matorrales han sido descritas en detalle por Cabido *et al.* (1992).

Dentro del área de estudio se trabajó en sitios definidos por Conti & Díaz (2013), correspondientes a diferentes configuraciones de vegetación. Las mismas fueron caracterizadas por la presencia de comunidades de plantas con distinta fisonomía, diversidad taxonómica y funcional (Anexo, Tabla 2). Estas configuraciones son resultado de distintas intensidades de uso actual e histórico del suelo, particularmente remoción de biomasa por tala y pastoreo (Cabido *et al.* 1994). A considerar: **bosque primario** (bosque chaqueño conservado dentro de la Reserva Provincial Chancaní, sin registro de tala o pastoreo significativo en las últimas 7 y 5 décadas), **bosque secundario** (con registro de tala selectiva y pastoreo de intensidad baja), **arbustal mixto** (con registro de pastoreo de intensidad moderada) y **jarillal** (con registro de explotación forestal y pastoreo intensos). Las distintas configuraciones inicialmente correspondían a la misma vegetación

desarrollada bajo el mismo clima y material parental similares. Éstas se derivaron por diferentes regímenes de uso del suelo a largo plazo (Conti & Díaz 2013).

Diseño de muestreo

Para cada una de las configuraciones, el estudio se llevó a cabo dentro de una parcela de 2500 m², seleccionadas en el trabajo de Conti & Díaz (2013). Cada configuración cuenta con 4 réplicas, es decir, 4 parcelas independientes.

- *Evaluación del banco de semillas en la broza*

El muestreo de la broza se llevó a cabo en el mes de junio de 2015, después de la época más importante para la dispersión de las semillas y antes de las primeras lluvias primaverales, con el fin de reducir al mínimo el tiempo de exposición a la predación por animales durante los meses invernales y primera parte de la primavera y también para reducir al mínimo el tiempo disponible para la germinación. Debido a la heterogeneidad propia de cada configuración, en cada una de las réplicas se colectó una muestra de broza compuesta por 10 submuestras. Para ello se seleccionó con dirección N-S una transecta de 50m que pase por el centro de la parcela. En la misma se dispuso un total de 10 cuadrados de muestreo, de 50cm de lado, separados cada 5m y de manera tal que el centro del cuadrado estuviese en la línea de la transecta. Se procedió a recolectar con un cepillo la broza presente en el cuadrado. Se consideró como condición exclusiva que en el cuadrado haya al menos algo de broza para recolectar. En caso contrario, el cuadrado se dispuso de nuevo dentro de un margen de 1m de distancia del original, hacia el lado con mayor abundancia de broza, ya sea derecha o izquierda. Fue previsto que si volviera ocurrir lo mismo se registraría como nulo. Sin embargo, esta situación no se presentó durante el muestreo. Las submuestras de broza recolectadas se colocaron en una bolsa común y fueron mezcladas, para así obtener una única muestra de cada réplica (parcela).

Una vez en el laboratorio se procedió a separar las semillas de la broza. Para ello un volumen de broza, definido a priori, se pasó por tres tamices diferentes: 5mm, 2mm, 1mm. Los tamices fueron elegidos en función del tamaño de las semillas de las especies leñosas

dominantes. Seguidamente se realizó una búsqueda metódica de las semillas de especies leñosas que, junto con la broza, quedaban retenidas en los diferentes tamices. Se estableció un tiempo de búsqueda estándar de 30 minutos para todas las muestras. Con el fin de determinar el tamaño y la composición del banco de semillas en la broza, las semillas extraídas de cada muestra fueron contadas e identificadas a nivel de especie utilizando como referencia la colección de semillas de plantas nativas del IMBIV . Una vez separadas las semillas, la broza se secó en la estufa a 50 °C por 6 hs y se calculó el peso seco de la misma.

Para evaluar la capacidad de germinar y la viabilidad de las semillas encontradas se eliminaron, de las semillas, las estructuras circundantes pertenecientes al fruto. Luego las semillas fueron dispuestas en capsulas de Petri sobre papel de filtro y regadas con fungicida sistémico de amplio espectro para evitar la proliferación de hongos. Las cápsulas se mantuvieron en cámaras de germinación bajo condiciones controladas, a una temperatura de 25 °C y un fotoperíodo de 12/12 horas luz/oscuridad. Las germinaciones fueron controladas cada 2 días por un período total de 33 días. El criterio para considerar a una semilla como germinada fue la emergencia en 2 mm de la radícula (ISTA 1996). A medida que germinaban las semillas se eliminaron de las capsulas. En caso necesario se mantuvieron en invernadero hasta su correcta identificación taxonómica en el estado de plántula.

Se determinó la viabilidad de las semillas no germinadas mediante pruebas estándar de tetrazolio (ISTA 2014). Esta prueba se basa en la tinción de tejido vivo por la reducción del 2, 3, 5 triphenil tetrazolium chloride en presencia de la actividad de enzimas deshidrogenasas (Ruiz 2009). Una vez hidratadas, las semillas fueron cortadas por la mitad para exponer el embrión. Se sumergieron en una solución de cloruro de tetrazolio al 1% en 0,1M de buffer fosfato por un mínimo de 2-4 hs (ISTA 2014). Se consideraron viables los embriones teñidos de rojo/rosa y no viables los embriones que no se colorearon luego de ser expuestos a la solución de tetrazolio.

- *Evaluación del reclutamiento de plántulas y renovales originados por semilla*

Para evaluar el reclutamiento de las especies leñosas en las distintas configuraciones de vegetación, dentro de cada réplica se marcaron 2 parcelas cuadradas de 4 m de lado, donde se realizó el recuento de todos los individuos juveniles de las especies leñosas de interés que hayan sido originados por germinación, es decir, aquellas con cotiledones visibles o un tallo principal de hasta 0.5cm de diámetro (de esta manera se excluyeron los individuos provenientes de rebrote). Estos mismos datos forman parte del relevamiento exhaustivo de vegetación correspondiente al año cero (línea base) de la tesis doctoral de M. L. Lipoma, con la cual se trabaja en colaboración.

Análisis de los datos

Para determinar las diferencias entre las distintas configuraciones de vegetación, para los datos de peso seco de la broza /m², retención de semillas en la broza, y viabilidad de las semillas retenidas, se realizaron modelos lineales generalizados y luego un análisis de la varianza del modelo; utilizando el programa RStudio (R Core Team 2015). Para el peso seco de la broza/m², el número de semillas/m² y el número de semillas viables/m² se utilizó la función “glm.nb” del paquete “MASS” con enlace tipo “log” (Zuur *et al.* 2009). Para la riqueza de semillas retenidas en la broza y la riqueza de semillas viables se utilizó la función “glm” con distribución de Poisson (Zuur *et al.* 2009). Para cada variable, las comparaciones entre las distintas configuraciones de vegetación se realizaron con la prueba a posteriori de Tuckey mediante la función “glht” del paquete “multcomp”.

Así mismo, la asociación entre el peso seco de la broza/m² con la retención de semillas (número y riqueza) se analizó mediante un modelo lineal generalizado. Se utilizó la función “glm.nb” del paquete “MASS” con enlace tipo “log”, para el número de semillas/m², y la función “glm” con distribución de Poisson, para la riqueza de semillas (Zuur *et al.* 2009).

Para analizar los datos del reclutamiento de plántulas (número de plántulas/m² y riqueza) en las distintas configuraciones de vegetación se construyó un modelo lineal mixto a un factor aleatorio (Zuur *et al.* 2009). Al haber muestreado, dentro de cada réplica de configuración

de la vegetación, dos parcelas, éstas se consideraron como sub-réplicas. De esta forma, el factor aleatorio se usó para indicar que las dos sub-réplicas pertenecen a la misma réplica de configuración de la vegetación. Se utilizó la función “lme” del paquete “nlme” en el programa RStudio. Luego, para establecer diferencias significativas entre las configuraciones, se realizó un análisis de la varianza del modelo creado. Las comparaciones entre las distintas configuraciones de vegetación se realizaron con la prueba a posteriori de Tuckey mediante la función “glht” del paquete “multcomp”.

Se calculó el índice de similitud de Sorensen cualitativo (Sorensen 1957) para determinar la similitud en la composición florística entre el banco de plántulas, el banco de semillas viables retenidas en la broza y la vegetación establecida. Asimismo, con el estadístico PAST 2.17 (Hammer *et al.* 2001) se realizó un análisis multivariado de ordenamiento (Detrended Correspondence analysis o DCA) del banco de plántulas, el banco de semillas viables en la broza y la vegetación establecida, de las distintas configuraciones de vegetación, en función de su composición florística. Los datos de composición florística se ingresaron como % de abundancia relativa de cada especie en el banco de plántulas y banco de semillas en la broza, y % de cobertura relativa de leñosas de cada especie para la vegetación establecida. Con el paquete estadístico Infostat (Di Rienzo *et al.* 2015), se calculó el coeficiente de correlación de Pearson (Quinn & Keough. 2002) entre los Ejes 1 y 2 del DCA con las variables ambientales para cada configuración de uso del suelo: peso seco de la broza (g/m²), % de cobertura de leñosas, % de cobertura relativa de leñosas y % de cobertura total. Se destaca que los datos de cobertura y vegetación establecida, no pertenecen al presente trabajo y fueron proporcionados por G. Conti de su tesis doctoral.

Resultados

La broza como matriz de retención de semillas

Se encontraron en la broza un promedio de $79,95 \pm 16,97$ (media \pm error estándar) semillas/m² pertenecientes a 13 especies leñosas del Bosque Chaqueño (ver Tabla 2 Anexo). La Figura 2 muestra el aporte de cada especie al total de semillas/m² en cada configuración. El 54% de todas las especies estaban presentes en todas las configuraciones.

Sólo las semillas de las especies *Geoffroea decorticans* y *Schinus fasciculatus* estuvieron presentes exclusivamente en una sola configuración, la del bosque secundario y bosque primario respectivamente.

Se observaron diferencias en la cantidad de broza (peso seco/m²) entre configuraciones ($p < 2.2 \times 10^{-16}$) (Figura 3a). La configuración del jarillal, asociada a usos más intensivos, presentó la menor cantidad de broza, mientras que, la configuración del bosque primario, asociada a usos de menor intensidad, presentó la mayor cantidad. El número de semillas/m² difirió entre configuraciones ($p = 0,009$), siendo mayor en el bosque primario ($127,4 \pm 48,65$) y menor en el arbustal mixto ($38 \pm 17,33$) (Figura 3b). Asimismo, la riqueza de semillas mostró diferencias significativas entre configuraciones ($p = 3,03 \times 10^{-7}$), con mayor número de especies en el bosque primario ($9 \pm 0,91$) y menor en el arbustal mixto ($3,75 \pm 0,48$) (Figura 3c).

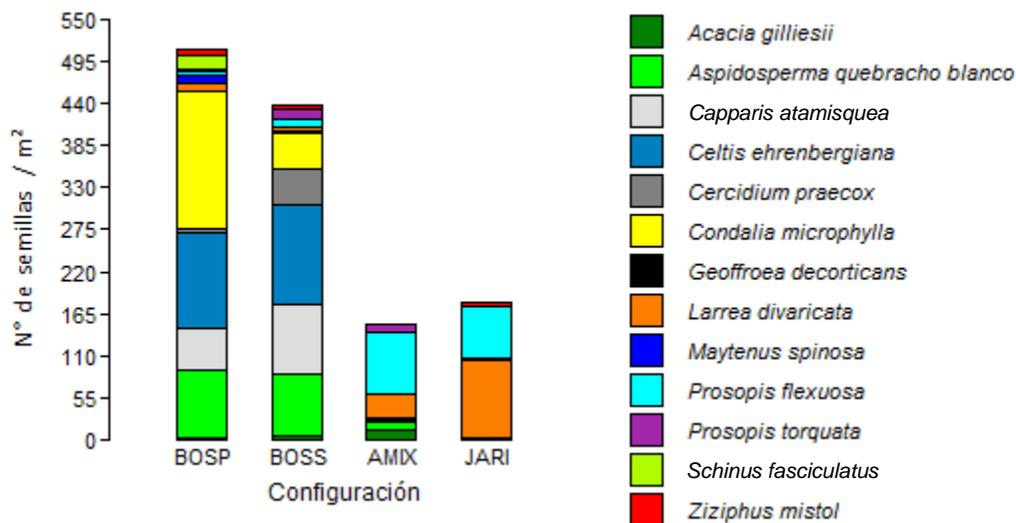


Figura 2. Aporte de cada especie al total de semillas/m² encontradas en la broza en cada configuración. Se indica de forma abreviada los nombres de las configuraciones de vegetación: (BOSP) Bosque primario, (BOSS) Bosque secundario, (AMIX) Arbustal mixto y (JARI) Jarillal.

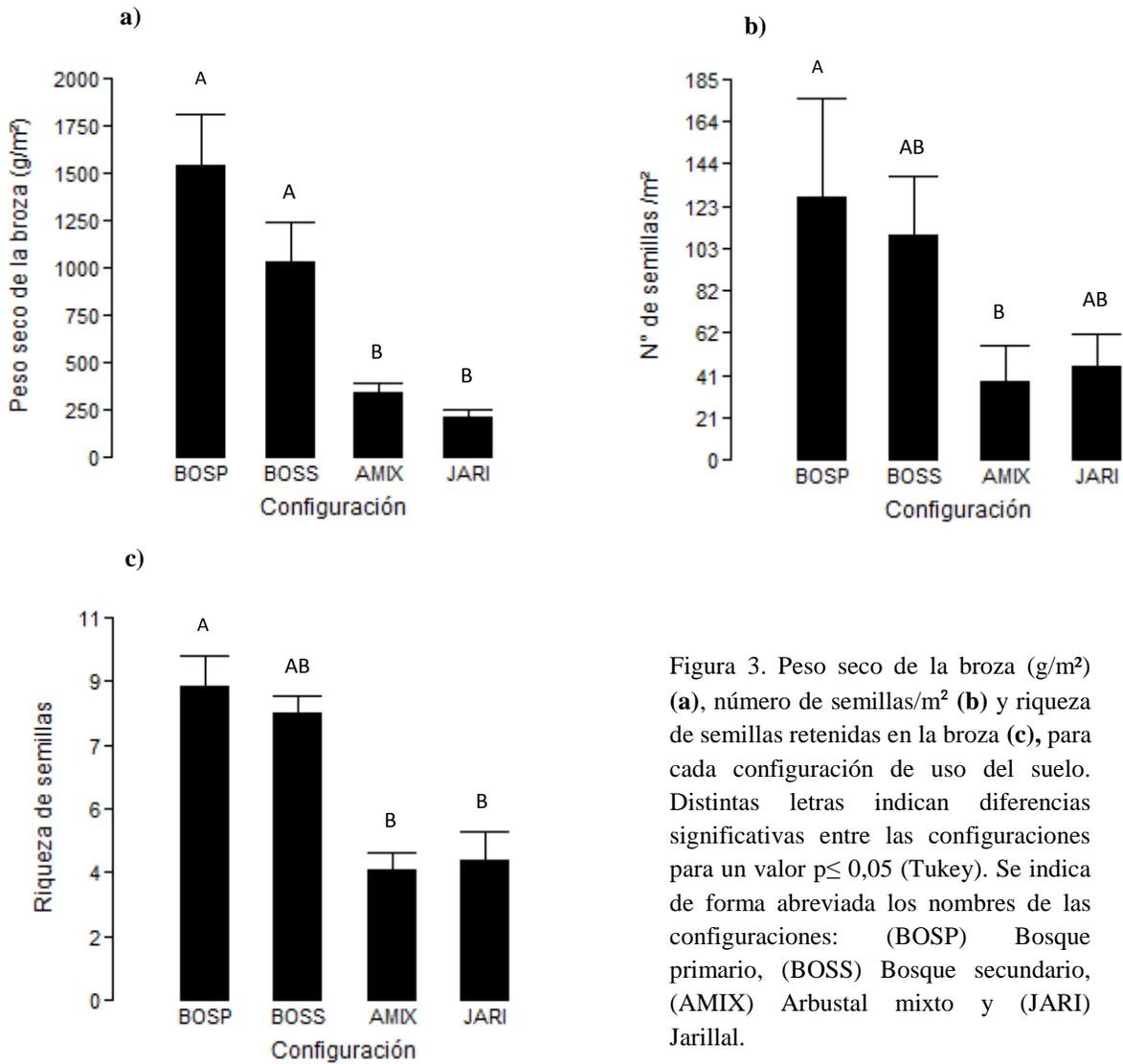


Figura 3. Peso seco de la broza (g/m²) (a), número de semillas/m² (b) y riqueza de semillas retenidas en la broza (c), para cada configuración de uso del suelo. Distintas letras indican diferencias significativas entre las configuraciones para un valor $p \leq 0,05$ (Tukey). Se indica de forma abreviada los nombres de las configuraciones: (BOSP) Bosque primario, (BOSS) Bosque secundario, (AMIX) Arbustal mixto y (JARI) Jarillal.

La abundancia de broza se correlacionó positiva y significativamente tanto con el número de semillas/m² ($p= 2e-16$, $R^2=0,57$, $y= 3,445 + 0,001x$; Figura 4a) como con la riqueza de especies ($p= 2,36e-16$, $R^2=0,444$, $y= 1,442 + 0,0004x$; Figura 4b).

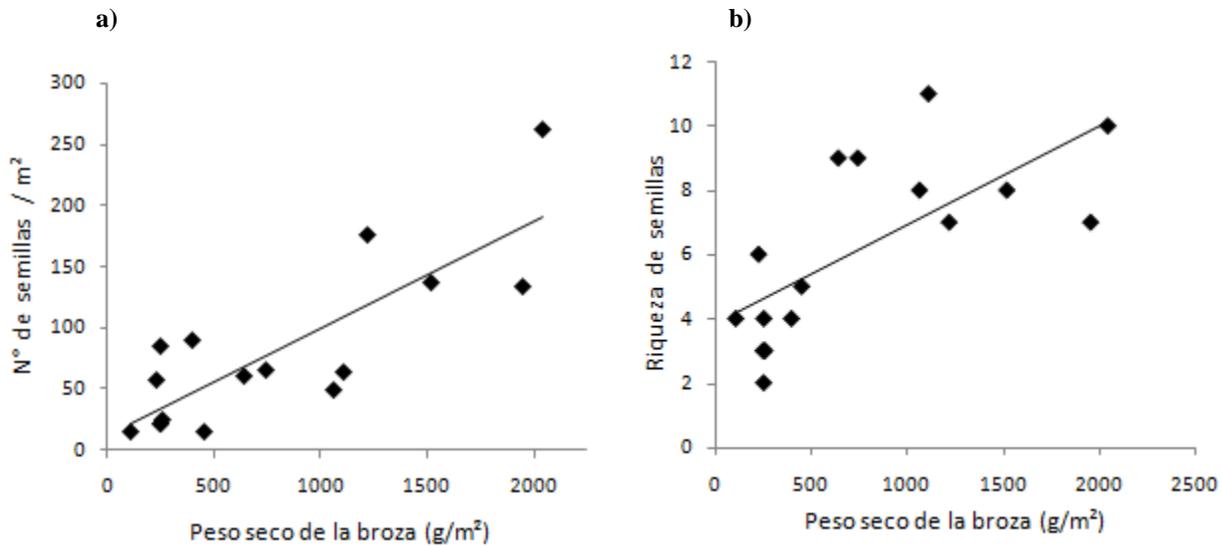


Figura 4. Variación del número de semillas/m² (a) y riqueza de semillas (b) en función de la abundancia de broza (peso seco/ m²). a): $p= 2,36e-16$, $R^2=0.444$, $y= 1,442 + 0,0004x$ b): $p= <2e-16$, $R^2=0.57$, $y= 3,445 + 0,001x$.

Capacidad germinativa y viabilidad de las semillas retenidas

Sólo el 12% de las semillas recolectadas en la broza resultaron viables. De éstas, el 2,5% se determinó mediante el éxito en pruebas de germinación y el restante 9,5% mediante éxito en pruebas estándar con tetrazolio (TZ). En la Figura 5 se observa la abundancia de semillas germinadas, viables (TZ) y no viables, correspondientes a cada configuración.

La Figura 6 muestra el aporte de cada especie al banco de semillas viable de la broza de cada configuración. Todas las especies fueron viables a excepción de *Maytenus spinosa* y *Geoffroea decorticans*. Ésta última no se pudo determinar estadísticamente debido a que solo se encontraron dos semillas en la broza. *Cercidium praecox* fue la especie que más aportó al número de semillas viables/m².

Se observaron diferencias en el número de semillas viables/m² entre configuraciones ($p= <1,006e-05$), siendo mayor en el Bosque secundario ($21,10 \pm 8,14$; Figura 7a). No se encontraron diferencias en la riqueza de semillas viables entre configuraciones ($p= 0,074$; Figura 7b)

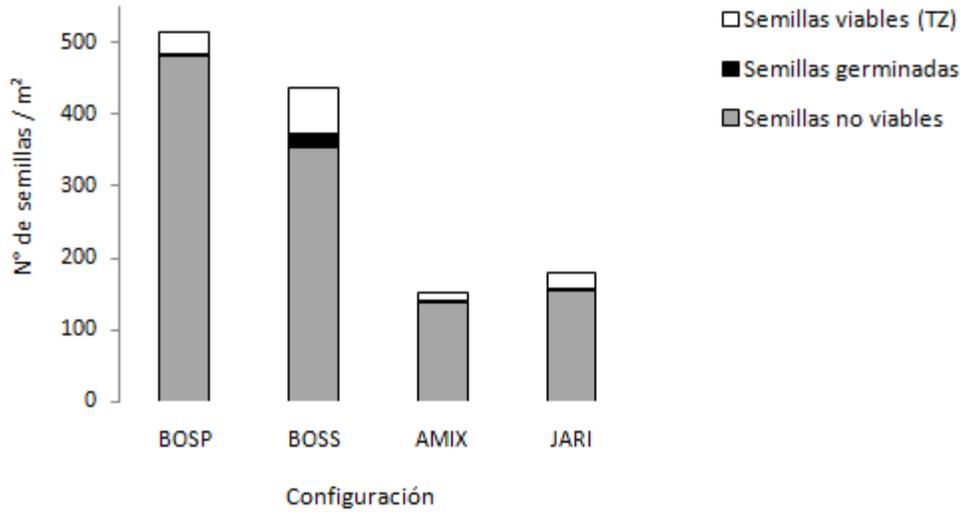


Figura 5. Número de semillas germinadas, viables (TZ) y no viables por m² encontradas en la broza en cada configuración de uso del suelo. Se indica de forma abreviada los nombres de las configuraciones: (BOSP) Bosque primario, (BOSS) Bosque secundario, (AMIX) Arbustal mixto y (JARI) Jarillal.

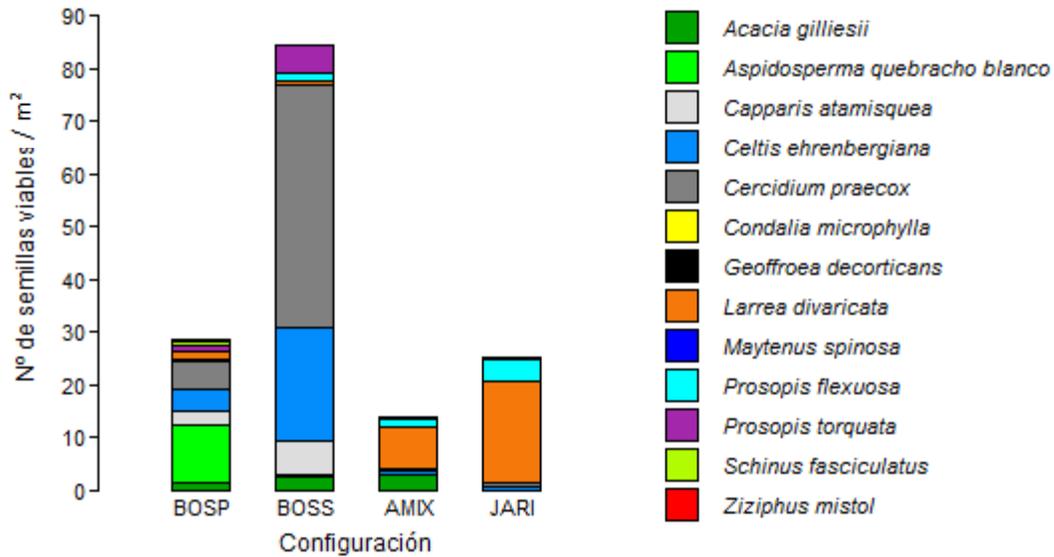


Figura 6. Aporte de cada especie al total de semillas viables/m² de la broza en cada configuración. Se indica de forma abreviada los nombres de las configuraciones de vegetación: (BOSP) Bosque primario, (BOSS) Bosque secundario, (AMIX) Arbustal mixto y (JARI) Jarillal.

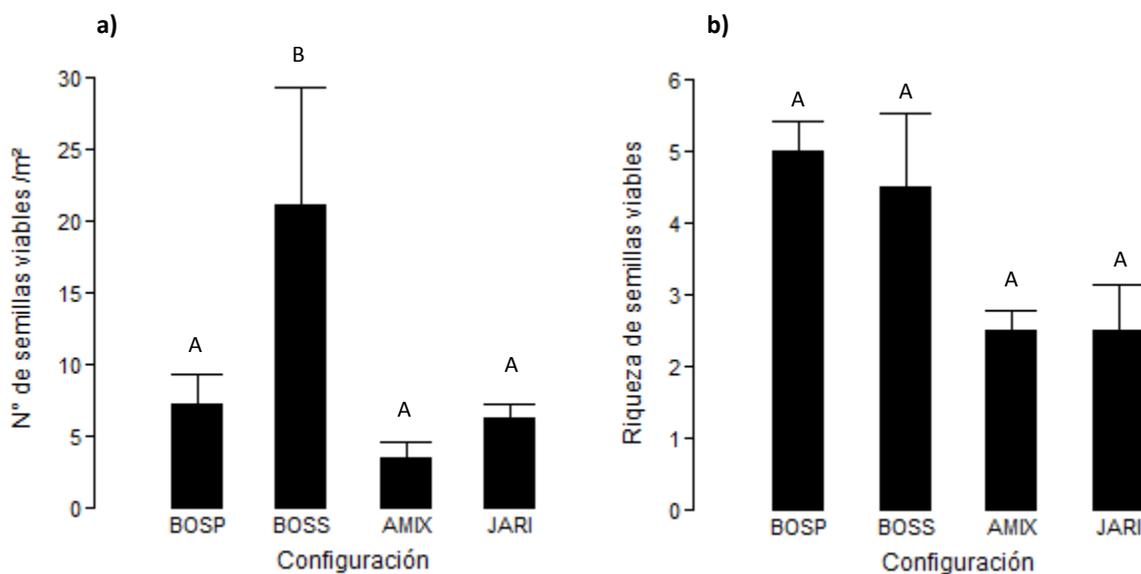


Figura 7. Número de semillas viables/m² (a) y riqueza de semillas viables (b) para cada configuración de uso del suelo. Distintas letras indican diferencias significativas entre las configuraciones para un valor $p \leq 0,05$ (Tukey). Se indica de forma abreviada los nombres de las configuraciones: (BOSP) Bosque primario, (BOSS) Bosque secundario, (AMIX) Arbustal mixto y (JARI) Jarillal.

Reclutamiento de plántulas y renovales de especies leñosas

Se encontró un total de 215 plántulas y renovales originados por semilla pertenecientes a 9 especies leñosas a lo largo de todas las configuraciones. El aporte de cada especie al total de plántulas/m² en cada configuración se observa en la Figura 8. Tres especies (*Acacia gilliesii*, *Aspidosperma quebracho-blanco* y *Celtis ehrenbergiana*) contribuyen al 80,9% del reclutamiento de plántulas. El 33% de las especies estuvo presente en todas las configuraciones. Las plántulas de *Condalia microphylla*, *Geoffroea decorticans* y *Larrea divaricata* aparecieron solamente en una configuración, la del bosque secundario.

No se encontraron diferencias en el número de plántulas/m² entre las configuraciones ($p=0,2$) (Figura 9a). Sin embargo, la riqueza de plántulas difirió entre las configuraciones ($p=0,04$), siendo mayor en el bosque primario ($2,38 \pm 1,30$) y menor en el jarillal ($0,63 \pm 1,06$) (Figura 9b).

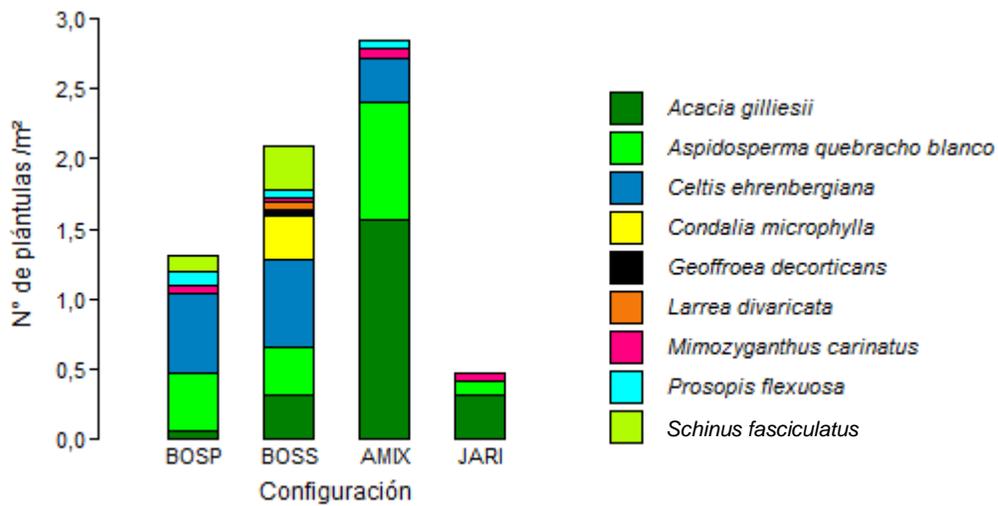


Figura 8. Aporte de cada especie al total de plántulas/m² en cada configuración. Se indica de forma abreviada los nombres de las configuraciones: (BOSP) Bosque primario, (BOSS) Bosque secundario, (AMIX) Arbustal mixto y (JARI) Jarillal.

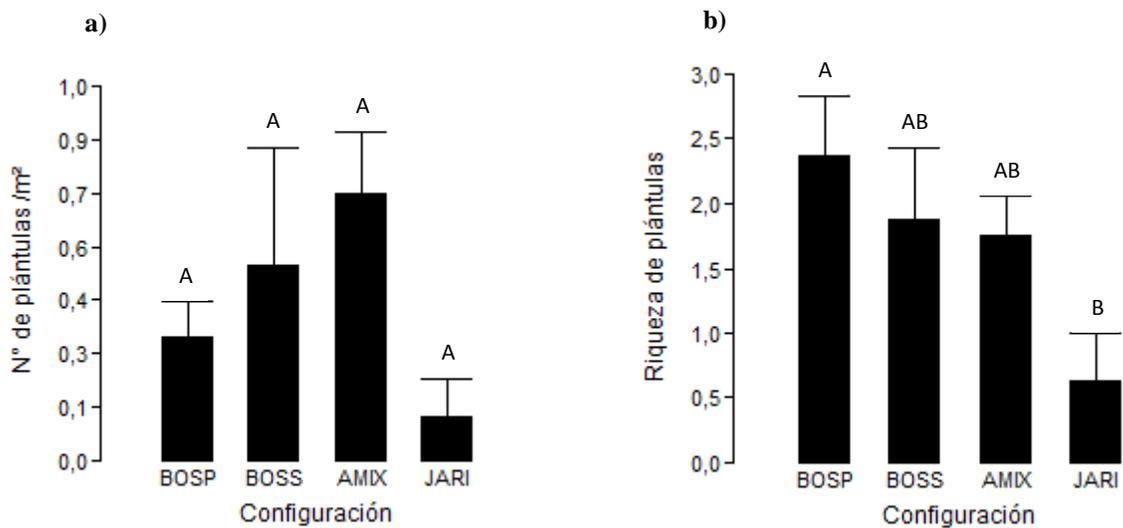


Figura 9. Número de plántulas/m² (a) y riqueza de plántulas (b) para cada configuración de uso del suelo. Distintas letras indican diferencias significativas entre las configuraciones para un valor $p \leq 0,05$ (Tukey). Se indica de forma abreviada los nombres de las configuraciones: (BOSP) Bosque primario, (BOSS) Bosque secundario, (AMIX) Arbustal mixto y (JARI) Jarillal.

Similitud florística entre el banco de semillas viable de la broza, el banco de plántulas y la vegetación establecida

Del total de las especies registradas, el 50% es común al banco de plántulas, al banco de semillas viables en la broza y a la vegetación establecida (Anexo, Tabla 3). La Tabla 1 muestra los valores de similitud cualitativa (Índice de Sorensen) basado en la composición de especies encontradas entre el banco de plántulas, el banco de semillas viables en la broza y la vegetación establecida dentro de cada configuración. No se encontraron diferencias entre las configuraciones para cada Índice de Sorensen, ni tampoco, entre los distintos Índices de Sorensen para cada configuración (considerando un $p \leq 0,05$).

Tabla 1: Índice de similitud cualitativa de Sorensen (IS) entre el banco de plántulas (B. pl.), el banco de semillas en la broza (B. sem.) y la vegetación establecida (Veg.) en cada configuración. Indica el grado de semejanza en función de la composición de especies. No se encontraron diferencias significativas ($p \leq 0,05$)

Configuración	Índice de Sorensen		
	Veg. - B. pl.	Veg. - B. sem.	B. pl. B. sem.
Bosque primario	0,35 ± 0,04	0,52 ± 0,06	0,36 ± 0,05
Bosque secundario	0,44 ± 0,03	0,48 ± 0,11	0,22 ± 0,08
Arbustal mixto	0,45 ± 0,07	0,44 ± 0,05	0,08 ± 0,08
Jarillal	0,20 ± 0,12	0,46 ± 0,07	0,00 ± 0,00

En la Figura 10 se muestra el análisis de ordenamiento (DCA) del banco de plántulas (■), el banco de semillas viables en la broza (●) y la vegetación establecida (▲), de las distintas configuraciones, en función de su composición florística. En general, se observa que los bancos de semillas en la broza tienen mayor variabilidad, a lo largo del eje 1, en comparación, al banco de plántulas y a la vegetación establecida. Tanto, el banco de semillas viables en la broza, como, la vegetación establecida se ordenan a lo largo del eje 1, de izquierda a derecha, según configuraciones con mayor intensidad de uso del suelo (jarillal, en amarillo) a configuraciones con baja intensidad de uso del suelo (bosque primario, verde oscuro).

En el extremo izquierdo del eje 1, se encuentran los bancos de semillas y la vegetación establecida de las configuraciones del jarillal y el arbustal mixto, definidos por las especies *Larrea divaricata*, *Prosopis flexuosa* y *Ziziphus mistol*. En el extremo derecho, se encuentran los bancos de semillas del bosque primario, caracterizados por *Cercidium praecox* y *Prosopis torquata*. En el centro del gráfico se encuentran los bancos de semillas, bancos de plántulas y la vegetación establecida del arbustal mixto, bosque secundario y bosque primario, definidos por *Maytenus spinosa*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Acacia gilliesii*, *Celtis ehrenbergiana* y *Caparis atamisquea*. Nótese que, en el centro del gráfico, hay bancos de plántulas y bancos de semillas, correspondientes al arbustal mixto, que son más similares con la vegetación establecida y el banco de plántulas, del bosque primario y bosque secundario, que, con su propia vegetación establecida.

En el eje 2 se observa que arriba se encuentran bancos de semillas viables en la broza del arbustal mixto y el jarillal definidos por *Ziziphus mistol* y *Condalia microphylla*. Abajo se encuentra el banco de plántulas, de un sitio del jarillal, definido por la presencia de *Mimozyanthus carinatus*. En este eje, se acentúan las diferencias entre el banco de plántulas y el banco de semillas de a broza para la configuración del jarillal.

En resumen, las mayores diferencias se observan en los bancos de semillas viables en la broza entre las configuraciones del bosque primario y bosque secundario con el arbustal mixto y el jarillal. En las configuraciones del bosque primario y bosque secundario, las mayores diferencias se observan entre, el banco de plántulas y la vegetación establecida, con el banco de semillas de la broza. El jarillal es la configuración que muestra mayor similitud entre el banco de semillas en la broza y la vegetación establecida.

Los valores de r obtenidos del análisis de correlación entre los ejes 1 y 2 del DCA con las variables ambientales consideradas se muestran en la Tabla 2. Se puede ver que el porcentaje de cobertura de leñosas explica el 62% de la variabilidad del eje 1, seguido por el porcentaje de cobertura relativa de leñosas y el peso seco de la broza (g/m^2) con un 52% y 54% respectivamente. El eje 2 se correlacionó significativamente y de manera inversa sólo con dos de las variables ambientales consideradas: % cobertura de leñosas y % de cobertura total, y en ambos casos fue menor al 50%. Se destaca que las variables explicativas estarían asociadas a la intensidad de uso del suelo.

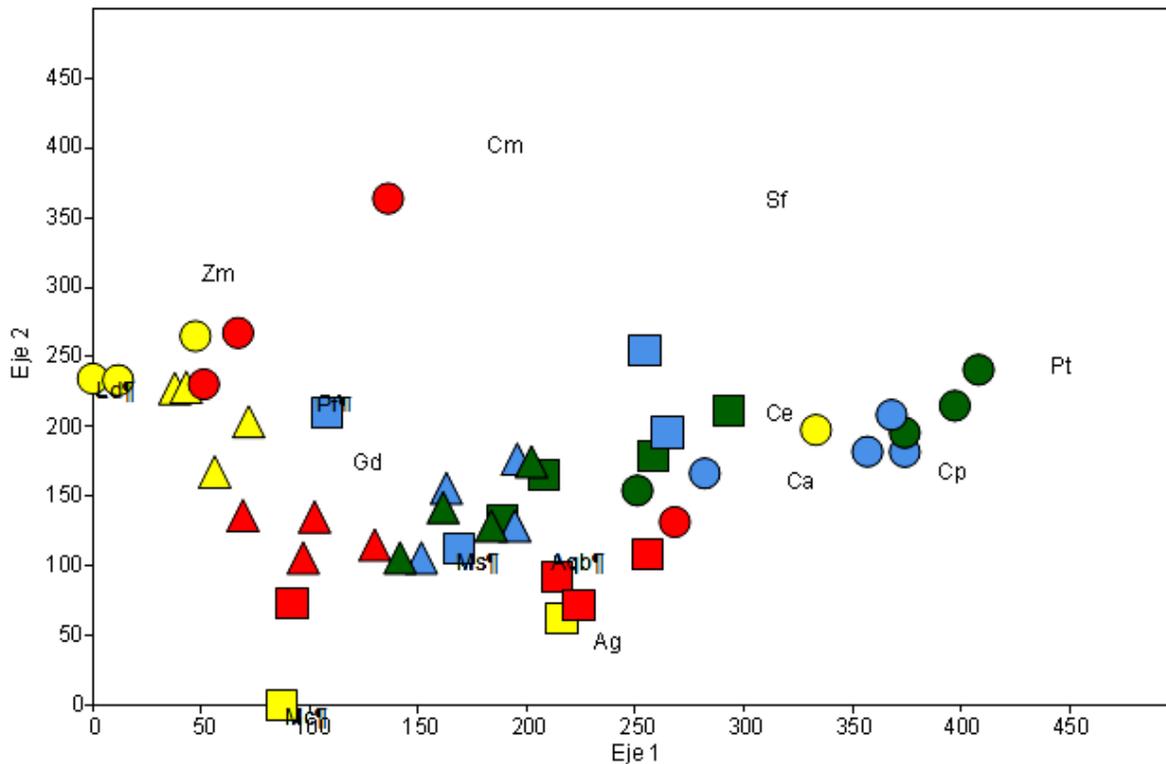


Figura 10. Análisis multivariado de ordenamiento (DCA) del banco de plántulas (■), el banco de semillas viables en la broza (●) y la vegetación establecida (▲) de las distintas configuraciones, en función de su composición florística. Los diferentes colores corresponden a las configuraciones de vegetación: Bosque primario (verde), Bosque secundario (azul), Arbustal mixto (rojo) y Jarillal (amarillo). Se indican de forma abreviada los nombres de las especies asociadas a cada configuración: *Acacia gilliesii* (Ag), *Aspidosperma quebracho blanco* (Aqb), *Capparis atamisquea* (Ca), *Celtis ehrenbergiana* (Ce), *Cercidium praecox* (Cp), *Condalia microphylla* (Cm), *Geoffroea decorticans* (Gd), *Larrea divaricata* (Ld), *Maytenus spinosa* (Ms), *Mimozyanthus carinatus* (Mc), *Prosopis flexuosa* (Pf), *Prosopis torquata* (Pt) *Schinus fasciculatus* (Sf) y *Ziziphus mistol* (Zm).

Tabla 2: Coeficientes de correlación de Pearson entre los ejes 1 y 2 del DCA y las variables ambientales.

Variable ambiental	Eje 1	Eje 2
Peso seco de la broza (g/m ²)	0,50	
% Cobertura leñosas	0,62	-0,35
% Cobertura relativa leñosas	0,52	
% Cobertura total	0,49	-0,4

Discusión

Los resultados evidencian la retención de semillas en la broza de las especies leñosas del Bosque Chaqueño. Como se esperaba, la cantidad de broza ejerce un efecto en la retención de semillas. La broza se podría pensar como el reservorio de semillas de especies leñosas, que por su tamaño y forma (Thompson *et al.* 1993) puede que no se incorporen al suelo (Ruprecht & Szabó 2012; Gross & Vary 2014).

En comparación con otros trabajos, la viabilidad de las semillas es baja por lo que se podría ver comprometida su función como banco de semillas efectivo. Esto puede atribuirse a que gran parte de las semillas sean viejas, abortivas o han sido predadas. El bosque primario y el jarillal, no presentaron diferencias en cuanto a riqueza y abundancia en el banco de semillas viable de la broza, sugiriendo que, la intensidad de uso del suelo no interfiere en la viabilidad de las semillas.

En contraposición a lo esperado, no se encontraron diferencias significativas en el reclutamiento de plántulas entre configuraciones de vegetación. Esto podría deberse a que, en todas las configuraciones de vegetación, el reclutamiento de plántulas es bajo. Indicando que, o se estarían reclutando pocos individuos nuevos, o que la mortalidad de banco de plántulas es alta. Distintos factores podrían actuar como filtros afectando, tanto, el pool potencial de semillas como la germinación, el reclutamiento y el establecimiento de plántulas.

Para todas las configuraciones de vegetación, el índice de similitud de Sorensen cualitativo, entre el banco de plántulas y el banco de semillas viables de la broza, fue bajo ($IS < 0,5$). A pesar de la discrepancia en la composición de especies, se destaca, que ninguna de las especies de leñosas reclutadas como plántulas se encontró en el banco de semillas del suelo, pero todas estaban en forma de semilla en la broza. Las semillas de las especies leñosas retenidas en la broza podrían ser la fuente que daría origen al banco de plántulas. La intensidad de uso del suelo está determinando las diferencias y similitudes en la composición florística al modificar la vegetación establecida que modula los factores que actúan como filtros.

La broza como matriz de retención de semillas

Los resultados representan la primera evidencia empírica de la retención de semillas en la broza de las especies leñosas del Bosque Chaqueño. La magnitud del rol de la broza en la captación de semillas es menor, comparado, con lo descrito en sistemas de pastizales, en donde la broza retiene alrededor de 2900 y 3500 semillas/m² de herbáceas (Márquez *et al.* 2002; Ghorbani *et al.* 2006; Ruprecht & Szabó 2012). Sin embargo, coincide con trabajos realizados en bosques de la sabana africana, en los cuáles encuentran entre 43 y 73 semillas/m² de especies leñosas (Argaw *et al.* 1999; Witkowski & Garner 2000). Particularmente en el Bosque Chaqueño, el rol de la broza como matriz de retención de semillas de las especies leñosas dominantes, cobra relevancia en el contexto de los datos de M.L Lipoma (Tesis Doctoral, Anexo Tabla1) que evidencian la ausencia de éstas semillas en el banco del suelo. Es posible, que por su tamaño y forma, las semillas tendrían baja probabilidad de ser incorporadas al suelo, y por ende, no formarían parte del banco de semillas del suelo (Thompson *et al.* 1993). Por lo tanto, la broza se podría pensar como el reservorio de éstas semillas, que puede que no se incorporen al suelo como se encontró en los trabajos de Ruprecht & Szabó (2012) y Gross & Vary (2014).

Tal como se esperaba, la acumulación de broza es dependiente de las distintas intensidades de uso del suelo actual e histórico (Ruprecht & Szabó 2012; Conti *et al.* 2016) y fue, al igual que en estudios previos, menor en el arbustal mixto y jarillal, en comparación, con el bosque primario y bosque secundario (Conti *et al.* 2016). Asimismo, de acuerdo a lo predicho, las configuraciones con mayor cantidad de broza presentaron mayor número de semillas/m² y mayor riqueza de especies. Es decir, la cantidad de broza ejerce un efecto en la retención de semillas. Resultados similares han sido reportados, para otros sistemas, en los trabajos de Ghorbani *et al.* (2006), Ruprecht & Szabó (2012) y Egawa & Tsuyuzaki (2013).

Si bien la broza es una matriz de retención de semillas de leñosas, es interesante indagar cuál es realmente el rol de la broza como matriz de retención efectiva, es decir, cuál es la proporción de las semillas retenidas que aportaría al reclutamiento de plántulas. Esto es de importancia para pensar la resiliencia y recuperación de la vegetación de los sitios más degradados (Ruprecht & Szabo 2012; Gross & Vary 2014).

Capacidad germinativa y viabilidad de las semillas retenidas

En general, los datos evidencian una baja viabilidad de las semillas retenidas en la broza (12%), en comparación a lo observado (70%) en un sistema de bosque similar al del presente trabajo (Argaw et al. 1999). Esto, podría indicar que, si bien la broza actúa como una matriz de retención de semillas, se podría ver comprometida su función como banco de semillas efectivo, ya que, una baja proporción de las semillas conserva la capacidad de originar plántulas. Sin embargo, esto debe ser tomado con cautela ya que desconocemos la viabilidad con que las semillas llegan a la broza. Por lo que se debería indagar en la viabilidad natural de cada especie para entender el patrón observado a nivel comunitario.

La baja viabilidad de las semillas puede atribuirse a distintos factores. Por un lado, podría ser que gran parte de las semillas sean viejas, encontrándose en la broza desde temporadas de dispersión previas a la época de muestreo (Witkowski & Garner 2000). Sin embargo, esto iría en desacuerdo con lo que sugieren algunos autores de que las semillas encontradas en la broza son relativamente recién llegadas (Rotundo & Aguiar 2005; Ghorbani *et al.* 2006). Para esclarecer la importancia de este factor, se debería tener en cuenta a futuro la contribución de semillas nuevas vs. aquellas provenientes de temporadas anteriores. Por otro lado, una baja viabilidad de las semillas en la broza puede deberse a que las semillas sean abortivas (Argaw *et al.* 1999). Otros estudios adjudican la predación como uno de los factores que explicaría la baja viabilidad de las semillas en la broza (Argaw *et al.* 1999; Egawa & Tsuyuzaki 2013). Esto podría llegar a ocurrir en nuestro sitio de estudio, pero se necesitaría cuantificar la magnitud de la predación para sacar mayores conclusiones.

Solo el 2,5% de las semillas viables fue determinado mediante el éxito en pruebas de germinación. Esto sugiere que una baja proporción de semillas tendría el potencial de germinar a campo, en condiciones favorables de humedad y temperatura, contribuyendo así al reclutamiento de plántulas.

La baja germinación de las semillas puede deberse, por un lado, a que no se hayan dado las condiciones óptimas de humedad y temperatura que requiere cada especie, y por otro lado, puede estar explicado por la presencia de mecanismos de dormición en algunas especies. Éstos son ampliamente reconocidos en especies de la familia Fabaceae, cuyas semillas presentan cubiertas impermeables al agua. Por lo tanto, estas semillas deberían sufrir

escarificación para poder germinar en presencia de condiciones favorables (Funes & Venier 2006).

Se considera que las semillas que conservan la capacidad de originar plántulas constituyen el banco de semillas efectivo o viable de la broza. Al analizar este banco, se evidencia un cambio en el patrón de abundancia y riqueza de semillas entre las configuraciones, con respecto al patrón original. Es decir, al tener en cuenta solo las semillas viables, ya no es el bosque primario la configuración que presenta mayor cantidad de semillas, sino, que lo es el bosque secundario (Figuras 3b y 7a). La diferencia puede ser explicada, en parte, por el aporte de *Cercidium praecox* al total de semillas viables en la configuración del bosque secundario; ya que, es ésta especie la que presentó la mayor viabilidad registrada (34%). El patrón de riqueza de semillas viables también cambia, no presentándose diferencias entre configuraciones (Figuras 3c y 7b).

Es interesante notar, que configuraciones asociadas a extremos opuestos de un gradiente de intensidad de uso del suelo, como lo son el bosque primario y el jarillal, no presentaron diferencias en cuanto a riqueza y abundancia en el banco de semillas viable de la broza. La diferencia entre ambos bancos solo se da en función de la riqueza absoluta y la identidad de las semillas viables presentes en la broza de cada configuración (Figura 6). Sugiriendo que, el uso del suelo no interfiere en la viabilidad de las semillas.

Reclutamiento de especies leñosas entre configuraciones de vegetación

En contraposición a lo esperado, no se encontraron diferencias significativas en el reclutamiento de plántulas entre configuraciones de vegetación, asociadas a distintas intensidades de uso del suelo. Una mayor retención de semillas en la broza, y por ende, una mayor disponibilidad de éstas, no se traduce en una mayor cantidad de plántulas, y por lo tanto, este enfoque no sería suficiente para entender el patrón general de reclutamiento observado. Esto podría deberse, como se mencionó en el apartado anterior, a la baja viabilidad de las semillas retenidas en la broza. Asimismo, se destaca que, en todas las configuraciones de vegetación, el reclutamiento de plántulas es bajo, evidenciando en promedio menos de una plántula/m² (Figura 9a). Indicando que, o se estarían reclutando

pocos individuos nuevos, o que la mortalidad de banco de plántulas es alta. Distintos factores podrían actuar como filtros afectando, tanto, el pool potencial de semillas como la germinación, el reclutamiento y el establecimiento de plántulas. El éxito del reclutamiento podría entonces depender de la interacción de factores como porcentaje de luz incidente y condiciones físicas del suelo (compactación, infiltración, humedad), como así también, de mecanismos de facilitación y competencia (Grubb 1977; Grime 1979; Páez & Marco 2000; Tálamo *et al.* 2013). Todos estos factores están mediados por la vegetación establecida, resultado de distintas intensidades de uso del suelo actual e histórico (Venier *et al.* 2016). Además, el uso del suelo actual del Bosque Chaqueño, dominado por la ganadería bovina y caprina, podría afectar el reclutamiento por compactación del suelo y ramoneo (Tálamo *et al.* 2009).

Como se esperaba, la riqueza de plántulas mostró diferencias significativas entre configuraciones. Éstas sólo se dieron entre el bosque primario y el jarillal, siendo menor en esta última. Esto no puede ser atribuido a que haya una mayor riqueza de semillas disponibles en la configuración del bosque primario, porque como se mencionó anteriormente, no hay diferencias en cuanto a la riqueza de semillas viables retenidas. Probablemente esto se deba a los distintos filtros que podrían actuar a nivel específico. Una menor riqueza de plántulas en los sitios más degradados podría sugerir una mayor dificultad para la recuperación de la vegetación original, si se detuviese el disturbio. Se destaca que, más allá de las diferencias estadísticas, la riqueza absoluta de plántulas muestra un patrón interesante, ya que la configuración del bosque secundario es la que presenta mayor riqueza absoluta de plántulas (Figura 8). Por lo que tanto el bosque primario como el bosque secundario son relevantes en términos de regeneración de la vegetación.

Similitud florística entre el banco de semillas viable de la broza, el banco de plántulas y la vegetación establecida

En general, para todas las configuraciones de vegetación, el índice de similitud de Sorensen cualitativo, entre el banco de plántulas y el banco de semillas viables de la broza, fue bajo

(IS < 0,5), sugiriendo una discrepancia en la composición de especies. Estos valores generalmente se encuentran en trabajos, que comparan el banco de semillas del suelo con la vegetación establecida, en sistemas de bosques similares al del presente trabajo (Argaw *et al.* 1999; Hopfenspenger 2007). Esto, concuerda con las similitudes encontradas, en este trabajo, entre el banco de semillas viables de la broza y la vegetación establecida.

Asimismo, a pesar de la discrepancia en la composición de especies, se destaca, que ninguna de las especies de leñosas reclutadas como plántulas se encontraron presentes en el banco de semillas del suelo (Anexo, Tabla 1), pero, todas, excepto *Mimozyganthus carinatus*, estaban en forma de semilla en la broza (Anexo, Tabla 3). Por lo que se cree, que las semillas de las especies leñosas retenidas en la broza podrían ser la fuente que daría origen al banco de plántulas. Pero, como se mencionó anteriormente, la presencia de ciertos filtros, que podrían actuar a nivel específico, seleccionarían el reclutamiento y establecimiento, y por ende, la composición florística del banco de plántulas. De esta forma, podría ocurrir que, la composición florística del banco de semillas en la broza no se traduzca directamente al banco de plántulas.

El patrón de ordenamiento del análisis multivariado de la composición florística está en estrecha relación con la intensidad de uso de suelo actual e histórica, ya que las variables ambientales que más explican el ordenamiento dependen de las distintas intensidades de uso (Conti *et al.* 2016). Indicando que la intensidad de uso del suelo está determinando las diferencias y similitudes entre la composición florística del banco de semillas viables en la broza, el banco de plántulas y la vegetación establecida; probablemente ejerciendo un efecto en los distintos filtros involucrados mediante la modificación de la vegetación establecida.

Conclusión

Los resultados indican que la broza actúa como matriz de retención de las semillas de especies leñosas dominantes del Bosque Chaqueño. La cantidad de broza ejerce un efecto en la retención potencial de semillas: configuraciones de vegetación asociadas a menor intensidad de uso del suelo presentan una mayor abundancia y riqueza de semillas en la broza.

Los datos evidencian una baja viabilidad de las semillas retenidas en la broza, indicando que la mayoría de las semillas no tiene la capacidad potencial de originar plántulas.

Tanto una mayor retención de semillas en la broza, como una mayor cantidad de semillas viables retenidas, no se traduce en una mayor cantidad de plántulas; por lo que, nuestro enfoque no sería suficiente para entender el patrón general de reclutamiento observado.

La similitud en la composición florística entre el banco de plántulas y el banco de semillas en la broza, es baja y está determinada por las distintas intensidades de uso del suelo. No obstante, las especies de leñosas ausentes en el banco de semillas del suelo son reclutadas como plántulas. Por lo que, se concluye que las semillas retenidas en la broza son la fuente por excelencia que, en un principio, daría origen al banco de plántulas. Se debería indagar acerca de qué factores actuarían como filtros y su importancia relativa, afectando, tanto, el pool potencial de semillas en la broza y su viabilidad, como, la germinación, el reclutamiento y el establecimiento de plántulas. Es posible que, a través de la modificación de la vegetación establecida, las distintas intensidades de uso del suelo actual e histórico, estén modulando estos filtros, determinando las diferencias observadas entre la composición florística del banco de plántulas y el banco de semillas viables en la broza.

Anexo

Tabla 1. Se muestra la presencia (1) y ausencia (0) de las especies en el banco de semillas del suelo para cada configuración de vegetación. Se indica la forma de crecimiento para cada especie. Notesé que solo una especie de leñosa se encuentra en el banco de semillas del suelo. Datos sin publicar de M.L Lipoma (Tesis Doctoral).

Especies	Forma de crecimiento	Presencia en configuraciones			
		Bosque primario	Bosque secundario	Arbustal mixto	Jarillal
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schltldl.	Árbol	0	0	0	0
<i>Cercidium praecox</i> (Ruiz & Pav. ex Hook.) Harms.	Árbol	0	0	0	0
<i>Geoffroea decorticans</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Burkart.	Árbol	0	0	0	0
<i>Prosopis flexuosa</i> DC.	Árbol	0	0	0	0
<i>Prosopis torquata</i> (Cav. ex Lag.) DC.	Árbol	0	0	0	0
<i>Ziziphus mistol</i> Griseb.	Árbol	0	0	0	0
<i>Aloysia gratissima</i> (Gillies & Hook. ex Hook)	Arbusto	0	1	1	0
<i>Acacia gilliesii</i> Steud.	Arbusto	0	0	0	0
<i>Capparis atamisquea</i> Kuntze.	Arbusto	0	0	0	0
<i>Condalia microphylla</i> Cav.	Arbusto	0	0	0	0
<i>Larrea divaricata</i> Cav.	Arbusto	0	0	0	0
<i>Maytenus spinosa</i> (Griseb.) Lourteig & O'Donell.	Arbusto	0	0	0	0
<i>Mimozyanthus carinatus</i> (Griseb.) Burkart.	Arbusto	0	0	0	0
<i>Schinus fasciculatus</i> (Griseb.) I.M. Johnst.	Arbusto	0	0	0	0
<i>Celtis ehrenbergiana</i> (Klotzsch) Liebm.	Arbusto/Árbol	0	0	0	0
<i>Aristida adscensionis</i> L.	Gramínea	0	0	0	1
<i>Aristida mendocina</i> Phil.	Gramínea	1	1	0	0
<i>Setaria</i> sp.	Gramínea	1	1	1	0
<i>Neobouteloua lophostachya</i> (Griseb.) Gould	Gramínea	0	1	1	1
<i>Pseudognaphalium gaudichaudianum</i> (DC.) Anderb.	Herbácea	1	1	0	0
<i>Portulaca grandiflora</i> Hook.	Herbácea	0	0	1	0
<i>Gamochaeta subfalcata</i> (Cabrera) Cabrera	Herbácea	1	1	1	1
<i>Gamochaeta</i> sp	Herbácea	0	0	1	0
<i>Euphorbia hyssopifolia</i> L.	Herbácea	1	0	0	0
<i>Mollugo verticillata</i> L.	Herbácea	0	0	1	0
<i>Sida dyctiocarpa</i> Griseb.ex. K. Schum	Herbácea	1	1	0	0
<i>Gomphraena pulchella</i> Mart.Burret.	Herbácea	0	0	1	1
<i>Oxalis conorrhiza</i> Jacq.	Herbácea	1	1	1	1
<i>Talinum polygaloides</i> Gillies ex Arn.	Herbácea	1	0	1	0
<i>Selaginella sellowii</i> Hieron.	Herbácea	0	1	0	0
<i>Eragrostis airoides</i> Nees.	Herbácea	0	1	1	1
<i>Evolvulus sericeus</i> Sw.	Herbácea	0	1	0	0

Tabla 2. Cobertura del estrato leñoso (%) para cada configuración del Bosque Chaqueño. Se detalla el % de cobertura arbórea y arbustiva, y el % de cobertura relativa para cada especie. Letras distintas indican diferencias significativas entre configuraciones ($p < 0,05$). Las diferencias fueron calculadas a partir de datos proporcionados por G. Conti de su tesis doctoral. Se indican con * los datos extraídos del material suplementario de Conti & Díaz (2013).

Estrato leñoso	Bosque primario	Bosque secundario	Arbustal mixto	Jarillal
Cobertura arbórea (%)*	43,7 ± 11,1 ab	50 ± 18,3 a	27,5 ± 15,0 bc	16,2 ± 2,5 c
Cobertura arbustiva (%)*	78,7 ± 6,3 a	68,7 ± 10,3 ab	71,2 ± 8,5 ab	60,0 ± 17,8 b
<u>Especies leñosas dominantes</u>				
<i>Acacia gilliesii</i> Steud.	10,84 ± 3,73 a	10,23 ± 4,44 a	17,39 ± 4,81 a	1,90 ± 1,10 a
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schltdl.	14,37 ± 3,54 a	24,38 ± 4,30 b	4,92 ± 0,99 c	1,79 ± 0,83 c
<i>Capparis atamisquea</i> Kuntze.	3,28 ± 0,71 a	8,59 ± 1,39 b	0,56 ± 0,56 c	0,00 ± 0,00 c
<i>Celtis ehrenbergiana</i> (Klotzsch) Liebm.	10,29 ± 3,42 ab	13,02 ± 5,28 a	1,70 ± 0,99 b	2,57 ± 1,08 b
<i>Cercidium praecox</i> (Ruiz & Pav. ex Hook.) Harms.	2,62 ± 1,77 a	0,55 ± 0,22 a	0,48 ± 0,48 a	1,45 ± 0,92 a
<i>Condalia microphylla</i> Cav.	4,99 ± 2,55 a	2,02 ± 0,82 ab	0,53 ± 0,18 b	0,76 ± 0,47 b
<i>Geoffroea decorticans</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Burkart.	1,52 ± 0,45 a	4,92 ± 2,91 a	0,80 ± 0,80 a	0,32 ± 0,32 a
<i>Larrea divaricata</i> Cav.	10,53 ± 4,13 a	14,78 ± 5,93 a	32,12 ± 9,85 b	60,15 ± 11,33 c
<i>Maytenus spinosa</i> (Griseb.) Lourteig & O'Donell.	19,03 ± 5,14 bc	13,91 ± 8,56 ab	29,11 ± 6,11 c	7,32 ± 7,92 a
<i>Mimozyanthus carinatus</i> (Griseb.) Burkart.	5,75 ± 1,62 a	1,70 ± 0,33 b	1,22 ± 0,52 b	1,05 ± 0,61 b
<i>Prosopis flexuosa</i> DC.	4,27 ± 1,73 ab	3,27 ± 1,76 a	7,69 ± 3,94 b	17,83 ± 3,10 c
<i>Prosopis torquata</i> (Cav. ex Lag.) DC.	1,47 ± 0,56 a	0,00 ± 0,00 a	0,00 ± 0,00 a	0,00 ± 0,00 a
<i>Ziziphus mistol</i> Griseb.	0,72 ± 0,34 a	0,27 ± 0,27 a	0,75 ± 0,75 a	0,32 ± 0,32 a

Tabla 3. Datos del número de semillas/m² en la broza, número de semillas viables/m² y número de plántulas/m² para las especies leñosas dominantes del Bosque Chaqueño. Se indica en qué configuraciones de vegetación se registraron : (BP) Bosque primario, (BS) Bosque secundario, (AM) Arbustal mixto y (J) Jarillal

Especie	Forma de crecimiento	N° de semillas /m ² en la broza	N° de semillas viables/m ² en la broza	N° de plántulas/ m ²	Presencia en configuraciones		
					Semillas viables	Plántulas	Vegetación establecida
<i>Acacia gilliesii</i> Steud.	Arbusto	19,2	7,6	2,25	BP- BS- AM	BP- BS- AM- J	BP-BS-AM-J
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schltld.	Árbol	182,8	11,2	1,688	BP- BS	BP- BS- AM- J	BP-BS-AM-J
<i>Capparis atamisquea</i> Kuntze.	Arbusto	146,4	9,2	0	BS- BP	-	BP-BS-AM
<i>Celtis ehrenbergiana</i> (Klotzsch) Liebm.	Arbusto	259,2	26,4	1,5	BP- BS- AM- J	BP- BS- AM	BP-BS-AM-J
<i>Cercidium praecox</i> (Ruiz & Pav. ex Hook.) Harms.	Árbol	52,4	52,0	0	BS- BP- J	-	BP-BS-AM-J
<i>Condalia microphylla</i> Cav.	Arbusto	231,2	0,8	0,313	BP-AM-	BS	BP-BS-AM-J
<i>Geoffroea decorticans</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Burkart.	Árbol	2	0	0,031	-	BS	BP-BS-AM-J
<i>Larrea divaricata</i> Cav.	Arbusto	144,4	29,6	0,063	BP- BS- AM- J	BS	BP-BS-AM-J
<i>Maytenus spinosa</i> (Griseb.) Lourteig & O'Donell.	Arbusto	16	0	0	-	-	BP-BS-AM-J
<i>Mimozyanthus carinatus</i> (Griseb.) Burkart.	Arbusto	0	0	0,219	-	BP- BS- AM- J	BP-BS-AM-J
<i>Prosopis flexuosa</i> DC.	Árbol	165,6	7,2	0,219	BS- AM- J	BP- BS- AM	BP-BS-AM-J
<i>Prosopis torquata</i> (Cav. ex Lag.) DC.	Árbol	25,6	6,4	0	BP- BS	-	BP
<i>Schinus fasciculatus</i> (Griseb.) I.M. Johnst.	Arbusto	18,4	1,2	0,438	BP	BP- BS	-
<i>Ziziphus mistol</i> Griseb.	Árbol	16	0,8	0	BP- AM- J	-	BP-BS-AM-J

Bibliografía

1. ARGAW, M; D TEKETAY & M OLSSON. 1999. Soil seed flora, germination and regeneration pattern of woody species in an Acacia woodland of the Rift Valley in Ethiopia. *Journal of Arid Environments*, 43:411-435.
2. AUGUSTO, L; JL DUPOUEY; JF PICARD & J RANGER. 2001. Potential contribution of the seed bank in coniferous plantations to the restoration of native deciduous forest vegetation. *Acta Oecologica*, 22:87-98.
3. BARCHUK, AH & MP DÍAZ. 1999. Regeneration and structure of *Aspidosperma quebracho-blanco* Schl. in the Arid Chaco (Córdoba, Argentina). *Forest ecology and management*, 118:31-36.
4. BARCHUK, AH; EB CAMPOS; C OVIEDO & MP DÍAZ. 2006. Supervivencia y crecimiento de plántulas de especies leñosas del Chaco Árido sometidas a remoción de la biomasa aérea. *Ecología austral*, 16:47-61.
5. CABIDO, M; A ACOSTA; ML CARRANZA & S DÍAZ. 1992. La vegetación del Chaco Árido en el W de la provincia de Córdoba, Argentina. *Documents phytosociologiques*, 14:447-456.
6. CABIDO, M; A MANZUR; L CARRANZA & C GONZALEZ ALBARRACÍN. 1994. La vegetación y el medio físico del Chaco Árido en la provincia de Córdoba, Argentina Central. *Phytocoenologia*, 24:423-460.
7. CABRERA, AL. 1976. *Regiones fitogeográficas argentinas*. Editorial Acme.
8. CHAMBERS, JC; JA MACMAHON & JH HAEFNER. 1991. Seed entrapment in alpine ecosystems: effects of soil particle size and diaspore morphology. *Ecology*, 72:1668-1677.
9. CHAMBERS, JC & JA MACMAHON. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25:263-292.

10. CHAMBERS, JC. 2000. Seed movements and seedling fates in disturbed sagebrush steppe ecosystems: implications for restoration. *Ecological Applications*, 10:1400-1413.
11. CLARK, DL & MV WILSON. 2003. Post-dispersal seed fates of four prairie species. *American Journal of Botany*, 90(5), 730-735.
12. CONTI, G & S DÍAZ. 2013. Plant functional diversity and carbon storage—an empirical test in semi- arid forest ecosystems. *Journal of Ecology*, 101:18-28.
13. CONTI, G; E KOWALJOW; F BAPTIST; C RUMPEL; A CUCHIETTI; NP HARGUINDEGUY & S DÍAZ. 2016. Altered soil carbon dynamics under different land-use regimes in subtropical seasonally-dry forests of central Argentina. *Plant and Soil*, 403: 375-387.
14. DI RIENZO, JA; F CASANOVES; MG BALZARINI; L GONZALEZ; M TABLADA & CW ROBLEDO. 2015. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
15. EGAWA, C & S TSUYUZAKI. 2013. The effects of litter accumulation through succession on seed bank formation for small- and large- seeded species. *Journal of Vegetation Science*, 24:1062-1073.
16. FACELLI, JM & ST PICKETT. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, 57:1-32.
17. FOWLER, NL. 1986. Microsite requirements for germination and establishment of three grass species. *American Midland Naturalist*, 115:131-145.
18. FUNES, G; S BASCONCELOS; S DÍAZ & M CABIDO. 2001. Edaphic patchiness influences grassland regeneration from the soil seed-bank in mountain grasslands of central Argentina. *Austral Ecology*, 26:205–212.
19. FUNES, G & P VENIER. 2006. Dormancy and germination in three Acacia (Fabaceae) species from central Argentina. *Seed Science Research*, 16:77-82.

20. GHORBANI, J; MG DUC; HA MCALLISTER; RJ PAKEMAN& RH MARRS. 2006. Effects of the litter layer of *Pteridiumaquilinum* on seed banks under experimental restoration. *Applied Vegetation Science*, 9:127-136.
21. GRIME, JP. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester.
22. GRIME JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86:902-910.
23. GRIME, JP. 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*, John Wiley & Sons. *Chichester, UK*.
24. GROSS, CL & LB VARY. 2014. Arrested recovery in a sandy woodland correlates with a lack of heavy and long seeds in the seed bank. *Ecosphere* 5:70.
25. GRUBB, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107-145
26. HAMMER, O; DAT HARPER & PD RYAN. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaentología Electrónica* 4(1):9pp.
27. HENDERSON, CB; KE PETERSEN & RA REDAK. 1988. Spatial and temporal patterns in the seed bank and vegetation of a desert grassland community. *The Journal of Ecology*, 717-728.
28. HOPFENSBERGER, KN. 2007. A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. *Oikos*, 116(9), 1438-1448.
29. ISTA. 1996. *International Rules for Seed Testing*. Rules Zürich, Switzerland, Pp. 335.
30. ISTA 2014. Biochemical test for viability: the topographical tetrazolium test. (6) pp. i-6-26 en: *International Rules for Seed Testing*. 2015-1.
31. LEPS, J; J OSBORNOVÁ-KOSINOVÁ & M REJMÁNCK. 1982. Community stability, complexity and species life history strategies. *Vegetatio* 50:53–63.

32. MÁRQUEZ, S; G FUNES; M CABIDO & E PUCHETA. 2002. Efectos del pastoreo sobre el banco de semillas germinable y la vegetación establecida en pastizales de montaña del centro de Argentina. *Revista chilena de historia natural*, 75:327-337.
33. PÁEZ, SA & DE MARCO. 2000. Seedling habitat structure in dry Chaco forest (Argentina). *Journal of Arid Environments*, 46:57-68.
34. QUINN, GP & MJ KEOUGH. 2002. Correlation and Regression. Páginas 72-77 en *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press.
35. R CORE TEAM. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
36. ROTUNDO, JL & MR AGUIAR. 2005. Litter effects on plant regeneration in arid lands: a complex balance between seed retention, seed longevity and soil–seed contact. *Journal of Ecology*, 93:829-838.
37. RUIZ, MA. 2009. El análisis de tetrazolio en el control de calidad de semillas. *Caso de estudio: cebadilla chaqueña. EEAINTA Anguil Argentina*, 77:1-19.
38. RUPRECHT, E & A SZABÓ. 2012. Grass litter is a natural seed trap in long-term undisturbed grassland. *Journal of Vegetation Science*, 23:495–504.
39. SØRENSEN, T.1957. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab* 5: 1-34.
40. STAMP, NE. 1989. Efficacy of explosive vs. hygroscopic seed dispersal by an annual grassland species. *American Journal of Botany*, 76:555-561.
41. TÁLAMO, A; CE TRUCCO & SM CAZIANI. 2009. Vegetación leñosa de un camino abandonado del Chaco semiárido en relación a la matriz de vegetación circundante y el pastoreo. *Ecología austral*, 19:157-165.

42. TÁLAMO, A; J LOPEZ DE CASENAVE; M NÚÑEZ-REGUEIRO & SM CAZIANI. 2013. Regeneración de plantas leñosas en el Chaco semiárido argentino: relación con factores bióticos y abióticos en micrositios creados por el aprovechamiento forestal. *Bosque (Valdivia)*, 34:53-62.
43. THOMPSON, K; SR BAND & JG HODGSON. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology*, 7:236-241.
44. VENIER, P; M CABIDO & G FUNES. 2016. Germination characteristics of five coexisting neotropical species of Acacia in seasonally dry Chaco forests in Argentina. *Plant Species Biology*.
45. WITKOWSKI, ETF & RD GARNER. 2000. Spatial distribution of soil seed banks of three African savanna woody species at two contrasting sites. *Plant Ecology*, 149(1), 91-106.
46. ZAK, MR; M CABIDO & JG HODSON. 2004. Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biological Conservation*, 120:589–598.
47. ZUUR, AF; EN IENO; N WALKER; AA SVELIEV & GM SMITH. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York, NY: Springer New York.