



Universidad
Nacional
de Córdoba



Facultad de
Ciencias Exactas
Físicas y Naturales

Tesina para la obtención de título de grado en Biología

Análisis de caracteres morfofuncionales de Pteridófitas del centro de Argentina

Tesista: Bruno, María Lourdes

Firma:

Director/a: Díaz, Sandra Myrna

Firma:

Co-directora: Pérez Harguindeguy, Natalia

Firma:

Tribunal Examinador:

Dra. Natalia Delbón

Firma:

Dra. Edith Filippini

Firma:

Dra. Melisa Giorgis

Firma:

Calificación: _____

Fecha: __/__/__

Universidad Nacional de Córdoba

IMBIV - CONICET

Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

2023

Índice

Índice

Resumen

Palabras claves

Introducción

Objetivos

Hipótesis de trabajo y predicciones

Materiales y métodos

 Área de estudio

 Selección de especies y caracteres

 Determinación de la tasa de descomposición

Análisis de datos

Resultados

 Caracteres morfofuncionales de Pteridófitas y Espermatófitas del centro de Argentina

 Ubicación de las Pteridófitas en el espectro morfofuncional en relación a las Espermatófitas

 Descomponibilidad y caracteres del espectro económico foliar

Discusión

 ¿Existen síndromes entre caracteres morfofuncionales en Pteridófitas?

 Pteridófitas en el espacio morfofuncional: ¿Cómo se ubican respecto a las Espermatófitas?

 Tasa de descomposición en Pteridófitas

Conclusión

Consideraciones finales

Agradecimientos

Fuentes de financiamiento

Referencias

Apéndice

Resumen

El enfoque de caracteres morfofuncionales permite clasificar a las especies vegetales según la presencia de cierta combinación de rasgos que informan sobre la respuesta al ambiente y/o los efectos que dichas especies tendrían en los ecosistemas donde habiten. El grupo de plantas conocidas informalmente como Pteridófitas (helechos y licófitas) a menudo ha quedado fuera de los análisis con enfoques funcionales. En este trabajo se analizaron los caracteres morfofuncionales de 22 especies de Pteridófitas y 7 Espermatófitas del centro de Argentina, con énfasis en aquellos relevantes al uso y reciclado de carbono y nutrientes. Encontramos que las Pteridófitas presentan relaciones entre caracteres morfofuncionales similares a los encontrados en Espermatófitas. Las Pteridófitas se ubicaron en el espacio morfofuncional separadas de las Espermatófitas, con valores bajos en todos los caracteres de tamaño y presentando valores más adquisitivos que las Monocotiledóneas en cuanto a uso de recursos. Al mismo tiempo, se determinó la descomponibilidad de 19 especies de Pteridófitas y 9 especies de Espermatófitas. Las especies de Pteridófitas se descompusieron a una tasa menor que las Espermatófitas pero esa lenta descomposición no se relacionó con ninguno de los caracteres funcionales relacionados al uso de recursos aquí evaluados. Realizar una comparación evaluando más caracteres, como por ejemplo relación C/N, contenido de fibras y lignina, tanto en la planta verde como en la hojarasca, ayudaría a confirmar y explicar estas tendencias.

Palabras claves

Pteridófitas, helechos, caracteres funcionales, reciclado de nutrientes, espectro económico foliar, descomposición

Introducción

Los caracteres funcionales de las plantas son características fenotípicas (morfológicas, fisiológicas, fenológicas), medibles a nivel de individuos, que se consideran resultantes de la adaptación a largo plazo a factores bióticos y abióticos (Lavorel & Garnier 2002, Violle et al. 2007). Debido a que reflejan adaptación al ambiente se asume que estas características permiten predecir de qué manera las plantas responden o son exitosas bajo distintos factores ambientales. Además, como estas características se relacionan con la forma en la que las plantas usan los recursos, también se pueden asociar al efecto de las

plantas sobre otros niveles tróficos y, a través de ello, sobre distintas propiedades ecosistémicas, como por ejemplo ciclado de agua y nutrientes (Funk et al, 2016).

Algunos de los caracteres que se han establecido como fundamentales para comprender cómo una especie enfrenta los desafíos del crecimiento, la supervivencia y la reproducción son: la masa foliar por área (relación entre el peso seco y área de una hoja que representa el costo que asume la planta a nivel de la hoja para la intercepción de luz), el contenido de nitrógeno (N) foliar por unidad de materia seca (relacionado con la tasa fotosintética y la calidad nutricional de la hoja), la altura de la planta adulta (relaciona la capacidad de las plantas para alcanzar la luz, suprimir competitivamente a otras plantas y dispersar las diásporas) y la densidad específica del tallo (se relaciona en forma unimodal con la altura máxima que una planta puede alcanzar y también con su tasa de crecimiento en forma inversa) (Castro-Díez et al. 2000, Chave et al. 2009, Díaz et al. 2016). La altura de la planta, a su vez, refleja el compromiso funcional entre el potencial de crecimiento de la planta y el riesgo de mortalidad por falla hidráulica biomecánica (Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2013, Díaz et al. 2016).

En la literatura se han detectado síndromes funcionales, es decir combinaciones recurrentes de valores particulares de los caracteres antes descritos. Estos síndromes ocurren como resultado de las restricciones que impone el ambiente, de las leyes físico-químicas que regulan el funcionamiento de los seres vivos, y de su historia evolutiva (Laughlin et al. 2021, Laitinen & Nikoloski 2022). Estas limitaciones implican compromisos en los valores de caracteres, es decir, que el valor que toma un carácter depende del valor que toma otro (Laughlin et al. 2021). Estos compromisos, particularmente importantes en organismos sésiles que deben responder al ambiente para sobrevivir, han sido el foco de numerosos estudios en ecología vegetal ya que pueden implicar síndromes adaptativos a diferentes condiciones ambientales (Grime 2001, Westoby et al. 2002, Díaz et al., 2004, 2016, pero ver también Arnold 1992, Blonder et al. 2011). Un ejemplo de estos compromisos es el denominado “Espectro económico foliar” (LES, por sus siglas en inglés; Wright et al. 2004) que describe la covariación de un conjunto de caracteres de hojas relacionados al uso de recursos. Así, las especies que se encuentran en el denominado extremo “adquisitivo” de este espectro económico tienden a poseer altas tasas fotosintéticas, valores bajos de masa foliar por área, bajo contenido de materia seca foliar y alta concentración de macronutrientes (como N o fósforo (P)) en sus hojas. Por su parte, las especies que se encuentran en el extremo conservador de este

espectro poseen las características opuestas (Wright et al. 2004, Freschet et al. 2010, Reich et al. 2014). Se ha demostrado que los rasgos foliares relacionados a la estrategia en el uso de recursos de la planta viva (LES) persisten en la hojarasca una vez que la planta muere, influenciando un proceso ecosistémico como la descomposición (Cornelissen 1996, Cornelissen & Thompson 1997, Cornelissen et al. 1999). Así, se asume que las especies adquisitivas promueven el reciclado rápido de carbono (C) y nutrientes en los ecosistemas, mientras que las especies conservadoras contribuyen a un reciclado lento (Cornwell et al. 2008, De Deyn et al. 2008, Buzzard et al. 2019).

Recientemente, se han integrado los caracteres mencionados más arriba en un espectro a nivel de toda la planta, definiendo el espectro global de forma y función (Díaz et al. 2016). Este espectro posee dos ejes o dimensiones principales de variación, cada una determinada por varios caracteres: el eje de tamaño (PCA 1 en la Figura 2 de dicho estudio), fuertemente asociado a la altura total de la planta, la densidad del tallo y el tamaño de hojas y propágulos, y el eje de uso de recursos (PCA 2 en la misma figura), fuertemente asociado al contenido foliar de N y la masa foliar por área. Este segundo eje se corresponde con el LES, aunque no incorpora estrictamente todos sus caracteres.

El grupo de plantas conocidas informalmente como Pteridófitas reúne a Licófitas y Monilófitas (estas últimas comúnmente llamadas helechos). Estos linajes comparten muchas características entre sí (como la reproducción por esporas, presencia de dos generaciones de vida independiente en sus ciclos biológicos, ausencia de flores y semillas), pero no comparten una historia evolutiva común, es decir, el agrupamiento en Pteridófitas no implica relaciones de parentesco entre sus dos componentes (Morero et al, 2014). La historia evolutiva de las Pteridófitas comienza hace 472-416 millones de años, en el Ordovícico-Silúrico, donde se dató la divergencia de Briófitas con el antecesor común de helechos y Licófitas (y de todas las plantas vasculares o Traqueófitas). Los primeros registros fósiles de Licófitas se remontan al Silúrico medio-tardío y Devónico temprano, hace unos 445-420 millones de años. Por su parte, las Monilófitas (o helechos), grupo hermano de las plantas con semillas (Espermatófitas), divergieron de las Licófitas hace aproximadamente 424-416 millones de años y presentan su registro fósil más antiguo en el Devónico medio, hace 392-385 millones de años (Testo & Sundue 2016, Sessa 2018). Las Pteridófitas se convirtieron en uno de los grupos de plantas más dominantes del planeta durante el Carbonífero, hace 359-300 millones de años (Pfefferkorn & Thompson 1982, Rothwell 1996).

En la actualidad, aunque han perdido su dominancia, las Pteridófitas son el segundo grupo más diverso de plantas vasculares en la Tierra, sólo superados en número por las plantas con flores (Angiospermas). Con alrededor de 11916 especies vivientes (Pteridophyte Phylogeny Group I), las Pteridófitas se encuentran ampliamente distribuidas en diversos hábitats de todo el mundo, pero se concentran principalmente en áreas montañosas a bajas latitudes, y en particular en sitios con alta heterogeneidad ambiental (Moran 1995, 2008, Kreft et al. 2010, Suissa et al. 2021). Muchas Pteridófitas tienen gran relevancia para los seres humanos como recursos, ya que se utilizan como ornamentales, alimento, forraje para el ganado, materiales para artesanías o construcción, y para fines medicinales (Morero et al. 2014). Al mismo tiempo, otras especies de Pteridófitas son importantes por ser consideradas invasoras. Por ejemplo, se ha reportado que la especie de helecho arborecente australiano *Sphaeropteris cooperi* desplaza a helechos nativos del género *Cibotium* en la isla O'ahu de Hawaii (Medeiros et al. 1992, Durand & Goldstein 2001, Allison & Vitousek 2004). Finalmente, algunas especies como las del género *Pteridium*, además de ser consideradas invasoras en algunos sistemas (De Silva & Matos 2006), poseen metabolitos tóxicos en sus hojas que pueden afectar tanto la salud humana como la del ganado doméstico (Evans 1986, Mehlreter et al. 2010).

Se ha propuesto que el grupo de Pteridófitas posee características morfofuncionales que lo distinguen de las Espermatófitas. Las Pteridófitas poseen, en general, menor desarrollo de tejidos vasculares, menor capacidad fotosintética y menor contenido de nutrientes (Lin et al. 2020). Sin embargo, la mayoría de las especies actuales (más del 80%) pertenecen al grupo conocido como "Helechos Polypodiales". Este grupo está lejos de considerarse un remanente evolutivo, ya que sufrió una gran diversificación en el Cretácico, luego de la aparición de las Angiospermas. De hecho, se considera que este grupo podría haber tenido una respuesta ecológica-evolutiva oportunista aprovechando los nuevos hábitats sombríos y el soporte generados por los bosques de Angiospermas (Schneider et al. 2004, Schuettpelz & Pryer 2009, Testo & Sundue 2016). En algunos géneros de Licófitas actuales parece haber sucedido algo similar, con periodos de diversificación relativamente tempranos; por ejemplo, en las Licófitas del género *Phlegmariurus*, cuya diversificación coincide con la radiación de Angiospermas y la evolución de sus bosques (Testo et al 2018, Bauret et al. 2018).

Existen trabajos que muestran que los compromisos entre caracteres del LES, típicamente analizados dentro de las Espermatófitas, se cumplen en Pteridófitas (Karst &

Lechowicz 2007, Sessa & Givnish 2014, Lin et al. 2020, Jin et al. 2021, Li et al. 2022). Por ejemplo, en helechos del género *Dryopteris* de Norteamérica se encontró una asociación negativa entre la masa foliar por área y la tasa fotosintética expresada por masa foliar (Sessa & Givnish 2014). En otro trabajo (Li et al. 2022) se encontró que los rasgos de raíces y hoja de helechos están correlacionados y que por lo tanto existiría un espectro económico a nivel de toda la planta. Sumado a lo anterior, un trabajo realizado con helechos de un bosque subtropical de China reveló que el espectro económico puede observarse tanto en la porción foliar como radical (Lin et al. 2020). El mismo trabajo mostró que este espectro se relaciona con el proceso de descomposición, ya que las especies adquisitivas se descompusieron más rápido que las especies conservadoras (Lin et al. 2020).

Además de cumplir con los compromisos entre caracteres relacionados al LES y al espectro de forma y función de toda la planta, se ha observado que la hojarasca de helechos se descompone más lentamente respecto a Espermatófitas. Estos patrones se encontraron en especies de bosques tropicales húmedos de Hawaii (Allison & Vitousek 2004), en especies del Chaco Serrano de Córdoba (Pérez-Harguindeguy et al. 2000) y en especies de bosques templados de Nueva Zelanda (Wardle et al. 2002). Sin embargo, en otras floras se ha encontrado el patrón contrario. Al comparar especies de bosques montanos tropicales y subtropicales húmedos de Puerto Rico, se observó que la hojarasca de un helecho arborescente del género *Cyathea* se descompuso más rápido respecto a la hojarasca de la Eudicotiledónea leñosa *Cecropia schreberiana* (Shiels 2006). Por su parte, en un experimento de descomposición en jardín común con especies de bosques tropicales húmedos de Hawaii no se encontraron diferencias en descomponibilidad entre Angiospermas (Eudicotiledóneas y Monocotiledóneas) y helechos. En el mismo experimento, sin embargo, dentro del grupo de helechos, los “No Polypodiales” se descompusieron más lentamente que los “Polypodiales” y las Angiospermas (Amatangelo & Vitousek 2009). Finalmente, en un estudio de ecología funcional considerando la mayoría de las floras del mundo (e.g. Díaz et al. 2016) no se encontró que la posición de los helechos en el espectro fuera particularmente conservadora. Cabe aclarar que la representación de las Pteridófitas en este trabajo fue baja, impidiendo sacar conclusiones generalizables sobre este patrón encontrado.

Los patrones hasta aquí descriptos sugieren que las Pteridófitas cumplirían con los mismos compromisos de asociación de caracteres (o síndromes foliares) que las

Espermatófitas y se encontrarían, al menos algunos grupos, desplazados hacia el extremo conservador del LES. En este sentido, cobra importancia el objetivo general de esta tesina, que es analizar caracteres morfofuncionales de especies de Pteridófitas del centro de Argentina, con énfasis en aquellos relevantes al uso y reciclado de C y nutrientes, y compararlos con los patrones encontrados en Espermatófitas. En este contexto es también importante el aporte que la tesina puede hacer a bases de datos regionales (CORDOBASE, cubriendo el centro de Argentina) e internacionales (TRY; Kattge et al. 2020).

Para llevar a cabo el objetivo general se propusieron los siguientes objetivos particulares:

- 1) Medir caracteres morfofuncionales de Pteridófitas características de la flora del centro de Argentina.
- 2) Analizar el espacio morfofuncional ocupado por Pteridófitas y Espermatófitas del centro de Argentina.
- 3) Determinar la descomponibilidad (tasa de descomposición en jardín común) de especies de Pteridófitas y Espermatófitas características de la flora del centro de Argentina y analizar su relación con los caracteres del espectro económico foliar (LES).

Hipótesis de trabajo y predicciones

H1a: Debido a que la coordinación entre valores de caracteres ocurre como reflejo de las condiciones ambientales y de las leyes fisicoquímicas/ecofisiológicas comunes a todas las plantas, se espera que las Pteridófitas presenten patrones de coordinación entre caracteres similares a los ya documentados en las Espermatófitas.

P1a: Se predice que las Pteridófitas presenten correlaciones entre caracteres relacionados con el eje de variación de tamaño del espectro global de forma y función (sensu Díaz et al. 2016), por ejemplo, correlaciones negativas entre la altura de la planta adulta y la densidad específica de tallo y, por el otro lado, entre caracteres relacionados con el eje de variación de uso de recursos (o LES) de dicho espectro, es decir, correlaciones positivas entre masa foliar por área y contenido de materia seca foliar, masa foliar por área y fuerza tensil foliar, y contenido de materia seca y fuerza tensil foliar.

H1b: Debido a que se ha probado consistentemente que la mayoría de las Pteridófitas actuales evolucionaron ligadas a las condiciones impuestas por los bosques de Angiospermas en el Cretácico, las Pteridófitas analizadas poseerían valores de caracteres distintivos y, específicamente, se encontrarían desplazadas con respecto a las Espermatófitas del centro de Argentina en el espectro morfofuncional.

P1b: Las Pteridófitas se encontrarán desplazadas en el espectro morfofuncional con respecto a las Espermatófitas del centro de Argentina. Las Pteridófitas analizadas en el eje de tamaño (PCA 1 en el espectro global de forma y función de Díaz et al. 2016), estarán desplazadas hacia un extremo de menor tamaño (menores valores de altura, densidad específica de tallo y área foliar), Por su parte, en el eje de uso de recursos (PCA 2) estarán desplazadas hacia un extremo más conservador (mayores valores de masa foliar por área, contenido de materia seca foliar y fuerza tensil foliar).

H2: Si las Pteridófitas están desplazadas hacia el extremo conservador respecto a Espermatófitas en el eje de uso de recursos (mayores valores de masa foliar por área, contenido de materia seca foliar y fuerza tensil foliar), esto se verá reflejado en menores tasas de descomposición.

P2: Las especies de Pteridófitas presentarán menores tasas de descomposición que las Espermatófitas del centro de Argentina y dichas tasas se correlacionarán negativamente con los caracteres masa foliar por área, contenido de materia seca y fuerza tensil foliar.

Materiales y métodos

Área de estudio

La mayoría de especies de helechos presentes en el centro de Argentina se encuentran vinculadas a ambientes serranos (Morero et al. 2014). En particular, las Sierras de Córdoba constituyen el cuarto centro de diversidad de Pteridófitas del Cono Sur (Arana et al. 2004, Arana & Bianco 2009, 2011). En este contexto, los muestreos se realizaron en sitios de las Sierras Grandes y Sierras Chicas de Córdoba entre las coordenadas 31°08'46"S y

64°21'17"O (Colanchanga), 31°45'04"S y 64°32'40"O (Villa Ciudad América), 30°56'31"S y 64°19'12"O (Ascochinga) 31°37'10"S y 64°44'51"O (Pampa de Achala), 31°36'34"S y 64°40'33"O (Copina), 31°58'22"S y 64°56'51"O (Traslasierra). Dentro del área muestreada, hasta los 1000 m.s.n.m se observan temperaturas medias anuales de 15,5 °C y precipitaciones medias anuales de 711 mm (Vaieretti et al. 2021), mientras que a partir de los 2100 m.s.n.m. se observan temperaturas medias anuales de 8,5 °C y una precipitación media anual de 900 mm (Colladon et al. 2010). En toda el área muestreada las precipitaciones están concentradas entre los meses de octubre y abril.

Selección de especies y caracteres

Seleccionamos 22 especies de Pteridófitas comunes en las Sierras de Córdoba, procurando cubrir un rango lo más amplio posible de familias (12), linajes (2) y hábitats (5) (Tabla 1). Para ello, en los muestreos no se utilizaron transectas sino que se realizó un recorrido buscando las especies previamente identificadas que cumplieran los requisitos anteriores en lugares puntuales, como afloramientos rocosos y grietas cercanas a arroyos.

A las 22 especies recolectadas se le midieron los siguientes caracteres morfofuncionales: masa foliar por área, contenido de materia seca foliar, fuerza tensil foliar, altura de la planta adulta, densidad específica del tallo y área foliar. El carácter masa foliar por área es la variable más ampliamente utilizada dentro de los análisis de LES, siendo la inversa del área foliar específica y reflejando la inversión de los recursos de la planta para la intercepción de luz por unidad de área de la lámina foliar (Wright et al. 2004, Milla & Reich 2007). Los caracteres, contenido de materia seca foliar y fuerza tensil foliar, si bien no forman parte de la descripción original del LES (Wright et al. 2004), se consideran como parte del mismo conjunto de compromisos en el uso de recursos, ya que podrían explicar las diferencias en longevidad foliar (Gorné et al. 2022). Además, también son importantes a la hora de determinar la preferencia de herbívoros y la tasa de descomposición de las hojas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Por su parte, los caracteres altura de la planta adulta, densidad específica del tallo y área foliar reflejan la capacidad de crecimiento de la planta adulta como así también los compromisos en el mantenimiento de los balances hídrico y energético (Díaz et al. 2016).

Además de las especies de Pteridófitas antes mencionadas, se seleccionaron 7 Espermatófitas, específicamente Angiospermas (2 Monocotiledóneas y 5 Eudicotiledóneas), de las cuales se extrajeron datos preexistentes de caracteres

morfofuncionales de artículos publicados y de la base de datos CORDOBASE. Estas especies se eligieron por ser abundantes y características en los sitios de estudio donde se recogieron las Pteridófitas y también porque representan un rango de variación de caracteres relativamente amplio (Apéndice, Tabla 1).

Todos los caracteres fueron medidos siguiendo los protocolos propuestos por Pérez-Harguindeguy et al. (2013). Sin embargo, para el caso particular de las Pteridófitas, fue preciso tener en cuenta ciertas consideraciones. Por un lado, para el cálculo de densidad específica del tallo, en helechos se tomó como “tallo funcional” a la parte más basal del pecíolo que asoma a la superficie mientras que en Licófitas se usó el rizoma (Apéndice, Foto A2). Aunque en los helechos (al igual que licófitas) el tallo está representado por el rizoma horizontal y subterráneo, este no es considerado un equivalente funcional del tallo aéreo en cuanto al soporte mecánico de las hojas (Pérez-Harguindeguy et al, 2013) por lo que se realizó esta simplificación que, aunque es botánicamente incorrecta porque no se trata estrictamente de un “tallo”, tiene más sentido a la hora de comparar funciones y estrategias de plantas. Por otro lado, el cálculo de área foliar fue diferente para Pteridófitas con microfilos, hojas simples u hojas compuestas. Para el cálculo de área foliar en Pteridófitas con hojas simples o microfilos se midió el área foliar de la estructura completa (hoja o micrófilo) (Apéndice, Foto A2) (ejemplos: *Elaphoglossum gayanum*, *Lycopodium clavatum*, *Phlegmariurus saururus*, *Pleopeltis pinnatifida*). En las Pteridófitas con hojas compuestas (ejemplos: *Adiantum raddianum*, *Cheilanthes buchtienii*, *Pellaea ternifolia*) se realizó la medición de manera similar al protocolo seguido para Espermatófitas de hojas compuestas, midiendo el área foliar en toda la fronde sin raquis. Además, a las mismas hojas se les midió el área foliar del último segmento y el área foliar en toda la fronde incluyendo el raquis (Apéndice, Foto A2). Debido a que todas las formas de medir área foliar seguían el mismo patrón y se relacionaban de forma similar con las otras variables, y para mayor comparabilidad con bases de datos de Espermatófitas, se eligió el área foliar de toda la fronde sin raquis para las comparaciones. En algunos casos particulares, se tuvieron que establecer ciertos criterios *ad hoc* para la medición, por ejemplo, para *Equisetum giganteum*, que presenta hojas reducidas no fotosintetizantes, se tomaron para el cálculo de área foliar del último segmento, masa foliar por área, contenido de materia seca foliar y fuerza tensil foliar a una de las “ramas infértiles” que sobresalen de cada nudo y se incluyó conjuntamente una sección del entrenudo del tallo fotosintetizante (Apéndice, Foto A2). En el caso de fuerza

tensil foliar (N/mm), las especies *Myriopteris myriophylla* y *Lycopodium clavatum* presentaban segmentos y micrófilos, respectivamente, demasiado pequeños para el aparato de medición establecido por Pérez-Harguindeguy et al. (2013), por lo que este carácter no pudo ser medido en ellas.

Para la medición a campo y la extracción de valores de bases de datos preexistentes, se procuró obtener el número ideal de réplicas sugerido en la literatura, pero no en todos los casos fue posible. Para el caso de altura de la planta adulta se usaron 10 réplicas por especie, excepto en los casos de *Adiantopsis chlorophylla* donde se usaron 4, *Asplenium resiliens* y *Lycopodium clavatum* donde se usaron 9, *Ligustrum lucidum* donde se usaron 6, y *Cotoneaster franchetii* donde se usó 1. Para densidad específica de tallo se utilizaron 5 réplicas por especie, excepto en los casos de *Ligustrum lucidum* donde se usaron 4, *Polylepis australis* y *Ruprechtia apetala* donde se usaron 3, y *Cotoneaster franchetii* y *Deinacanthon urbanianum* donde se usó 1. Para área foliar en todas sus variantes (Área foliar, Área foliar del último segmento, Área Foliar incluyendo el raquis), masa foliar por área y contenido de materia seca foliar se utilizaron 5 réplicas por especie excepto en los casos de *Adiantopsis chlorophylla*, *Asplenium gilliesii* donde se usaron 4, *Celtis tala* donde se usaron 3 (solo para contenido de materia seca foliar), *Cotoneaster franchetii* y *Deinacanthon urbanianum* donde se usó 1. Por último, para el caso de *Lycopodium clavatum* se usaron 4 réplicas en la medición de Masa foliar por área y Contenido de materia seca foliar. Para la medición de Fuerza tensil foliar se usaron 25 réplicas por especie (5 hojas por réplica (individuo), 5 réplicas por especie), excepto para el caso de *Adiantopsis chlorophylla*, *Adiantum raddianum* donde se usaron 20, para *Amauropelta argentina* y *Celtis tala* donde se usaron 21, *Asplenium gilliesii*, *Austroblechnum penna-marina*, *Elaphoglossum gayanum* donde se usaron 10, para *Ruprechtia apetala* donde se usaron 9, *Polylepis australis* y *Ligustrum lucidum* donde se usaron 6, *Asplenium resiliens* donde se usaron 5 y para *Cotoneaster franchetii*, *Deinacanthon urbanianum*, *Cortaderia speciosa* donde se usó 1.

Determinación de la tasa de descomposición

La descomponibilidad (o tasa de descomposición en jardín común, Cornelissen 1996, Cornelissen et al. 1999, Pérez-Harguindeguy et al. 2013) es una función que, al igual que la tasa de crecimiento relativo, captura el efecto a nivel de ecosistema de una especie individual, medida en condiciones comparables entre especies. Se determinó la descomponibilidad de 19 especies de Pteridófitas, y 9 especies de Espermatófitas ((8

especies de Angiospermas (6 Eudicotiledóneas, 2 Monocotiledóneas) y 1 especie de Gimnosperma). Para ello, primero se recolectó la hojarasca senescente de las especies entre mayo y agosto de 2022 en diversos sitios de las sierras de Córdoba. La hojarasca fue conservada en bolsas de papel a temperatura ambiente para su secado al aire. Posteriormente, se utilizó la técnica de bolsas de hojarasca empleando un material de nylon de malla de 0,3 mm (*litter-bags technique*, Cornelissen 1996, Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Se colocó aproximadamente 1 gramo de hojarasca de cada especie con 10 réplicas por especie, excepto para el caso de las especies *Adiantum raddianum*, *Blechnum auriculatum*, *Phlegmariurus saururus*, *Pleopeltis pinnatifida*, *Polystichum pycnolepis* donde se usaron 9 réplicas, *Gaga marginata* donde se usaron 7 réplicas, *Amauropelta argentina* donde se usaron 6 réplicas, y *Equisetum giganteum* donde se usó 1 réplica. En las Pteridófitas se definió como hojarasca a toda la fronde incluyendo esporangios, pecíolo y raquis. Posteriormente, las bolsas fueron incubadas bajo las mismas condiciones, de manera simultánea en los llamados jardines comunes o cama de descomposición durante 13 semanas (5 de enero 2023 – 6 de abril 2023) (Apéndice, Foto A1). Las bolsas se colocaron sobre la superficie del suelo desnudo y se las cubrió con la capa de la hojarasca previamente removida; además se utilizó en el sitio elegido tela gallinera sostenida con estacas para, de esta manera, evitar el daño o la pérdida de las muestras por aves y pequeños mamíferos. Luego se realizó un riego inicial y a partir de allí las muestras fueron sometidas a las condiciones naturales del clima (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Pasadas las 13 semanas, las bolsas fueron recolectadas y conservadas en heladera a -14 °C hasta su procesamiento. Según el estado de cada muestra, las bolsas se limpiaron con agua o en seco con pincel para remover partículas de suelo o cualquier otro material que pudiera haber quedado adherido: luego, la hojarasca contenida en las bolsas fue transferida a sobres de papel, los cuales se colocaron en estufa a 60 °C hasta alcanzar un peso constante. La hojarasca se pesó (i.e., peso seco final) y se determinó la tasa de descomposición través del cálculo de porcentaje de pérdida de peso seco de la hojarasca a través de la siguiente fórmula:

$$\text{Descomposición foliar (\%PPS)} = [(1 - (\text{peso seco final} / \text{peso seco inicial}))] \times 100$$

Finalmente, además de las especies a las que se les midió descomposición, se recuperó el dato de descomposición foliar de una especie de helecho epífita o saxícola *Elaphoglossum gayanum* a partir de experimentos anteriores realizados bajo condiciones comparables por el equipo de investigación, la cual fue añadida al análisis.

Análisis de datos

Se realizaron análisis de correlación de Pearson evaluando los promedios de las variables de a pares para probar si existían relaciones entre los caracteres asociados a la dimensión de tamaño (altura de la planta adulta, densidad específica de tallo, área foliar) y entre los caracteres asociados a la dimensión de uso de recursos (masa foliar por área, contenido de materia seca foliar y fuerza tensil foliar). Cuando las variables no cumplían el supuesto de normalidad se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman.

Por otro lado, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para analizar el espacio morfofuncional ocupado por Pteridófitas y Espermatófitas con los promedios por especie de las variables: altura, densidad específica de tallo, área foliar, masa foliar por área, contenido de materia seca y fuerza tensil foliar. Además, se realizaron análisis de la varianza (ANOVA) para evaluar si existían diferencias significativas en la descomponibilidad entre grupos taxonómicos, y entre especies dentro del grupo de Pteridófitas, con previa verificación de los supuestos de normalidad y heterogeneidad de varianzas. Cuando las diferencias resultaron significativas ($P < 0,05$), se realizaron comparaciones a posteriori utilizando el Test de Tukey. Cuando los supuestos mencionados no se cumplieron, se realizaron pruebas con modelos lineales generalizados mixtos (MGLM).

Finalmente, se realizaron análisis de correlación de Pearson evaluando los promedios de las variables de a pares, para probar si existían relaciones entre los caracteres funcionales relacionados al LES (masa foliar por área, contenido de materia seca foliar, fuerza tensil foliar) y la tasa de descomposición. Cuando las variables no cumplían el supuesto de normalidad se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman. Todos los análisis se realizaron utilizando el paquete estadístico InfoStat v. 2020 (Di Rienzo et al. 2010).

Tabla 1: Características de las especies de Pteridófitas y Espermatófitas utilizadas en el estudio. P: Pteridófitas, E: Espermatófitas.

Especie	Abreviatura	Grupo	Familia	Linaje	Hábitat
<i>Adiantopsis chlorophylla</i>	ADICHL	P	<i>Pteridaceae</i>	<i>Polypodiales</i>	Terrestre
<i>Adiantum raddianum</i>	ADIRAD	P	<i>Pteridaceae</i>	<i>Polypodiales</i>	Terrestre o saxícola
<i>Adiantum thalictroides</i> var. <i>Hirsutum</i>	ADITHA	P	<i>Pteridaceae</i>	<i>Polypodiales</i>	Terrestre o saxícola
<i>Amauropelta argentina</i>	AMAARG	P	<i>Thelypteridaceae</i>	<i>Polypodiales</i>	Terrestre
<i>Anemia australis</i>	ANEAUS	P	<i>Anemiaceae</i>	<i>No Polypodiales</i>	Terrestre o saxícola
<i>Asplenium gilliesii</i>	ASPGIL	P	<i>Aspleniaceae</i>	<i>Polypodiales</i>	Terrestre
<i>Asplenium resiliens</i>	ASPRES	P	<i>Aspleniaceae</i>	<i>Polypodiales</i>	Terrestre o saxícola
<i>Austroblechnum penna-marina</i>	AUSPEN	P	<i>Blechnaceae</i>	<i>Polypodiales</i>	Terrestre
<i>Blechnum auriculatum</i>	BLEAUR	P	<i>Blechnaceae</i>	<i>Polypodiales</i>	Terrestre
<i>Cheilanthes buchtienii</i>	CHEBUC	P	<i>Pteridaceae</i>	<i>Polypodiales</i>	Terrestre o saxícola
<i>Cystopteris diaphana</i>	CYSDIA	P	<i>Cystopteridaceae</i>	<i>Polypodiales</i>	Terrestre o saxícola
<i>Elaphoglossum gayanum</i>	ELAGAY	P	<i>Dryopteridaceae</i>	<i>Polypodiales</i>	Saxícola o epífita
<i>Equisetum giganteum</i>	EQUGIG	P	<i>Equisetaceae</i>	<i>No Polypodiales</i>	Palustre
<i>Gaga marginata</i>	GAGMAR	P	<i>Pteridaceae</i>	<i>Polypodiales</i>	Terrestre o saxícola
<i>Lycopodium clavatum</i>	LYCCLA	P	<i>Lycopodiaceae</i>	<i>Lycopodiales</i>	Terrestre o saxícola
<i>Myriopteris myriophylla</i>	MYRMYR	P	<i>Pteridaceae</i>	<i>Polypodiales</i>	Terrestre o saxícola
<i>Pellaea ternifolia</i>	PELTER	P	<i>Pteridaceae</i>	<i>Polypodiales</i>	Saxícola
<i>Phlegmariurus</i>	PHLSAU	P	<i>Lycopodiaceae</i>	<i>Lycopodiales</i>	Terrestre o saxícola

<i>saururus</i>					
<i>Pleopeltis pinnatifida</i>	PLEPIN	P	<i>Polypodiaceae</i>	<i>Polypodiales</i>	Terrestre o epífita
<i>Polystichum montevidense</i>	POLMON	P	<i>Dryopteridaceae</i>	<i>Polypodiales</i>	Terrestre
<i>Polystichum pycnolepis</i>	POLPYC	P	<i>Dryopteridaceae</i>	<i>Polypodiales</i>	Terrestre
<i>Pteridium esculentum var. arachnoideum</i>	PTEESC	P	<i>Dennstaedtiaceae</i>	<i>Polypodiales</i>	Terrestre
<i>Serpocaulon lasiopus</i>	SERLAS	P	<i>Polypodiaceae</i>	<i>Polypodiales</i>	Saxícola o epífita
<i>Woodsia montevidensis</i>	WOODMON	P	<i>Woodsiaceae</i>	<i>Polypodiales</i>	Terrestre o saxícola
<i>Araucaria angustifolia</i>	ARAANG	E	<i>Araucariaceae</i>	<i>Araucariales</i>	Terrestre
<i>Celtis tala</i>	CELTAL	E	<i>Cannabaceae</i>	<i>Rosales</i>	Terrestre
<i>Cortaderia speciosa</i>	CORSPE	E	<i>Poaceae</i>	<i>Poales</i>	Terrestre
<i>Cotoneaster franchetii</i>	COTFRA	E	<i>Rosaceae</i>	<i>Rosales</i>	Terrestre
<i>Deinacanthon urbanianum</i>	DEIURB	E	<i>Bromeliaceae</i>	<i>Poales</i>	Terrestre
<i>Ligustrum lucidum</i>	LIGLUC	E	<i>Oleaceae</i>	<i>Lamiales</i>	Terrestre
<i>Magnolia grandiflora</i>	MAGGRA	E	<i>Magnoliaceae</i>	<i>Magnoliales</i>	Terrestre
<i>Polylepis australis</i>	POLAUS	E	<i>Rosaceae</i>	<i>Rosales</i>	Terrestre
<i>Ruprechtia apetala</i>	RUPAPE	E	<i>Polygonaceae</i>	<i>Polygonales</i>	Terrestre

**Resu
ltado
s
Carac
tere
s
morf
ofun
cion
ales
de
Pteri
dófit
as y
Espe
rmat
ófit
as del
cent
ro
de
Arge
ntin
a**

E

xiste

un amplio rango de variación en cada uno de los caracteres morfofuncionales elegidos en Pteridófitas; por ejemplo, dentro del carácter área foliar encontramos a la Licófitas *Lycopodium clavatum* con el valor extremo mínimo y al helecho *Polystichum montevidense* con el valor extremo máximo (Apéndice, Tabla A2). En cuanto a los

caracteres determinantes de la dimensión de tamaño del espectro global de forma y función de las plantas, las Pteridófitas con mayores alturas presentaron menores densidades de tallo como así también mayores áreas foliares. Este patrón no se cumple en el grupo de helechos *Polypodiales* ni dentro de helechos no *Polypodiales* y *Lycopodiales*. No se encontraron asociaciones significativas entre las variables asociadas a tamaño para el conjunto de especies (Pteridófitas + Espermatófitas) (Tabla 2).

Con respecto a los caracteres asociados al uso de recursos (LES), tanto para el conjunto de Espermatófitas y Pteridófitas como para las Pteridófitas en particular, las especies con mayor masa foliar por área tuvieron mayor dureza foliar. Este patrón se cumple también en helechos *Polypodiales* pero no se cumple dentro del grupo de no *Polypodiales* y *Lycopodiales*. Sin embargo, no aparecieron asociaciones significativas entre el contenido de materia seca foliar con masa foliar por área o la fuerza tensil foliar en ninguno de los conjuntos evaluados (Tabla 2).

Tabla 2: Tabla de correlación entre caracteres morfofuncionales entre todas las especies (Pteridófitas y Espermatófitas) y entre Pteridófitas. Se indican los coeficientes de Spearman (r), el nivel de significancia (p) y el número de especies incluidas en el análisis (n).

Caracteres asociados a la dimensión de tamaño				
	<i>Todas las especies</i>	<i>Pteridófitas</i>	<i>Helechos Polypodiales</i>	<i>Helechos no Polypodiales y Lycopodiales</i>
Altura (cm) x Densidad específica de tallo (g/ml)	r: 0,22 p: 0,25 n: 29	r: -0,45 p: 0,03* n: 22	r: -0,34 p: 0,17 n: 18	r: -0,78 p: 0,22 n: 4
Altura (cm) x Área foliar (mm ²)	r: 0,21 p: 0,29 n: 26	r: 0,74 p: 0,002** n: 19	r: 0,7 p: 0,07 n: 16	r: 1 p: 0,16 n: 3
Densidad específica de tallo (g/ml) x Área foliar (mm ²)	r: -0,32 p: 0,11 n: 26	r: -0,20 p: 0,400 n: 19	r: -0,18 p: 0,49 n: 16	r: -0,5 p: 0,48 n: 3
Caracteres asociados a la dimensión de uso de recursos				
	<i>Todas las especies</i>	<i>Pteridófitas</i>	<i>Helechos Polypodiales</i>	<i>Helechos no Polypodiales y Lycopodiales</i>
Masa foliar por área (mg/mm ²) x Contenido de materia seca foliar (mg/g)	r: 0,28 p: 0,16 n: 26	r: 0,24 p: 0,28 n: 21	r: 0,4 p: 0,11 n: 17	r: -0,81 p: 0,19 n: 4
Masa foliar por área (mg/mm ²) x Fuerza tensil foliar (N/mm)	r: 0,79 p<0,0001*** n: 26	r: 0,81 p<0,0001*** n: 19	r: 0,8 p: 0,002** n: 16	r: 0,98 p: 0,13 n: 3
Contenido de materia seca foliar (mg/g) x Fuerza tensil foliar (N/mm)	r: 0,15 p: 0,46 n: 24	r: 0,07 p: 0,76 n: 19	r: 0,16 p: 0,54 n: 16	r: -0,77 p: 0,44 n: 3

Ubicación de las Pteridófitas en el espectro morfofuncional en relación a las Espermatófitas

En el análisis de componentes principales la mayor parte de la variabilidad de los datos están explicados en el eje 1 (40,9%) el cual se relaciona con las variables de tamaño: altura y densidad específica de tallo, mientras que en el eje 2 las variables explicativas fueron las asociadas al espectro económico foliar: masa foliar por área y fuerza tensil foliar. Las Pteridófitas aparecen desplazadas hacia los extremos izquierdo del eje 1 e inferior del eje 2 del PCA. Así, presentaron valores bajos de altura y densidad específica de tallo, así como valores bajos de masa foliar por área y fuerza tensil foliar. Por su parte, las Espermatófitas se separaron en dos grupos. Un grupo representado por las Eudicotiledóneas, con valores más altos que los de las Pteridófitas para altura, densidad específica de tallo. Este grupo no se diferenció de las Pteridófitas en los valores de masa foliar por área y fuerza tensil foliar. El otro grupo, representado por las Monocotiledóneas, presentó valores intermedios entre las Pteridófitas y las Eudicotiledóneas para altura y densidad específica de tallo pero presentó valores más altos que Pteridófitas y Eudicotiledóneas para fuerza tensil foliar y masa foliar por área (Fig. 1, Tabla 3).

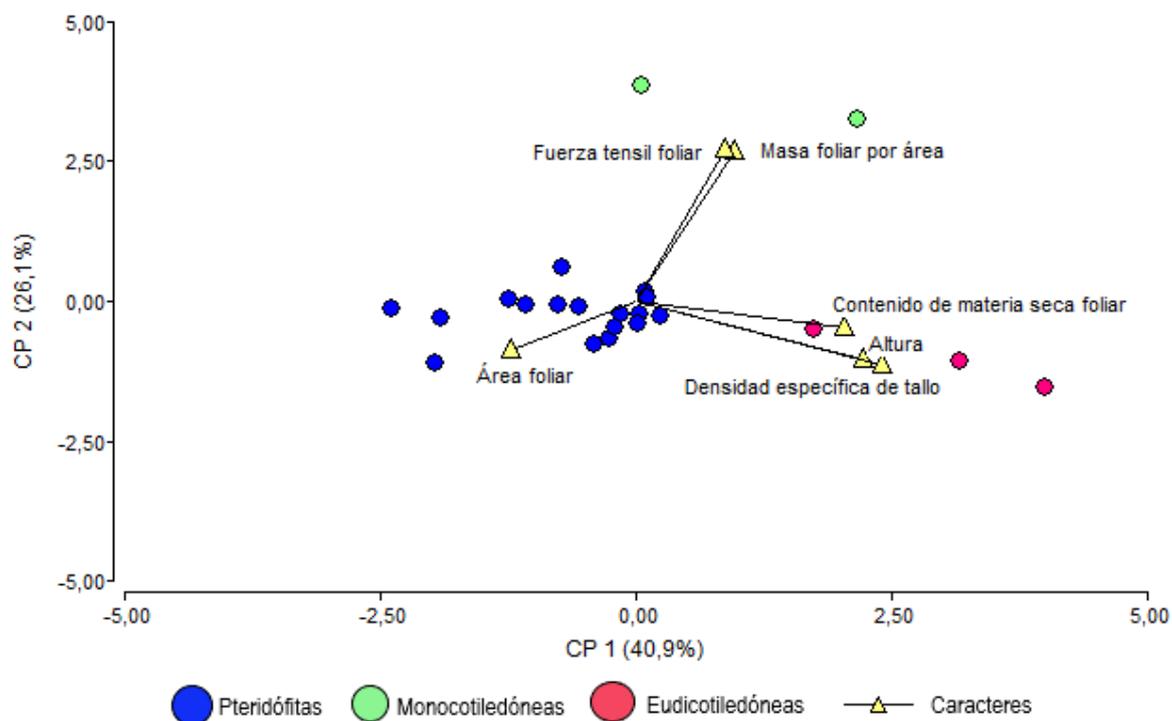


Figura 1: Análisis de componentes principales (PCA) que representa el espacio morfofuncional ocupado por Pteridófitas y Espermatófitas.

Variables	Eje 1 (40,9%)	Eje 2 (26,1%)
Altura (cm)	0,52	-0,24
Densidad específica de tallo (g/ml)	0,57	-0,27
Área foliar (mm ²)	-0,29	-0,21
Masa foliar por área (mg/mm ²)	0,23	0,64
Contenido de materia seca foliar (mg/g)	0,48	-0,11
Fuerza tensil foliar (N/mm)	0,21	0,64

Tabla 3: Caracteres morfofuncionales en los primeros dos ejes del análisis de componentes principales (PCA) entre especies de Pteridófitas y Espermatófitas. Se muestra el porcentaje de varianza explicado por cada eje del PCA. Los valores en las filas corresponden a las correlaciones de cada variable con los ejes, los más altos se marcan en negrita.

Descomponibilidad y caracteres del espectro económico foliar

Las Pteridófitas se descompusieron aproximadamente 20% más lentamente que las Espermatófitas (Fig.2). Dentro de Pteridófitas, existieron diferencias en la descomponibilidad entre especies, pero no se encontraron diferencias significativas en la descomponibilidad entre los linajes *Polypodiales*, *No polypodiales* y *Lycopodiales* (Apéndice, Fig. A1 a y b). A su vez, las Pteridófitas presentaron tasas de descomposición significativamente menores que Eudicotiledóneas y Monocotiledóneas pero no se diferenciaron de la gimnosperma *Araucaria angustifolia* (Apéndice, Fig A1 c y d).

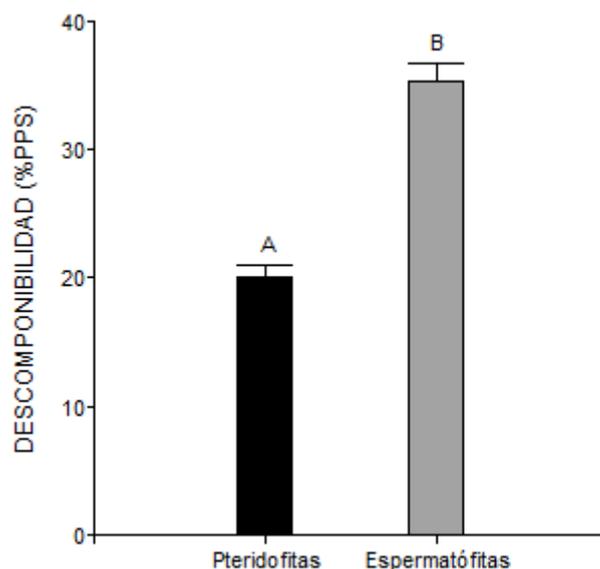
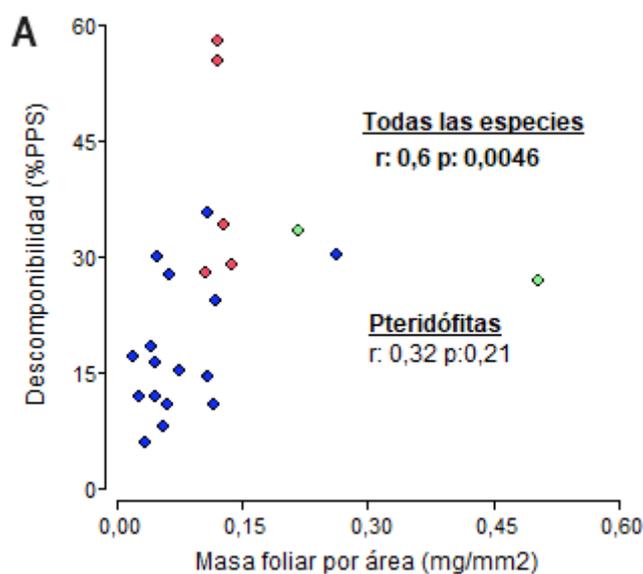


Figura 2. Diferencias en tasas de descomposición (%PPS= porcentaje de pérdida de peso seco) entre Espermatófitas y Pteridófitas. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0,05$).

Con respecto a la relación entre el patrón de descomponibilidad y los caracteres del LES, sólo cuando se incluyeron todas las especies (Pteridófitas+Espermatófitas) se observó que las especies con mayor masa foliar por área se descompusieron más rápido (Fig. 3A). No se encontraron relaciones entre descomponibilidad y caracteres del LES en Pteridófitas (Fig. 3B,C) y en Pteridófitas excluyendo a *Lycopodiales* y *No polypodiales* (Apéndice, Tabla A3).



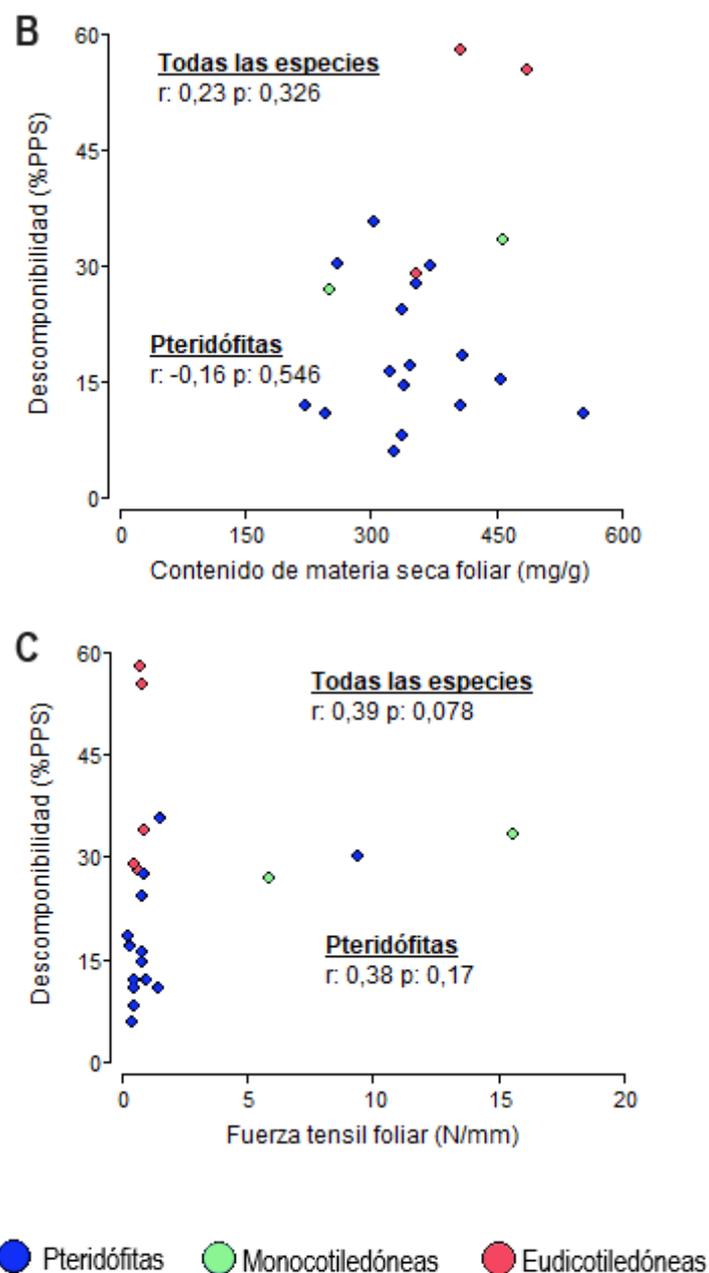


Figura 3: Diagramas de dispersión entre descomponibilidad y caracteres morfofuncionales relacionados al LES (espectro económico foliar) **A.** Masa foliar por área **B.** Contenido de materia seca foliar **C.** Fuerza tensil foliar. Se muestran los valores de coeficientes de correlación de Pearson (sólo para la relación de descomponibilidad con contenido de materia seca foliar) y Spearman (r) y el nivel de significancia (p) para el conjunto de especies (Pteridófitas + Espermatófitas) y para Pteridófitas. %PPS: Porcentaje de pérdida de peso seco.

Discusión

En el presente estudio, las especies de Pteridófitas del centro de Argentina elegidas presentaron correlaciones entre caracteres morfofuncionales similares a las reportadas

entre Espermatófitas, lo que apunta a reglas ecofisiológicas/biomecánicas que se cumplirían sin importar el grupo taxonómico. Al mismo tiempo y tal como esperábamos, se diferenciaron parcialmente de las Espermatófitas en el espacio morfofuncional, mostrando valores bajos en el eje de tamaño y caracteres relativamente adquisitivos en el eje de uso de recursos. Estas características podrían relacionarse con los hábitats en los que evolucionaron tanto la mayoría de los helechos actuales (Schneider et al. 2004, Schuttpeltz & Pryer 2009, Testo & Sundue 2016) como algunas licófitas (Bauret et al. 2018, Testo et al. 2018) y donde actualmente se desarrollan las especies incluidas en esta tesina (en su mayoría de hábitos terrestres), principalmente en sotobosques, roquedales sombríos y húmedos. Con respecto a la descomposición de las Pteridófitas, tal como esperábamos, fue menor que la de Espermatófitas, pero no se relacionó con ninguna variable del espectro económico foliar. Esto implicaría que, tal como han sugerido estudios previos, la baja descomposición de las Pteridófitas estaría explicada por variables diferentes, probablemente relacionadas con la química de la hojarasca, a las que explican la descomposición de otros linajes.

¿Existen síndromes entre caracteres morfofuncionales en Pteridófitas?

La coordinación encontrada entre valores de caracteres morfofuncionales en las Pteridófitas analizadas es consistente con lo que describen las teorías ecofisiológicas previamente reportadas en la literatura para Espermatófitas, así como con los patrones encontrados para Pteridófitas en otras floras (Westoby et al. 2002, Díaz et al. 2004, 2016, Lin et al. 2020, Gorné et al. 2022, Li et al. 2022). La relación negativa entre altura y densidad de tallo podría explicarse gracias al compromiso existente entre supervivencia o longevidad y crecimiento. Así, las especies con bajas densidades de tallo presentan un rápido crecimiento a bajo costo de construcción, mientras que las especies con altas densidades de tallo, aunque crecen a una tasa más lenta presentan mayor supervivencia y resistencia ante ataque de patógenos y herbívoros (Loehle 1988, Gartner 1995). Estas asociaciones apuntarían a la existencia de síndromes conservadores o adquisitivos a nivel de toda la planta, no sólo a nivel de hojas (Reich 2014). La asociación negativa entre altura y densidad específica de tallo, por otro lado, va en contra del patrón general positivo reportado por Díaz et al. (2016). Esto se explicaría por las diferentes escalas de variación entre ambos estudios. En el caso de Díaz et al. (2016), la comparación es entre especies que difieren en altura entre milímetros y decenas de metros y entre especies anuales y

algunas que viven cientos de años o más. En el caso de la presente tesina, el rango de variación de altura oscila entre pocos cm hasta algo más de un metro. Además, en el establecimiento del patrón negativo entre altura y densidad específica de tallo parecen ser muy importantes las *Lycopodiales* y *No polypodiales*, ya que cuando se excluyen del análisis la relación desaparece. Dentro de estos grupos hay especies con tamaños extremos, por ejemplo en *Lycopodiales* la licófito *Lycopodium clavatum* es la de menor altura entre todas las Pteridófitas, mientras que en el grupo de *No polypodiales* la especie *Equisetum giganteum* es la segunda especie de mayor altura entre Pteridófitas.

La asociación encontrada entre altura y área foliar se asocia a que estos dos caracteres son importantes en la competencia por la luz y permiten que las especies con mayores tamaños totales y mayores áreas foliares alcancen más la luz (Repková et al. 2009, Liu et al. 2010). Este patrón entre tamaño total y tamaño de hoja, aunque suele cumplirse, es poco consistente en la bibliografía en general. El patrón encontrado coincide con el reportado a nivel global por Díaz et al. (2016), donde hay una asociación positiva, entre estatura y tamaño de hoja. Nuevamente, cuando eliminamos a las *Lycopodiales* y *No polypodiales* del análisis el patrón desaparece, probablemente por los valores extremos en caracteres dentro de estos grupos.

Por último, la relación positiva entre la masa foliar por área y fuerza tensil foliar también ha sido reportada previamente para Espermatófitas del centro de Argentina, particularmente de la región chaqueña (Gorné et al. 2022) y es acorde a los compromisos reportados en la teoría del LES. Uno de los factores más importantes por detrás de esta relación es el espesor relativo de las paredes celulares con respecto al citoplasma (relación célula:pared) y el espesor total de la hoja. Estos espesores impactan en la resistencia estructural de la hoja (y por lo tanto en la fuerza tensil y en la longevidad foliar) y se espera modifiquen el contenido de materia seca (al modificar la relación célula:pared, siendo que las paredes contienen más materia seca que el citoplasma), y la masa foliar por área (al cambiar la densidad del tejido y su espesor) (Onoda et al. 2004, Gorné et al. 2022). Sin embargo, a pesar de existir una relación entre masa foliar por área y fuerza tensil, en este estudio el contenido de materia seca no se correlacionó con las mismas variables ni en Pteridófitas ni en el conjunto total de especies. Esto podría deberse al bajo número de casos utilizados en este estudio. De manera similar, en otro trabajo (Viana & Dalling 2022) se encontró que el contenido de materia seca no se relacionó con otros rasgos económicos

foliares entre Pteridófitas y sus razones no fueron evaluadas. Este aspecto debería ser considerado y reevaluado en futuros estudios.

Pteridófitas en el espacio morfofuncional: ¿Cómo se ubican respecto a las Espermatófitas?

Si bien, tal como se discutió más arriba, las Pteridófitas aparecieron desplazadas en el espacio morfofuncional, esto fue porque estuvieron principalmente desplazadas en el eje de tamaño. Esto es similar a lo encontrado por Díaz et al. (2016) y lo refuerza, ya que en este caso se utilizó un número de Pteridófitas comparativamente mucho mayor. Los valores bajos en altura y en densidad específica de tallo podrían indicar menores capacidades de crecimiento y baja inversión de carbono en la estructura del tallo y en toda la planta en general. Con respecto al eje LES o de uso de recursos, a diferencia de lo predicho bajo la Hipótesis 1b, las Pteridófitas se encontraron desplazadas hacia un extremo más bien adquisitivo, sobre todo con respecto a las Monocotiledóneas, con valores de masa foliar por área y dureza foliar comparativamente bajos. Posiblemente estas características son acordes a los hábitats en los que se desarrollan las Pteridófitas, y en particular en esta tesina las Pteridófitas terrestres (sotobosques, grietas, hábitats sombríos y húmedos). Estas mismas características podrían haber sido adoptadas durante la diversificación de las Pteridófitas modernas en los hábitats brindados por los bosques de Angiospermas en el Cretácico (Schneider et al 2004). Uno de los caracteres más estudiados en Pteridófitas es la masa foliar por área y se ha reportado en varios estudios que la misma está entre las más bajas dentro de todas las plantas vasculares (Karst & Lechowicz 2007, Tosens et al. 2016). Según nuestros resultados, la masa foliar por área de Pteridófitas no se diferenció de Eudicotiledóneas, pero fué más baja que en Monocotiledóneas. Esto podría deberse, además, a características anatómicas propias del grupo, como la baja conductancia del mesófilo al CO₂ en Pteridófitas, asociado probablemente una selección direccional a favor de láminas delgadas, lo que resultaría en bajo espesor y bajo contenido de materia seca foliar en este grupo (ambos son componentes de la masa foliar por área) y, relacionado a esto, baja fuerza tensil foliar. Otras características anatómicas que podrían relacionarse a estas características adquisitivas son la baja conductancia hídrica del sistema vascular, como también a la dependencia de la sombra para la germinación de esporas en ciertos géneros (Tosens et al. 2016, Dani et al. 2021). A pesar de aportes como el presente trabajo, los estudios de caracteres funcionales de Pteridófitas son aún escasos (Mehltreter et al.

2010, Tosens et al. 2016), por lo que se requiere un mayor esfuerzo para entender los mecanismos detrás de estos patrones en este grupo de plantas.

Tasa de descomposición en Pteridófitas

Tal como proponía la Hipótesis 2A, las Pteridófitas exhibieron una menor descomposición respecto a Espermatófitas, en coincidencia con lo encontrado en estudios previos (Pérez-Harguindeguy et al. 2000, Allison & Vitousek 2004). Sin embargo, esta menor descomposición no fue explicada por una estrategia conservadora por parte de las Pteridófitas. Tal como se menciona en la Introducción, existen resultados contradictorios con respecto al patrón de descomposición de las Pteridófitas con respecto a las Espermatófitas, y también con respecto a las causas de ese patrón (ver Pérez-Harguindeguy et al. 2000, Amatangelo & Vitousek 2009, Lin et al. 2020, pero también Shiels 2006).

Aunque se ha demostrado consistentemente que el rango de valores de masa foliar por área en Pteridófitas cae en el extremo más bajo del rango de valores encontrados en Espermatófitas (Niinemets 1999, Wright et al. 2005, Poorter et al. 2009, Tosens et al. 2016), tanto para especies de sotobosques como para aquellas que crecen en ambientes soleados (Brach et al. 1993, Oikawa et al. 2004, Karst & Lechowicz 2007), aquí encontramos que, a pesar de presentar valores similares de inversión foliar que Eudicotiledóneas (masa foliar, fuerza tensil), las Pteridófitas se descomponen más lentamente. Podrían existir otros componentes tanto de la planta verde como de la hojarasca (relación C/N, contenido de lignina, componentes persistentes del metabolismo secundario) que expliquen este resultado. En este trabajo, la hojarasca de Pteridófitas estuvo compuesta por la lámina de la hoja, raquis, pecíolo y esporangios. La influencia de estos componentes puede tener impacto en la tasa de descomposición en relación a la hojarasca de Espermatófitas, la cual sólo estuvo compuesta por láminas. Un aspecto a detallar es que ciertas especies particulares con altos valores de masa foliar por área y fuerza tensil foliar presentaron también altos valores de descomponibilidad, como el helecho *Equisetum giganteum* y la licofita *Phlegmariurus saururus* y las Espermatófitas *Celtis tala* y *Ruprechtia apetala*. Cuando se excluye del análisis general a las especies de *Lycopodiales* y *No polypodiales* (donde se encuentran las dos especies de Pteridófitas mencionadas), el patrón se mantiene pero es más débil. Aunque existe escasa bibliografía que aborde la descomposición de helechos, se ha documentado que especies del género *Equisetum* sp., las cuales aquí mostraron altas tasas relativas de

descomposición, pueden actuar como acumuladores de nutrientes (Auclair 1979, Marsh et al. 2000), los cuales pueden persistir en la hojarasca y darles la capacidad de descomponerse más rápidamente que otras especies. Esta mayor tasa de descomposición de *Equisetum* también se ha demostrado en ambientes acuáticos (Danell & Sjöberg 1979). Se argumenta que existe una rápida mineralización de la hojarasca de *Equisetum* (es decir, transformación de nutrientes acumulados en la hojarasca a formas inorgánicas que puedan ser absorbidas por plantas y microorganismos) cuyos mecanismos no se conocen del todo, pero se hipotetiza que pueden estar dados por la baja concentración de lignina en su tejido (Hauke 1978, Marsh et al. 2000), la alta concentración de nutrientes y cuestiones relativas a la morfoanatomía propia de *Equisetum*, que facilitarían su tasa de ruptura, debido a la presencia de nodos, ramificaciones y espacios internos (Danell & Sjöberg, 1979).

En este sentido, podríamos pensar que dentro de las Pteridófitas exista cierta paradoja, ya que, aunque existen especies como *Equisetum* que presentan caracteres conservadores típicos de especies “lentas” (alta fuerza tensil foliar, alta masa foliar por área), se descomponen como especies adquisitivas o “rápidas”. Estos resultados parecen contradecir lo que se ha reportado en otros trabajos, donde el síndrome conservador se relaciona negativamente con la descomposición en este grupo (Lin et al. 2020), por lo que incorporar más especies podría ser útil para confirmar estas tendencias.

Conclusión

En concordancia con la primera hipótesis de esta tesina, las Pteridófitas estudiadas presentaron coordinaciones entre valores de caracteres similares a las reportadas para Espermatófitas, tanto en caracteres relacionados con el eje de variación de tamaño como en caracteres relacionados con el eje de variación de uso de recursos (LES). Las Pteridófitas se encontraron desplazadas en el espacio morfofuncional hacia un extremo de menores tamaños, tal como se esperaba según la hipótesis 1b. Sin embargo, a diferencia de lo predicho, las Pteridófitas no aparecieron como particularmente conservadoras en el eje de variación de uso de recursos (LES). En parcial acuerdo con la segunda hipótesis, las Pteridófitas se descompusieron a una tasa más baja que las Espermatófitas, pero esta lenta descomposición no estuvo asociada a ninguno de los caracteres relacionados con el uso de recursos (LES).

Consideraciones finales

Este trabajo se considera un primer acercamiento hacia el estudio ecológico y funcional en las especies de Pteridófitas del centro de Argentina. Es importante remarcar la relevancia de incorporar este grupo de plantas en las discusiones ecológicas y comparaciones con las Espermatófitas con las cuales coexisten, ya que las Pteridófitas representan un punto fundamental en la evolución de las plantas, con características únicas.

La importancia de estos estudios no sólo radica en el conocimiento de base para la incorporación a bases de datos a nivel global o como fundamento para políticas de conservación de este rico grupo de plantas a nivel regional o global, sino también porque, debido a sus características particulares, un cambio importante en el ensamble de especies de Pteridófitas o entre Pteridófitas y Espermatófitas puede llegar a impactar en los ciclos biogeoquímicos y de dinámica de nutrientes en los sistemas donde son dominantes (Lin et al. 2020).

Agradecimientos

Gracias a mis directoras Sandra y Natalia por el apoyo, por la paciencia, por enseñarme, por confiar en mí y en la idea del trabajo. Sin ellas nada de esto podría haberse concluído. Así como también a los becarios y personal del IMBIV que me recibieron, enseñaron y acompañaron en el procesamiento, en particular Euge y Gon, como a los profes de la cátedra de Biogeografía y Ecología de Comunidades y Ecosistemas. Gracias Juli, Franco y Emi por acompañarme en los viajes de campo y Meli Giorgis por llevarme varias veces al campo y enseñarme a identificar y seleccionar todas las especies de Pteridófitas que incluimos en el trabajo.

Gracias a mi familia, Andrea, Gabriel y mis nonos Maria Elena y Carlos por su apoyo y amor incondicional, sin ellos el sueño de ser Bióloga no sería posible.

Gracias a mis amigas de siempre: Jenifer, Brenda, Estefanía y Yamila por tantos años de amistad como también a los amigos que hice en el camino y que lo hicieron tan bonito: Sofi, Cande, Juli, Lucas, Franco, Cami, Pachu, Manu, Pedro, Emi, etc.

Y gracias a la Universidad Nacional de Córdoba, pública, gratuita y de calidad.

Si pudiera volver el tiempo atrás no tengo dudas que volvería a elegir esta carrera y a este grupo de plantas que tanto me apasiona como son los helechos para el trabajo

final. Representó un desafío hermoso y estimulante, todo lo que aprendí me lo llevo para siempre.

Fuentes de financiamiento

Esta tesina fue realizada con el apoyo de los subsidios FONCyT (PICT-1084), SECyT-Universidad Nacional de Córdoba (PRIMAR 33620180100767CB) y CONATURAR, Redes Federales de Alto Impacto MinCyT (2023-102072649-APN-MCT).

Referencias

- Allison, S. D. & Vitousek, P. M. (2004). Rapid nutrient cycling in leaf litter from invasive plants in Hawai'i. *Oecologia*, 141(4):612–619.
- Amatangelo, K. L. & Vitousek, P. M. (2009). Contrasting Predictors of Fern versus Angiosperm Decomposition in a Common Garden. *Biotropica*, 41(2):154–161.
- Arana, M., Ponce, M. & Vischi, N. (2004). Sinopsis de los helechos y grupos relacionados (Pteridophyta) de la provincia de Córdoba, Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 39(1-2):89-114.
- Arana, M. & Bianco C. (2009). Pteridófitas del centro de Argentina. *Editorial UNRC: Río Cuarto*. 64 pp.
- Arana, M. & Bianco C. (2011). Helechos y licofitas del centro de Argentina. *Editorial UNRC: Río Cuarto*. 84 pp.
- Arnold, S. J. (1992). Constraints on phenotypic evolution. *The American Naturalist*, 140, S85-S107.
- Auclair, A.N.D., Bouchard, A. & Pajaczkowski, J. (1976). Plant standing crop and productivity relations in a *Scirpus-Equisetum* wetland. *Ecology*, 57, 941±952.
- Bauret, L., Field, A. R., Gaudeul, M., Selosse, M. A., & Rouhan, G. (2018). First insights on the biogeographical history of *Phlegmariurus* (Lycopodiaceae), with a focus on Madagascar. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 127, 488-501.
- Blonder, B., Violle, C. Bentley, L.P., Enquist, B.J. (2011). Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters* 14, 91–100.
- Brach, A. R., McNaughton, S. J., & Raynal, D. J. (1993). Photosynthetic adaptability of two fern species of a northern hardwood forest. *American Fern Journal*, 83(2), 47-53.
- Buzzard, V., Michaletz, S. T., Deng, Y. et al. (2019). Continental scale structuring of forest and soil diversity via functional traits. *Nat Ecol Evol* 3, 1298–1308.

- Campany, C. E., Pittermann, J., Baer, A., Holmlund, H., Schuettpelz, E., Mehlreter, K., & Watkins Jr, J. E. (2021). Leaf water relations in epiphytic ferns are driven by drought avoidance rather than tolerance mechanisms. *Plant, Cell & Environment*, 44(6), 1741-1755.
- Castro-Díez, P., Puyravaud, J.P., Cornelissen, J.H.C. (2000) Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* 124, 476–486
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters*, 12(4), 351-366.
- Colladon, L., Felici, G. S., Pazos, I. (2010) Anuario pluviométrico 2005–2010. Cuenca del Río San Antonio. Sistema del Río Suquía - Provincia de Córdoba. INA y CIRSA, Córdoba.
- Cornelissen, J. H. C. (1996). An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *J. Ecol*, 84:573-582.
- Cornelissen, J. H. C. & Thompson, K. (1997). Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *New Phytol.* 135, 109–114.
- Cornelissen, J.H.C., Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Grime, J.P., Marzano, B., Cabido, M., Vendramini, F. and Cerabolini, B. (1999). Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras of two continents. *New Phytol.* 143, 191–200.
- Cornelissen, J. H., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., ... & Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany*, 51(4), 335-380.
- Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V. T., Godoy, O., Hobbie, S. E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Pérez-Harguindeguy, N., Quested, H. M., Santiago, L. S., Wardle, D. A., Wright, I. J., Aerts, R., Allison, S. D., van Bodegom, P., Brovkin, V., Chatain, A., Callaghan, T. V., et al. (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology letters*, 11(10):1065–1071.
- Danell, K., & Sjöberg, K. (1979). Decomposition of *Carex* and *Equisetum* in a northern Swedish lake: dry weight loss and colonization by macro-invertebrates. *The Journal of Ecology*, 191-200.

- Dani, K. S., Mathew, J., Nila-Mohan, T. M., Antony, R., Suresh, S., & Kodandaramaiah, U. (2021). Pores versus spores: competition between photosynthesis and reproduction is constrained by leaf mass per unit area (LMA) in ferns. *Biological Journal of the Linnean Society*, 132(2), 346-358.
- De Deyn, G. B., Cornelissen, J. H. C., & Bardgett, R. D. (2008). Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*, 11(5): 516–531.
- De Silva, Ú.S.R.d.& Matos, D.M.d.S (2006). The invasion of *Pteridium aquilinum* and the impoverishment of the seed bank in fire prone areas of Brazilian Atlantic Forest. *Biodivers Conserv* 15, 3035–3043
- Di Rienzo, J., Balzarini, M., Gonzalez, L., Casanoves, F., Tablada, M., & Walter Robledo, C. (2010). Infostat: software para análisis estadístico.
- 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., et al. (2004). The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15(3):295–304.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. et al. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529:167–171
- Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J. H., Mace, G. M., Donoghue, M. J., Ewers, R. M., ... & Pearse, W. D. (2013). Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and evolution*, 3(9), 2958-2975.
- Durand, L.Z., Goldstein, G. (2001) Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii. *Oecologia* 126:345–354
- Evans, I. A. (1986). The carcinogenic, mutagenic and teratogenic toxicity of bracken. In *Bracken: Ecology, Land Use and Control Technology*, ed. R. T. Smith and J. A. Taylor. Carnforth, UK: Parthenon, pp. 139–46.
- Freschet, G. T., Cornelissen, J. H. C., van Logtestijn, R. S. P., Aerts, R. (2010). Evidence of the ‘plant economics spectrum’ in a subarctic flora. *Journal of Ecology* 98:362–373.
- Funk, J. L., Larson, J. E., Ames, G. M., Butterfield, B. J., Cavender-Bares, J., Firn, J., ... & Wright, J. (2017). Revisiting the Holy G rail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews*, 92(2), 1156-1173.

- Gartner B. L. (1995) 'Plant stems: physiology and functional morphology.' (Academic Press: San Diego, CA).
- Gorné, L. D., Díaz, S., Minden, V., Onoda, Y., Kramer, K., Muir, C., et al. (2022). The acquisitive-conservative axis of leaf trait variation emerges even in homogeneous environments. *Annals of Botany*. 129(6), 709-722.
- Grime, J.P. (2001) Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties. Wiley, Chichester, p 416.
- Hauke, R. H. (1978) A taxonomic monograph of the genus *Equisetum* Subgenus *Equisetum*. Beihefte Zur Nova Hedwigia, 30, 385-455.
- Jin, D. M., Zhou, X. L., Schneider, H., Wei, H. J., Wei, H. Y., & Yan, Y. H. (2021). Functional traits: Adaption of ferns in forest. *Journal of systematics and evolution*, 59(5), 1040-1050.
- Karst, A. L., & Lechowicz, M. J. (2007). Are correlations among foliar traits in ferns consistent with those in the seed plants? *The New Phytologist*, 173(2):306–312.
- Kattge, J.,... Abedi, M. (2020). TRY plant trait database—enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*.
- Kreft, H., Jetz, W., Mutke, J., & Barthlott, W. (2010). Contrasting environmental and regional effects on global pteridophyte and seed plant diversity. *Ecography*, 33(2): 408–419.
- Laitinen, R. A., & Nikoloski, Z. (2022). Strategies to identify and dissect trade-offs in plants. *Molecular Ecology*.
- Laughlin, D. C., Mommer, L., Sabatini, F. M., Bruelheide, H., Kuyper, T. W., McCormack, M. L., ... & Weigelt, A. (2021). Root traits explain plant species distributions along climatic gradients yet challenge the nature of ecological trade-offs. *Nature Ecology & Evolution*, 5(8), 1123-1134.
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail: Plant response and effect groups. *Functional Ecology* 16(5):545–556.
- Li, J., Chen, X., Wu, P., Niklas, K. J., Lu, Y., Zhong, Q., Hu, D., Cheng, L., & Cheng, D. (2022). The fern economics spectrum is unaffected by the environment. *Plant, Cell & Environment*, 45(11), 3205–3218.
- Lin, D., Yang, S., Dou, P., Wang, H., Wang, F., Qian, S., Yang, G., Zhao, L., Yang, Y., & Fanin, N. (2020). A plant economics spectrum of litter decomposition among coexisting fern species in a sub-tropical forest. *Annals of botany*, 125(1):145–155

- Liu, F., Yang, W., Wang, Z., Xu, Z., Liu, H., Zhang, M., ... & Sun, S. (2010). Plant size effects on the relationships among specific leaf area, leaf nutrient content, and photosynthetic capacity in tropical woody species. *Acta Oecologica*, 36(2), 149-159.
- Loehle, C. (1988). Tree life history strategies: the role of defenses. *Canadian Journal of Forest Research*, 18(2), 209-222.
- Marsh, A. S., Arnone, J. A., Bormann, B. T., & Gordon, J. C. (2000). The role of Equisetum in nutrient cycling in an Alaskan shrub wetland. *The Journal of Ecology*, 88(6), 999–1011.
- Mehlreter, K., Walker, L., & Sharpe, J. (Eds.). (2010). *Fern Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Medeiros, A. C., Loope, L. L., Flynn, T., Anderson, S. J., Cuddihy, L. W., Wilson, K. A. (1992) Notes on the status of an invasive Australian tree fern (*Cyathea cooperi*) in Hawaiian rain forests. *Am Fern J* 82:27–33.
- Milla, R., & Reich, P. B. (2007). The scaling of leaf area and mass: the cost of light interception increases with leaf size. *Proc. R. Soc. B*, 274, 2109-2114.
- Moran, R. C. (1995). The importance of mountains to pteridophytes, with emphasis on neotropical montane forests. In S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero, & J. L. Luteyn (Eds.), *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests* (pp. 359–363). New York Botanical Garden.
- Moran, R. C. (2008). Diversity, biogeography, and floristic. In T. A. Ranker (Ed.), *Biology and evolution of fern and lycophytes*. Cambridge University Press.
- Morero, R., Giorgis, M., Arana, M. y Barboza, G. (2014). Helechos y licofitas del centro de Argentina. Argentina: Edición del Autor.
- Niinemets U. (1999). Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in Woody plants. *New Phytologist* 144: 35–47
- Nitta, J. H., Watkins Jr, J. E., & Davis, C. C. (2020). Life in the canopy: community trait assessments reveal substantial functional diversity among fern epiphytes. *New Phytologist*, 227(6), 1885-1899.
- Oikawa, S., Hikosaka, K., Hirose, T., Shiyomi, M., Takahashi, S., & Hori, Y. (2004). Cost benefit relationships in fronds emerging at different times in a deciduous fern, *Pteridium aquilinum*. *Canadian Journal of Botany*, 82(4), 521-527.

- Onoda, Y., Hikosaka, K., & Hirose, T. (2004). Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Functional Ecology*, 419-425.
- Pérez-Harguindeguy, N., Vendramini, F., Díaz, S., Cabido, M., Johannes H. C. C., Gurvich D. E., Castellanos A. (2000). Descomposición y caracteres foliares de especies de Pteridófitas y Angiospermas del Chaco Serrano de Córdoba, Argentina. *Kurtziana*, 28(1):35-440.
- 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. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3):167.
- Pfefferkorn, H. W., & Thomson, M. C. (1982). Changes in dominance patterns in Upper Carboniferous plant-fossil assemblages. *Geology*, 10(12), 641-644.
- Poorter, H., Niinemets, U. Poorter, L., Wright, I. J. & Villar. R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol.* 182: 565–588.
- PPG1 (The Pteridophyte Phylogeny Group). 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics and Evolution* 54: 563–603.
- Reich, P. B. (2014). The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *J. Ecol.*, 102:275–301
- Repková, J., Brestič, M., & Olšovská, K. (2009). Leaf growth under temperature and light control. *Plant, Soil and Environment*, 55(12), 551-557.
- Rothwell, G. W. (1996). Pteridophytic evolution: an often underappreciated phytological success story. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 90(3-4), 209-222.
- Sessa, E. B., & Givnish, T. J. (2014). Leaf form and photosynthetic physiology of *Dryopteris* species distributed along light gradients in eastern North America. *Functional Ecology*, 28(1):108–123.
- Sessa, E.B. (2018). Evolution and Classification of Ferns and Lycophytes. In: Fernández, H. (eds) Current Advances in Fern Research. Springer, Cham.
- Schneider, H., Schuettpelz, E., Pryer, K. et al. (2004) Ferns diversified in the shadow of angiosperms. *Nature* 428, 553–557.

- Shiels, A. B. (2006). Leaf litter decomposition and substrate chemistry of early successional species on landslides in Puerto Rico. *Biotropica*, 38:348–53.
- Schuettpelez, E., & Pryer, K. M. (2009). Evidence for a Cenozoic radiation of ferns in an angiosperm-dominated canopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(27), 11200–11205.
- Suissa, J. S., Sundue, M. A., & Testo, W. L. (2021). Mountains, climate and niche heterogeneity explain global patterns of fern diversity. *Journal of Biogeography*, 48(6):1296–1308.
- Testo, W., & Sundue, M. (2016). A 4000-species dataset provides new insight into the evolution of ferns. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 105:200–211.
- Testo, W., Field, A., & Barrington, D. (2018). Overcoming among-lineage rate heterogeneity to infer the divergence times and biogeography of the clubmoss family Lycopodiaceae. *Journal of Biogeography*, 45(8), 1929–1941.
- Tosens, T., Nishida, K., Gago, J., Coopman, R. E., Cabrera, H. M., Carriqui, M., Laanisto, L., Morales, L., Nadal, M., Rojas, R., Talts, E., Tomas, M., Hanba, Y., Niinemets, Ü., & Flexas, J. (2016). The photosynthetic capacity in 35 ferns and fern allies: mesophyll CO₂ diffusion as a key trait. *The New Phytologist*, 209(4):1576–1590.
- Vaieretti, M. V., Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Enrico, L., Tecco, P. A., Gurvich, D. E., Cabido, M., & Pérez-Harguindeguy, N. (2021). Variación de los caracteres foliares en comunidades vegetales del centro de la Argentina bajo diferentes condiciones climáticas y de uso del suelo. *Ecologia Austral*, 31(2):372–389.
- Viana, J. L., & Dalling, J. W. (2022). Soil fertility and water availability effects on trait dispersion and phylogenetic relatedness of tropical terrestrial ferns. *Oecologia*, 198(3), 733–748.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116:882–892.
- Wardle, D. A., Bonner, K. I., & Barker, G. M. (2002). Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores: Herbivory and litter decomposition. *Functional Ecology*, 16(5):585–595.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J.,

Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J. J., Navas, M., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V. I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E. J. & Villar, R. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428:821–827.

Wright, I.J., Reich, P.B., Cornelissen, J.H.C., Falster, D.S., Garnier, E., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, W., Oleksyn, J., Osada, N. et al. (2005). Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist* 166: 485–496.

Apéndice

Tabla A1: Datos promedio y desvío estándar de caracteres morfofuncionales medidos y extraídos de base de datos.

Especie	Descomp onibilidad (%PPS)	Altura (cm)	Densidad Específic a de Tallo (g/ml)	Área Foliar (mm ²)	Área Foliar pínula (mm ²)	Área Foliar fronde + raquis (mm ²)	Masa Foliar por Área (mg/mm ²)	Masa Foliar por Área + raquis (mg/mm ²)	Contenid o de materia seca foliar (mg/g)	Fuerza tensil foliar (N/mm)
<i>Adiantopsis chlorophylla</i>	-	52,25 (17,97)	0,309 (0,04)	5829,133 (1569,86)	-	6875,177 (1853,63)	0,062 (0,01)	0,078 (0,02)	386,905 (109,69)	0,408 (0,10)
<i>Adiantum raddianum</i> (ADIRAD)	17,12 (5,36)	29,72 (5,15)	0,413 (0,16)	8966,866 (1201,12)	93,758 (25,23)	9635,355 (1056,84)	0,020 (0,002)	0,024 (0,003)	348,156 (60,19)	0,282 (0,06)
<i>Adiantum thalictroides var. Hirsutum</i> (ADITHA)	-	33,93 (9,09)	0,351 (0,07)	15493,55 9 (851,12)	92,575 (15,35)	16171,69 4 (873,10)	0,014 (0,002)	0,018 (0,002)	382,136 (71,22)	0,149 (0,05)
<i>Amauropelta argentina</i> (AMAARG)	11,96 (9,06)	50,97 (14,59)	0,223 (0,06)	20831,70 3 (8212,57)	290,222 (281,37)	21572,23 6 (8509,18)	0,027 (0,01)	0,032 (0,01)	221,401 (33,77)	0,464 (0,10)
<i>Anemia australis</i> (ANEAUS)	11,89 (5,01)	30,11 (8,34)	0,328 (0,12)	3211,401 (648,18)	616,801 (174,59)	3540,026 (693,16)	0,045 (0,01)	0,061 (0,01)	406,412 (37,85)	0,947 (0,26)
<i>Asplenium gilliesii</i> (ASPGIL)	-	18,4 (2,91)	0,182 (0,07)	918,504 (307,48)	31,519 (10,43)	997,023 (327,38)	0,030 (0,01)	0,034 (0,01)	297,439 (57,23)	0,440 (0,07)
<i>Asplenium resiliens</i> (ASPRES)	-	16,78 (4,99)	0,275 (0,06)	671,636 (139,96)	27,020 (7,28)	793,729 (175,17)	0,035 (0,01)	0,043 (0,005)	269,476 (48,04)	0,328 (0,07)
<i>Austroblechn um penna- marina</i> (AUSPEN)	8,10 (4,73)	18,63 (5,60)	0,299 (0,06)	3105,570 (807,74)	52,830 (22,69)	3456,162 (929,43)	0,055 (0,01)	0,063 (0,01)	336,494 (31,83)	0,496 (0,07)
<i>Blechnum auriculatum</i> (BLEAUR)	16,16 (6,09)	13,2 (5,27)	0,468 (0,16)	9895,209 (2685,13)	118,651 (72,90)	10440,15 0 (2772,53)	0,045 (0,01)	0,054 (0,01)	322,056 (24,68)	0,793 (0,79)
<i>Cheilanthes buchtienii</i> (CHEBUC)	27,56 (5,82)	19,65 (9,36)	0,467 (0,19)	2256,459 (740,26)	105,447 (26,80)	2499,368 (743,54)	0,064 (0,02)	0,071 (0,02)	354,838 (65,60)	0,866 (0,47)
<i>Cystopteris diaphana</i>	-	26,7 (3,37)	0,162 (0,02)	14251,04 9 (5353,58)	-	15003,58 9 (5559,97)	0,013 (0,001)	0,016 (0,001)	177,915 (13,07)	0,148 (0,06)

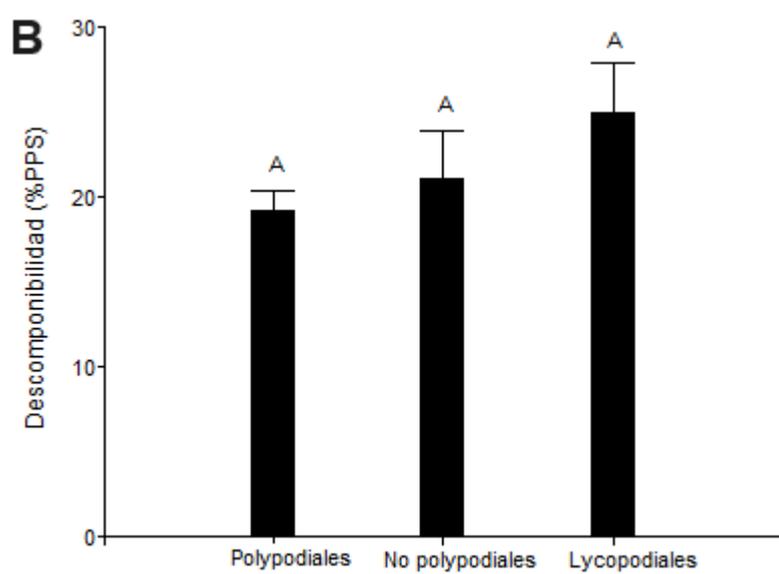
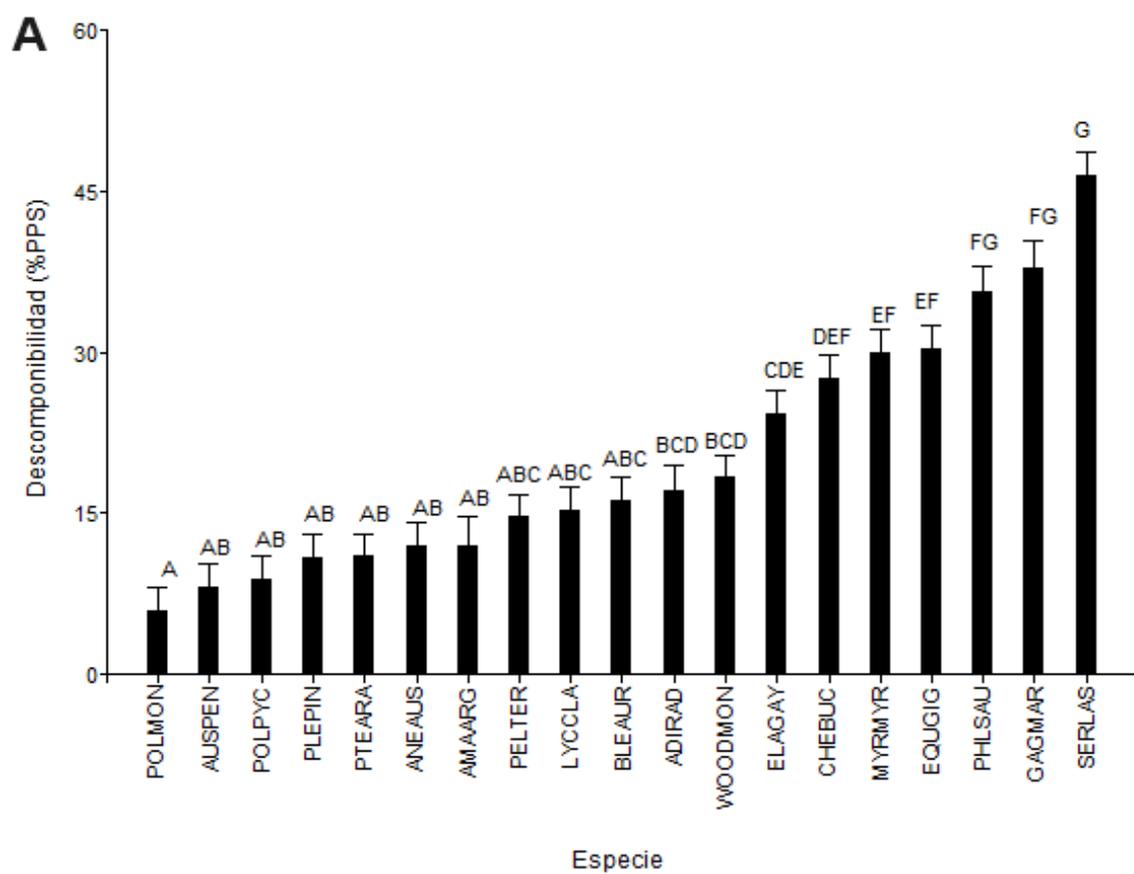
(CYSDIA)										
<i>Elaphoglossum gayanum</i> (ELAGAY)	24,27 (8,53)	15,175 (4,28)	0,426 (0,07)	984,422 (134,49)	-	-	0,118 (0,01)	-	337,210 (9,30)	0,777 (0,13)
<i>Equisetum giganteum</i> (EQUGIG)	30,25 (6,39)	86,96 (12,75)	0,145 (0,05)	-	250,182 (108)	-	0,264 (0,07)	-	260,019 (21,04)	9,393 (3,34)
<i>Gaga marginata</i> (GAGMAR)	37,77 (7,45)	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lycopodium clavatum</i> (LYCCLA)	15,30 (7,41)	10,67 (2,69)	0,479 (0,10)	2,175 (0,505)	-	-	0,076 (0,01)	-	456,106 (23,88)	-
<i>Myriopteris myriophylla</i> (MYRMYR)	29,94 (7,80)	26,87 (4,98)	0,526 (0,11)	3339,141 (762,79)	1,876 (0,69)	3717,371 (803,88)	0,048 (0,01)	0,057 (0,01)	370,586 (30,31)	-
<i>Pellaea ternifolia</i> (PELTER)	14,59 (4,85)	20,8 (12,23)	0,430 (0,11)	2031,053 (516,01)	184,933 (45,73)	2297,306 (626,17)	0,109 (0,04)	0,120 (0,05)	340,572 (49,47)	0,781 (0,36)
<i>Phlegmariurus saururus</i> (PHLSAU)	35,68 (10,47)	17,1 (5,67)	0,245 (0,04)	21,444 (4,41)	21,444 (4,41)	-	0,107 (0,02)	-	303,138 (20,41)	1,548 (0,31)
<i>Pleopeltis pinnatifida</i> (PLEPIN)	10,81 (6,97)	11,66 (4,13)	0,397 (0,03)	2347,998 (754,71)	-	-	0,061 (0,005)	-	246,493 (22,41)	0,494 (0,08)
<i>Polystichum montevidense</i> (POLMON)	5,91 (4,47)	67,3 (11,23)	0,240 (0,02)	59832,35 1 (13849,84)	-	63770,86 7 (14306,74)	0,034 (0,01)	0,047 (0,01)	328,350 (32,34)	0,393 (0,07)
<i>Polystichum pycnolepis</i> (POLPYC)	8,75 (4,61)	72,6 (14,27)	0,228 (0,04)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pteridium esculentum</i> var. <i>Arachnoideum</i> (PTEESC)	10,95 (5,86)	128,7 (14,67)	0,302 (0,04)	-	89,453 (41,92)	-	0,115 (0,03)	0,131 (0,03)	553,668 (115,51)	1,459 (0,42)

<i>Serpocaulon lasiopus</i> (SERLAS)	46,42 (9,46)	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Woodsia montevidensis</i> (WOODMON)	18,30 (6,22)	24,86 (11,05)	0,336 (0,08)	3307,624 (1343,66)	44,169 (26,22)	3661,465 (1411,31)	0,040 (0,005)	0,054 (0,01)	410,397 (87,80)	0,230 (0,11)
<i>Araucaria angustifolia</i> (ARAANG)	18,64 (4,75)	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Celtis tala</i> (CELTAL)	58,04 (8,92)	671,875 (101,60)	0,808 (0,08)	341,72 (205,65)	-	-	0,12 (0,03)	-	407,66 (55,62)	0,69 (0,25)
<i>Cortaderia speciosa</i> (CORSPE)	33,31 (7,81)	131,19 (10,48)	0,391 (0,22)	3018,25 (1031,87)	-	-	0,217 (0,03)	-	457,464 (12,01)	15,580 (-)
<i>Cotoneaster franchetii</i> (COTFRA)	28,00 (12,67)	303,33(-)	0,655 (-)	933,007 (-)	-	-	0,105 (-)	-	-	0,624 (-)
<i>Deinacantho n urbanianum</i> (DEIURB)	26,85 (6,11)	20,05 (5,20)	0,251 (-)	1680,25 (-)	-	-	0,505 (-)	-	250 (-)	5,89 (0,65)
<i>Ligustrum lucidum</i> (LIGLUC)	34,08 (8,57)	733,33 (186,19)	0,623 (0,05)	3027,750 (492,02)	-	-	0,127 (0,02)	-	-	0,897 (0,20)
<i>Magnolia grandiflora</i> (MAGGRA)	34,53 (9,97)	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Polylepis australis</i> (POLAUS)	29,07 (4,05)	337,50 (46,55)	0,565 (0,06)	520,567 (99,51)	-	-	0,137 (0,05)	-	353,819 (16,74)	0,497 (0,06)
<i>Ruprechtia apetala</i> (RUPAPE)	55,46 (7,76)	418,69 (159,66)	0,672 (0,01)	2331,51 (973,083)	-	-	0,12 (0,02)	-	485,73 (19,8)	0,766 (0,14)

Tabla A2: Rango de variación de caracteres morfofuncionales en Pteridófitas.

Tabla A3: Tabla de correlación entre caracteres morfofuncionales y descomponibilidad. Se indican los coeficientes de Pearson (sólo para descomponibilidad y contenido de materia seca) y Spearman (r), el nivel de significancia (p) y el número de especies incluidas en el análisis (n). %PPS: Porcentaje de pérdida de peso seco.

	<i>Todas las especies (excluyendo Lycopodiales y No polypodiales)</i>	<i>Pteridófitas (excluyendo Lycopodiales y No polypodiales)</i>
Caracter	Rango	Número de especies
Altura (cm)	10,67-128,70	22
Densidad Específica de Tallo (g/ml)	0,15-0,53	22
Área foliar (mm²)	2,18-59832,35	19
Masa foliar por área (mg/mm²)	0,01-0,26	21
Contenido de materia seca foliar (mg/g)	177,92-553,67	21
Fuerza tensil foliar (N/mm)	0,15-9,39	19
Descomponibilidad (%PPS) x Masa foliar por área (mg/mm ²)	n: 19 r: 0,61 p: 0,01	n: 12 r: 0,13 p: 0,676
Descomponibilidad (%PPS) x Contenido de materia seca foliar (mg/g)	n: 17 r: 0,39 p: 0,1188	n: 12 r: 0,11 p: 0,737
Descomponibilidad (%PPS) x Fuerza tensil foliar (N/mm)	n: 18 r: 0,38 p: 0,1125	n: 11 r: 0,13 p: 0,687



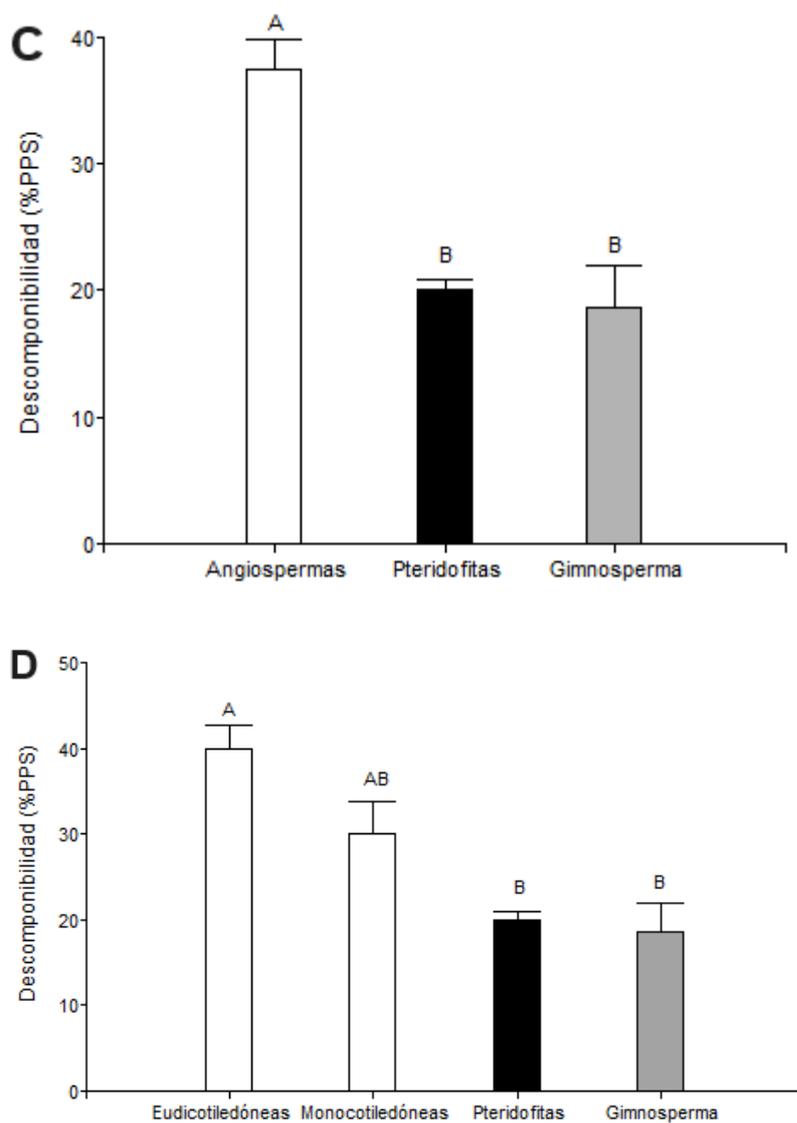


Figura A1. Descomponibilidad (%PPS) en función de **A.** Especies de Pteridófitas **B** Linajes dentro de Pteridófitas. **C.** Grupos taxonómicos **D.** Grupos taxonómicos separando dentro de Angiospermas las Eudicotiledóneas y Monocotiledóneas. Para detalle de abreviaturas ver tabla A1.



Hojarasca de Pteridófitas (fronde+raquis+esporangios)



19 sp. x 10 rep.

Hojarasca de Equisetófitas (hoja)



9 sp. x 10 rep.

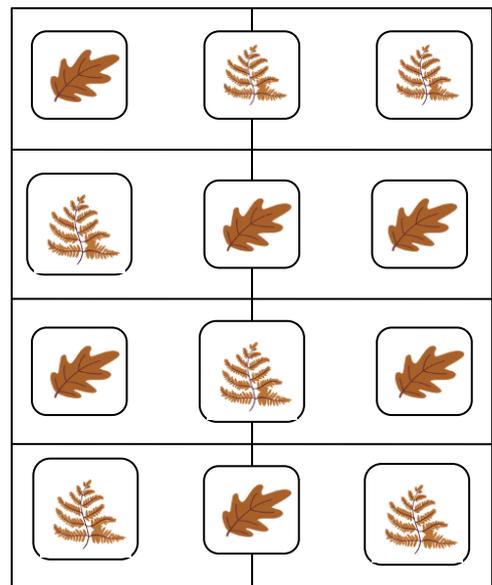


Foto A1: Fotos y esquema del experimento de descomposición en jardín común. sp: especies
rep: réplicas.

Licofilo
(hoja de las Licofitas)



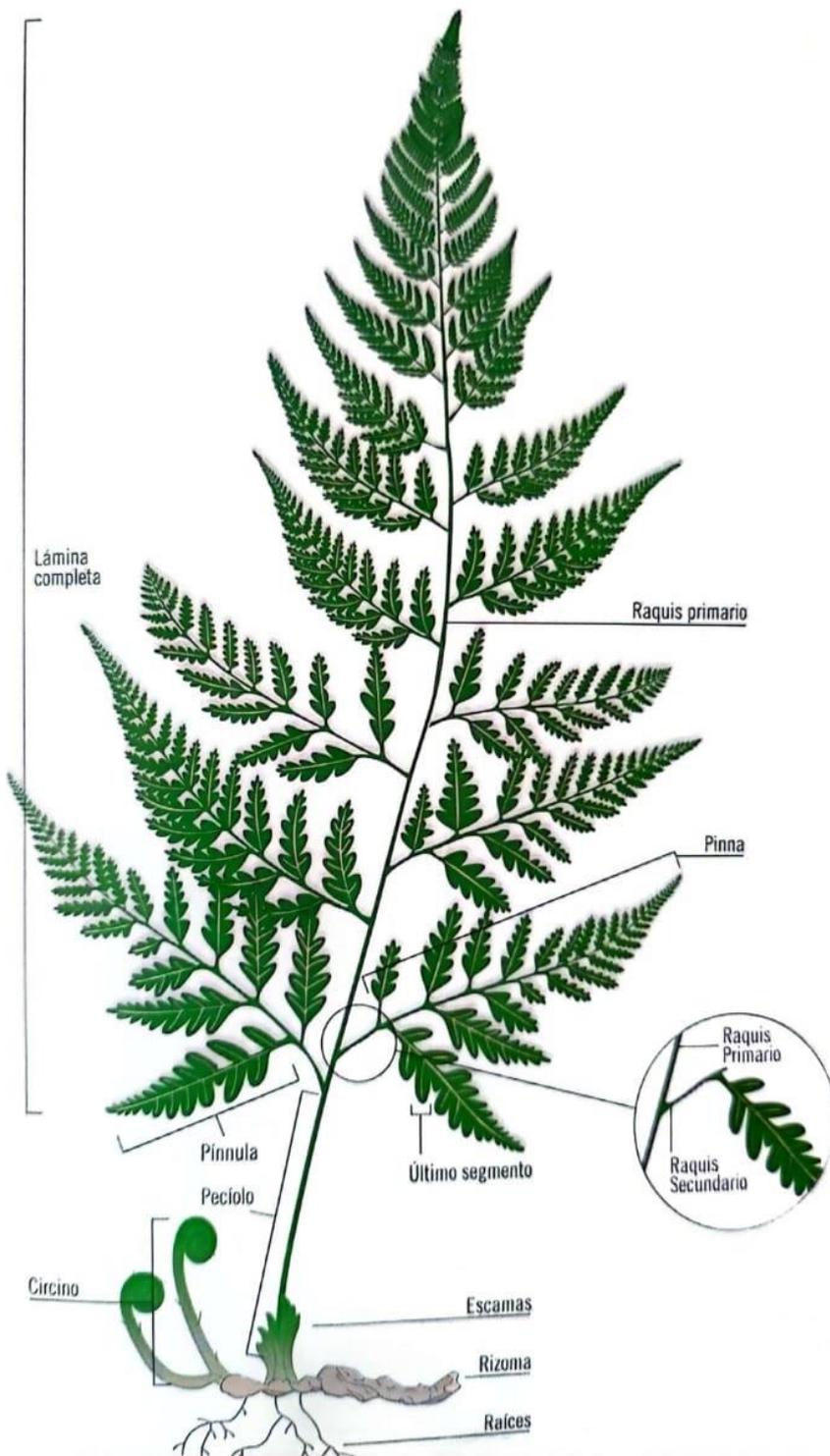
A



Rizoma
(tallo)
*Porta licofilos dispuestos
espiraladamente*

Raíces

B



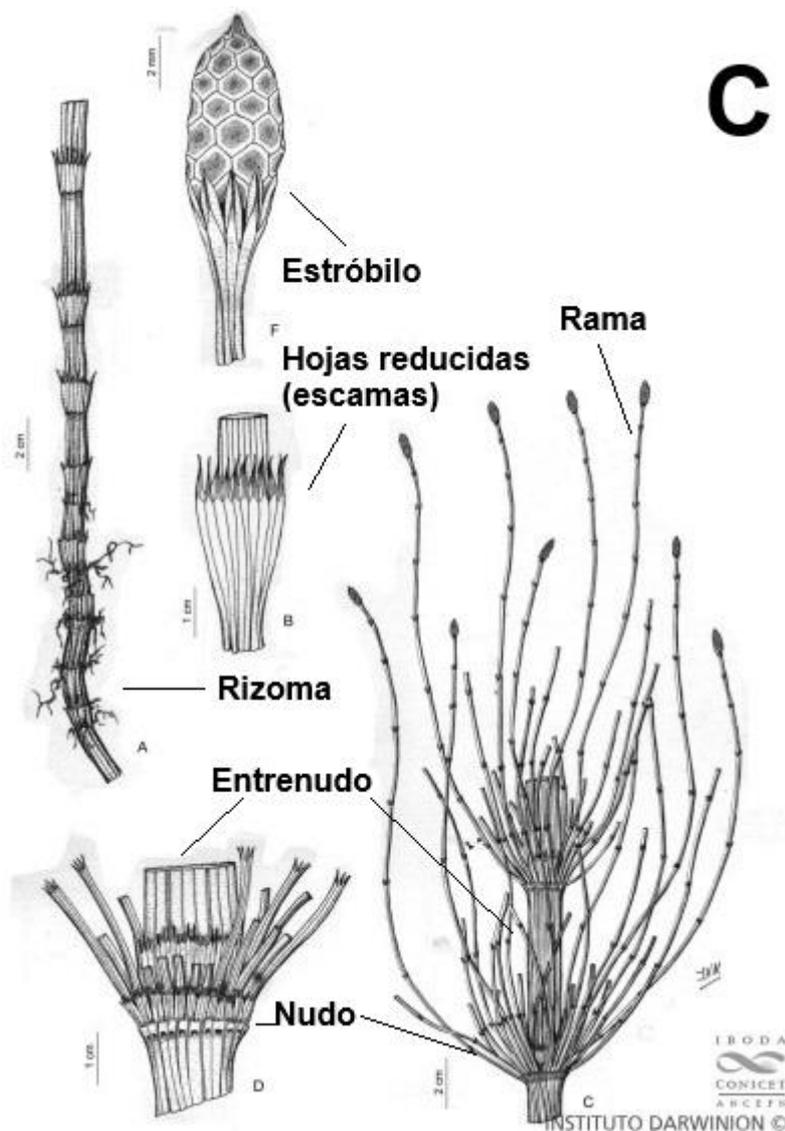


Foto A2: Esquema de Pteridófitas y sus partes. A. Esquema de Licófitas (extraído del sitio web de Helechos y Licófitas de Córdoba) B. Esquema de Helechos con hojas compuestas (Extraído de Morero et al, 2014) C. Esquema de *Equisetum giganteum* (Extraído del sitio web de Flora Argentina).