



I M B I V

Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Carrera de Ciencias Biológicas



Tesina de grado

Expresión sexual y éxito reproductivo de *Acacia caven* en distintos escenarios de fuego

UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES

Noviembre 2017

Córdoba

CARRERA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



Expresión sexual y éxito reproductivo de *Acacia caven* en distintos escenarios de fuego

Tesinista: Marquez, Victoria

.....

Firma:

Directora: Dra. Ashworth, Lorena

.....

Firma:

Co-director: Dr. Carbone, Lucas M.

Firma:

Lugar de trabajo: Laboratorio de Interacciones Ecológicas y Conservación. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal-CONICET- Universidad Nacional de Córdoba.

Octubre, 2017

Córdoba

Expresión sexual y éxito reproductivo de *Acacia
caven* en distintos escenarios de fuego

Tribunal Examinador:

Dr. Bernardello, Gabriel
Firma:.....

Dra. Giorgis, Melisa
..... Firma:

Dra. Tecco, Paula
..... Firma:

Calificación:

Fecha:

Agradecimientos:

A la educación pública de mi país, en especial a la Universidad Nacional de Córdoba, por abrirme sus puertas y permitirme alcanzar un título universitario.

A la Escuela de Biología, por convertirse en mi hogar y refugio en estos últimos años de mi vida.

A Lorena Ashworth y Lucas Carbone, por su paciencia, conocimiento y tiempo brindado. Sobre todo por guiarme y acompañarme durante toda la realización de la tesina.

Al tribunal evaluador, Dr. Bernardello, Gabriel, Dra. Giorgis, Melisa y Dra. Tecco, Paula, por su predisposición y sus constructivas y motivadoras sugerencias.

A los miembros del Laboratorio de Interacciones Ecológicas y Conservación, por el espacio que me dieron, acompañándome.

A mis amigas y amigos sanjuaninos, Emi, Jose, Gabi, Flori, Ursu, Natu y Guille, siempre ahí, presentes en cada uno de los momentos de mi vida, dándoles un mayor sentido.

A mis compañeros y compañeras de esta carrera tan hermosa, mis amigos y amigas incondicionales, por su apoyo, paciencia, y porqué definitivamente esta tesina no sería posible sin ellos y ellas.

A mi familia cordobesa, especialmente a mi tía Lucy, por ser una madre para mí y ayudarme en los momentos más difíciles.

Y por último, a mis padres, por creer y confiar en mí en todo momento. Por ser dos pilares fundamentales de apoyo en mi vida.

Índice:

Resumen	6
Introducción	7
Materiales y Métodos	11
Área de estudio.....	11
Selección de los sitios de muestreo.....	12
Especie en estudio.....	15
Diseño experimental.....	17
Evaluación de expresión sexual, polinización y éxito reproductivo.....	18
Análisis estadísticos.....	19
Resultados	20
Expresión sexual.....	20
Polinización.....	20
Éxito Reproductivo.....	21
Discusión	25
Apéndices	30
Bibliografía	33

Resumen

En ambientes frecuentemente quemados la limitación por recursos abióticos podría favorecer la expresión sexual masculina en las plantas debido al menor costo de estas flores con respecto a las femeninas o hermafroditas. El fuego también puede alterar la comunidad de polinizadores, afectando la reproducción de plantas dependientes de estos. Evaluamos el efecto del fuego sobre la expresión sexual, polinización y éxito reproductivo (ER) de *Acacia caven* (Leguminosae), un árbol andromonoico con alta dependencia reproductiva de polinizadores y abundante en sitios quemados. Resultados previos muestran que el éxito reproductivo (ER) de *A. caven* se relaciona positivamente con la expresión masculina y que los polinizadores podrían recuperarse rápidamente luego de fuegos frecuentes. Consecuentemente se espera mayor ER en escenarios de mayor frecuencia de fuegos. Se seleccionaron 7 plantas en 6 sitios, no quemados (NQ) en 25 años y quemados (Q) con alta frecuencia de fuego, donde se estimó expresión sexual, diámetro basal del tallo, polinización y ER. La expresión sexual, (proporción de inflorescencias masculinas por planta), no fue afectada por el fuego y se relacionó negativamente con el diámetro de la planta. Los niveles de polinización fueron similares entre escenarios. Sin embargo, el ER en las plantas mayormente masculinas fue mayor en sitios Q y el ER también fue mayor en sitios Q cuando la proporción de polinización fue baja. Estos resultados indican que *A. caven* está adaptada al fuego aun siendo una especie totalmente dependiente de polinizadores y sería eficiente en la obtención de recursos, debido a que su expresión sexual y reproducción sexual en sitios frecuentemente incendiados es similar a la de sitios no quemados e incluso, en algunos casos, la reproducción fue favorecida por la alta frecuencia de fuego.

Palabras clave: andromonoecia, éxito reproductivo, expresión sexual, fuego, polinización.

Introducción

El fuego es un disturbio natural presente en la mayoría de los ecosistemas terrestres, el cual modela la distribución, estructura y dinámica de los biomas alrededor del mundo (Bond & Keeley, 2005). El régimen del mismo, es decir las características de los incendios forestales y su patrón de variación en el tiempo y espacio (frecuencia, intensidad, estacionalidad, y patrones de combustión de la biomasa), es principalmente influenciado por el clima, debido a que éste determina la productividad del sistema y la frecuencia de igniciones naturales (Pausas, 2012). Al mismo tiempo el hombre puede afectar el régimen de fuego en sinergia con las condiciones climáticas. En este sentido, las actividades antrópicas pueden disminuir o incrementar sensiblemente la frecuencia con la que ocurren los incendios (Pausas, 2012).

En el Gran Chaco el fuego es un disturbio común y ha estado presente históricamente (Bucher, 1982; Kunst, 2011). Desde antes de la colonización europea, el paisaje Chaqueño del centro de Argentina estaba constituido por un mosaico de bosques alternando con pastizales, mantenidos por fuegos periódicos provocados por los pueblos originarios, hábiles en el uso del fuego para la guerra, caza y agricultura (Bucher & Schofield, 1981). Actualmente, el Chaco es la región fitogeográfica de Argentina con mayor superficie afectada por incendios forestales (PNEF, 2011) como resultado de factores climáticos y antrópicos (PNEF, 2011; Kunst, 2011). Las Sierras Chicas de Córdoba en particular, no son ajenas a los incendios y en las últimas décadas, este cordón montañoso ha presentado la frecuencia de incendios más elevada del centro de Argentina (Argañaraz *et al.*, 2015 a).

Las plantas que sobreviven en ambientes sujetos a fuego a menudo están adaptadas a un particular régimen de fuego relativamente estable en un área y a través de un tiempo determinado (Pausas, 2015). Las estrategias de persistencia están determinadas por la capacidad de regeneración post-fuego, ya sea mediante el desarrollo de órganos vegetativos que almacenan yemas (e.g., tallos, rizomas, lignotubérculos, bulbos, etc.) que les permiten rebrotar luego del fuego (i.e., plantas rebrotadoras) o mediante la supervivencia de semillas resistentes al fuego y su

posterior reclutamiento (i.e., plantas reclutadoras; Pausas *et al.*, 2004). En el Chaco Serrano, la principal estrategia de persistencia de especies leñosas es a través del rebrote basal (Gurvich *et al.*, 2005, Torres *et al.*, 2014). Sin embargo, la reproducción sexual es un proceso clave e irremplazable en el ciclo de vida de las plantas, permite la dispersión de progenie en el tiempo y el espacio y la posibilidad de recombinación genética, determinando así la viabilidad de las poblaciones a largo plazo (Wilcock & Neiland, 2002).

El éxito reproductivo de las plantas con flores varía ampliamente a nivel poblacional y esta variación es determinada principalmente por fluctuaciones en el servicio de polinización y en la disponibilidad de recursos (Haig & Westoby, 1988; Burkle & Irwin, 2009). El fuego, además de afectar la disponibilidad de recursos abióticos (Certini, 2005), puede producir cambios en las comunidades de polinizadores, ya sea por efecto directo de las llamas o indirectamente modificando la cantidad y calidad de los recursos para su nidificación y alimentación (Whelan, 1995; Dafni *et al.*, 2012). Si bien hay estudios que reportan un efecto negativo del fuego sobre los polinizadores, sobre todo en matorrales mediterráneos (Ne'eman *et al.*, 2000; Potts *et al.*, 2003), también se han encontrado resultados que muestran un aumento en la abundancia de visitantes florales en bosques templados debido a un efecto positivo sobre la cobertura de plantas herbáceas (e.g. Campbell *et al.*, 2007; Van Nuland *et al.*, 2013; Potts *et al.*, 2001) En esta misma dirección, en el Chaco Serrano se ha encontrado una recuperación del ensamble de polinizadores de ciertas especies de plantas luego de tres años post-fuego (Carbone & Aguilar, 2017).

A su vez, la importancia de la disponibilidad de polinizadores para el éxito reproductivo difiere entre especies de plantas según su sistema de apareamiento. Las especies exógamas producen semillas por polinización cruzada con otros individuos y por eso dependen de vectores de polen para la fecundación rasgo que las hace más propensas a la limitación polínica cuando los polinizadores son escasos. Por el contrario, muchas plantas autógamias son capaces de reproducirse en ausencia de polinizadores (Brunet, 2005). Hasta la actualidad, se desconoce cuál es el efecto del fuego sobre la polinización y el éxito reproductivo de especies exógamas nativas del centro de Argentina.

El fuego también genera importantes cambios en las propiedades del suelo, tanto a corto como a largo plazo, afectando la dinámica del agua y nutrientes, modificando la disponibilidad de recursos abióticos (Raison, 1979). Elevadas frecuencias de fuego incrementan la impermeabilidad del sustrato, lo que conduce a una menor capacidad de retención hídrica de los suelos (Certini, 2005). El fuego

provoca la mineralización de la materia orgánica, modificando la estructura del suelo y la disponibilidad de nutrientes en el sustrato. Por otro lado, la disminución de la cobertura vegetal aumenta el impacto de las gotas de lluvia y los eventos de escorrentía del agua intensificando la erosión hídrica (Certini, 2005). A su vez, la disminución de la cobertura vegetal también permite un aumento en la disponibilidad del recurso lumínico. Estas modificaciones abióticas pueden tener efectos en la expresión sexual y en la reproducción de algunas especies que reflejan una interacción ambiente-genotipo.

Desde el punto de vista de los recursos que disponen las plantas para su reproducción, las flores masculinas son menos costosas de producir que las femeninas o las flores hermafroditas (Vallejo-Marín & Rausher, 2007). Por este motivo, generalmente en suelos ricos se favorece la expresión sexual femenina, mientras que en suelos pobres se favorece la expresión sexual masculina (Policansky, 1981; Charnov, 1982). Las especies andromonoicas, tienen flores hermafroditas y masculinas en la misma planta, por lo que presentan la posibilidad de variar o ajustar la expresión sexual en función de la disponibilidad de recursos (Salomon, 1985). Asimismo, se ha propuesto también que el tamaño de las plantas es otro factor que afecta la disponibilidad de nutrientes y la expresión sexual (e.g., Klinkhamer *et al.*, 1997). En general, en el caso de plantas polinizadas por animales, la asignación de recursos a la función femenina (óvulos y semillas) aumenta con el tamaño de la planta, cuanto mayor el tamaño, mayor la proporción de flores femeninas o hermafroditas y la eficiencia en la producción de frutos (Klinkhamer & de Jong, 1997; Calviño & Galetto, 2010). Esto indica que independientemente de las condiciones, a medida que aumenta el tamaño de las plantas, pueden producir más flores, en particular flores hermafroditas, atraer más polinizadores y ser más eficientes en la producción de frutos.

En este estudio analizamos el efecto del fuego sobre la expresión sexual, polinización y éxito reproductivo de *Acacia caven* (Molina) Molina (Leguminosae), una especie dominante de la flora nativa y un componente principal de las comunidades post-fuego en las Sierras Chicas (Herrero *et al.*, 2015). Esta especie tiene un sistema de apareamiento exógamo, debido a que es autoincompatible (Peralta *et al.*, 1992), la expresión sexual de los individuos está sesgada hacia la expresión hermafrodita en condiciones de bosques continuos (mayores a 500 ha) y en menor frecuencia puede haber árboles masculinos. A diferencia de otras especies, se ha encontrado una relación positiva entre la expresión masculina y el éxito reproductivo, es decir, cuanto mayor la proporción de inflorescencias masculinas por planta, mayor la eficiencia en la

producción de frutos (Calviño *et al.*, 2014). Aunque contra intuitivo, este resultado estaría indicando que el aumento de inflorescencias masculinas disminuye la probabilidad de autopolinización entre flores de la misma planta (geitonogamia) y por lo tanto la ocupación de estigmas con polen que no puede originar semillas (Calviño *et al.*, 2014). Si bien en escenarios propensos al fuego *A. caven* regenera exitosamente a través de rebrote basal (y en menor medida rebrote aéreo) de sus individuos adultos, los que presentan una alta supervivencia post-fuego (Herrero *et al.*, 2015), aún se desconocen los efectos del fuego sobre su reproducción sexual y por lo tanto la viabilidad a largo plazo de sus poblaciones.

Objetivo general:

Evaluar el efecto del fuego en la expresión sexual, polinización y éxito reproductivo de *Acacia caven* (Leguminosae).

Objetivos específicos:

- Evaluar si la expresión sexual, polinización y éxito reproductivo de individuos de *A. caven* difiere entre escenarios no quemados y de alta frecuencia de fuego en los últimos 25 años.
- Evaluar si el diámetro de las plantas influye en la expresión sexual, la polinización y el éxito reproductivo de *A. caven*.
- Evaluar si la expresión sexual y el nivel de polinización influyen en el éxito reproductivo de *A. caven*.

Hipótesis y predicciones:

- El aumento en la frecuencia de fuego disminuye la disponibilidad de recursos en el suelo (nutrientes y agua), lo que a su vez influye en la expresión sexual de las plantas. Así, en condiciones de alta frecuencia de fuego se espera un aumento en la expresión de la función masculina de las plantas ya que es menos costosa que la expresión hermafrodita.
- En el Chaco Serrano la diversidad y abundancia de polinizadores se recupera relativamente rápido luego de un incendio (aprox. 3 años). *Acacia caven* depende completamente de insectos como vectores de polen para su polinización, en consecuencia se espera que la polinización no sea afectada por el fuego.
- *Acacia caven* es exógama obligada, la polinización no sería afectada por el fuego, pero la expresión masculina sería favorecida. Dado que en esta especie el éxito reproductivo se relaciona positivamente con la expresión de la función masculina, se espera mayor éxito reproductivo en los escenarios con mayor frecuencia de fuego.

Materiales y métodos:

Área de estudio

El área de estudio comprende las laderas orientales de las Sierras Chicas, localizadas en la provincia de Córdoba, Argentina. El cordón de las Sierras Chicas se extiende desde el cerro El Pajarillo al Norte hasta las márgenes del Río Tercero al Sur. Además de presentar una orientación norte-sur, su elevación abarca desde los 500 a los 1947 m s.n.m. El clima es de tipo mesotermal, semi-húmedo con tendencia a semi-seco de montaña, con temperaturas mínimas y máximas promedios entre los 10 y 25 °C (Capitanelli, 1979). Las precipitaciones varían entre 500 y 1200 mm anuales (Cabrera, 1971) y se concentran principalmente en el semestre cálido, entre los meses de Octubre a Marzo, delimitando un marcado periodo de déficit hídrico durante otoño e invierno, pudiendo extenderse hasta principios de la primavera. El suelo en general, presenta un horizonte superficial oscuro, con moderado tenor de materia orgánica, a pesar de que estas características pueden variar debido a la gran heterogeneidad espacial inducida por el relieve y el tipo de vegetación (Giorgis *et al.*, 2013).

El estudio se desarrolló en el piso altitudinal de vegetación denominado Bosque Serrano, entre los 700 y 1150 m.s.n.m., perteneciente al distrito Chaqueño Serrano, dentro de la Provincia Fitogeográfica Chaqueña (Cabrera, 1976; Luti *et al.*, 1979). Se trata de un bosque dominado por orco-quebracho (*Schinopsis lorentzii*) y molle (*Lithraea molleoides*), con presencia de tala (*Celtis ehrenbergiana*), coco (*Zanthoxylum coco*) y espinillo (*Acacia caven*). Actualmente, por diversas presiones antrópicas, el Bosque Serrano se ha ido transformando en una franja de transición entre el bosque propiamente dicho (característico de la zona más baja) y los pastizales (típicos de las cumbres más elevadas), en la que se encuentran representadas todas las fisonomías posibles de vegetación (Giorgis *et al.*, 2013).

En esta región, los incendios forestales típicamente ocurren al finalizar la marcada estación seca (mayo-septiembre), originados por igniciones antrópicas y propiciados por el aumento de las temperaturas, la escasa humedad de la biomasa combustible y vientos que alcanzan altas velocidades (Bravo *et al.*, 2001). En particular, en las Sierras Chicas la frecuencia de fuego promedio estimada fue de un incendio cada cinco o seis años aproximadamente y se calcula que el 25 % de su superficie se ha quemado durante el periodo 1999-2011 (Argañaraz *et al.*, 2015 a).

Selección de sitios de muestreo

Para seleccionar los sitios de muestreo se compiló la historia de fuego de los últimos 25 años de toda el área de estudio, aproximadamente 40 km² entre las latitudes 31°5'38.53'' y 31°9'11.73'' S y las longitudes 64°24'10.49'' y 64°20'40.35''O, a partir de diferentes bases de datos. Se utilizaron registros de fuegos relevados por la Dra. M. A. Giorgis en conjunto con Defensa Civil de la Localidad de Río Ceballos (Departamento Colón) para el período 1991-2011 (Giorgis *et al.*, 2013). Luego se procedió a la corroboración de la precisión de límites geográficos de los eventos de fuego a partir de una base de datos proporcionada por el Dr. J. P. Argañaraz sobre vectores de incendios basados en imágenes satelitales Landsat TN y ETM, con una resolución espacial de 30 m, para el periodo 1999-2011 (Argañaraz *et al.*, 2015 a). Finalmente, se combinaron entrevistas con residentes locales de la zona rural y observaciones *in situ* para corroborar definitivamente los registros de incendios (Carbone, 2017). A partir de todo lo dicho anteriormente se seleccionaron 6 sitios con diferentes regímenes de fuego: no quemados y quemados, estos últimos con 3 a 4 fuegos durante el periodo de 25 años analizado (Tabla 1, Figura 1, 2).

Todos los sitios seleccionados pertenecen a propiedades privadas y además, los sitios La Quebrada y Sitio A están incluidos dentro de los límites de la Reserva Hídrica Natural Parque La Quebrada. La selección de estos fue realizada en base a los siguientes criterios tendientes a minimizar las diferencias atribuidas a la identidad del sitio de muestreo: relativa cercanía (distancia promedio entre sitios de 1530 m), altitud (rango de elevación entre 824-1206 m s.n.m.), posición topográfica (ladera media), exposición (N, en su mayoría) y pendiente (Tabla 1). Cabe destacar que trabajos previos realizados en los mismos sitios de muestreo que este estudio, han constatado empíricamente que la elevación de los sitios no está relacionada con la calidad del suelo (Carbone & Aguilar, 2017) y que la carga ganadera no afecta la composición de la comunidad de plantas (Carbone *et al.*, 2017).

Tabla 1: Características topográficas y régimen de fuego para el periodo 1991-2016, de los 6 sitios de muestreos en el Chaco Serrano, provincia de Córdoba, centro de Argentina. (Modificada de Carbone, 2017).

Código	Nombre del sitio	Elevación	Coordenadas	Pendiente Dominante	Años de fuego	Nº de fuegos	Régimen de fuego
LQ	La Quebrada	824-845	31°9'11.73" S 64°20'40.35" O	O	-	0	
In	Indarte	976-1000	31°6'38.83" S 64°22'18.54" O	Irregular	-	0	No quemado
S	Salto	952-965	31°6'29.48" S 64°21'22.38" O	NE	-	0	
F	Sitio F	1017-1036	31°7'8.16" S 64°21'48.50" O	Irregular	1995 2007 2011	3	
A	Sitio A	1180-1206	31°7'49.94" S 64°24'10.49" O	N	1991 1993 2000 2011	4	Quemado
Can	Candongá	1030-1040	31°5'38.53" S 64°21'05.79" O	N	1995 2003 2008 2011	4	

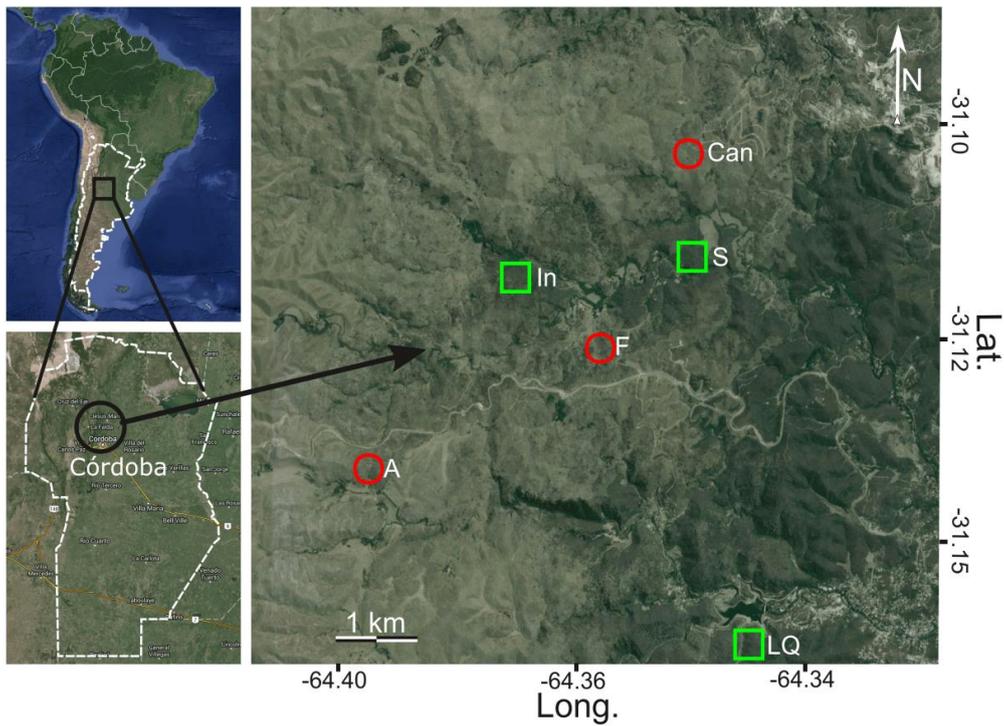


Figura 1: Localización de los sitios de estudio en el Chaco Serrano, provincia de Córdoba, centro de Argentina. Escenarios no quemados (sitios LQ, In y S; cuadrados verdes), y escenarios quemados (sitios F, A y Can; círculos rojos). El código de referencia de los sitios se muestra en la Tabla 1.

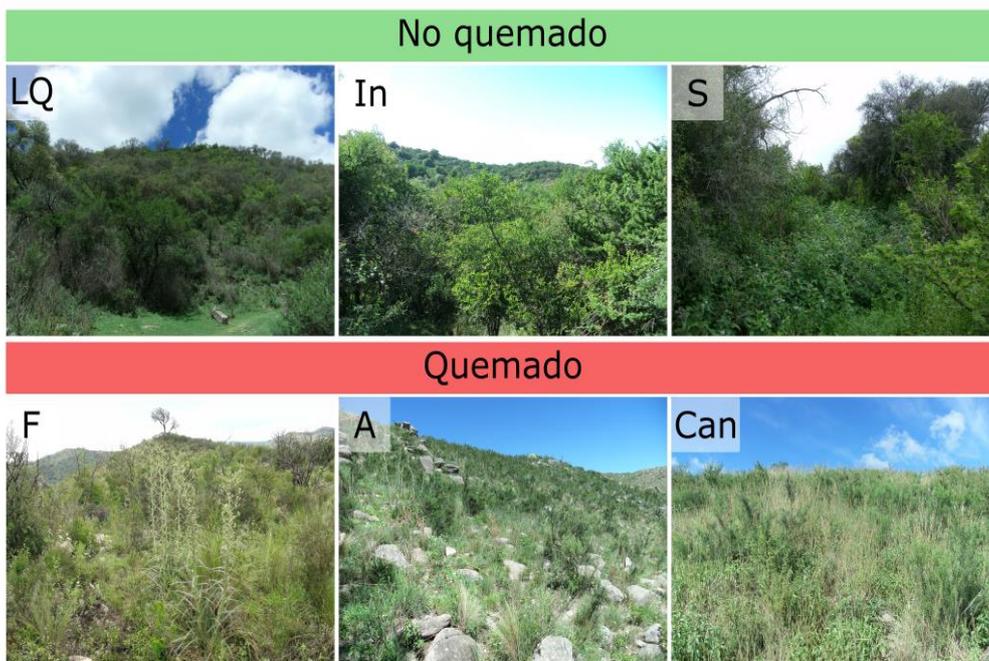


Figura 2: Fisonomía característica de los sitios de estudio en diferentes escenarios de fuego: no quemado y quemado. El código de referencia de los sitios se muestra en la Tabla 1.

Especie de estudio

Acacia (Leguminosae), significa “punta, filo” y hace referencia a las espinas que presentan la mayoría de sus especies. Es un género típicamente pantropical, incluyendo especies que se distribuyen por regiones tropicales y subtropicales de América, África, Asia y Australia (Cialdella, 1984). De las 1450 especies que conforman el género (Guinet & Vassal, 1978; Ross, 1981; Luckow, 2005), 21 crecen en Argentina (Pometti *et al.*, 2010). Es importante destacar que en base a los nuevos estudios filogenéticos que demuestran la polifilia del género *Acacia*, se ha propuesto su disgregación en 5 géneros. Como resultado de la nueva combinación, la especie en estudio pasaría a llamarse *Vachellia caven* (Molina) Seigler & Ebinger (Seigler & Ebinger, 2005). Sin embargo, el estatus nomenclatural del género *Acacia* sigue en discusión (Smith & Figueiredo, 2011), por lo tanto tomamos el criterio de seguir utilizándolo. *Acacia caven* (Molina) Molina, localmente denominada “espinillo”, es un árbol pequeño (2-6 m de altura), semi-caducifolio, con inflorescencias globosas amarillas (Rodríguez *et al.*, 1983; Figura 3). Las flores, agrupadas en las inflorescencias, son sésiles, aromáticas, sin néctar, hermafroditas y masculinas por aborto del ovario. Poseen cáliz y corola con 5-6 lóbulos, ambos ciclos dorsalmente pubescentes. Los estambres son numerosos con anteras eglandulosas (Cialdella, 1984). El polen se presenta agrupado en políades, estructuras que contienen aproximadamente 32 granos de polen. El ovario es subsésil y puede contener en promedio 30 óvulos. Por lo tanto, una políade es capaz de fecundar prácticamente todos los óvulos de un ovario (Baranelli *et al.*, 1995). El fruto es una legumbre globosa o elipsoide, negro brillante, lisa y contiene entre 25-30 semillas (Cialdella, 1984).

El sistema sexual es andromonico, por lo que las flores hermafroditas y masculinas están presentes en la misma planta. Cada inflorescencia puede desarrollar entre 20 a 60 flores aproximadamente con un porcentaje variable de flores hermafroditas y masculinas (Peralta *et al.*, 1992; Baranelli *et al.*, 1995). Se pueden distinguir tres tipos de inflorescencias: masculinas (compuestas únicamente por flores masculinas), hermafroditas (compuestas únicamente por flores hermafroditas) y mixtas (que presentan tanto flores masculinas como hermafroditas) (Calviño *et al.*, 2014). Además, esta especie es autoincompatible estricta, por lo tanto depende exclusivamente de insectos polinizadores que transporten polen entre diferentes plantas para producir frutos y semillas viables (Peralta *et al.*, 1992; Ashworth, 2004). Es polinizada por gran variedad de insectos nativos incluyendo abejas, moscas y avispa, pero su polinizador más frecuente es la abeja exótica *Apis mellifera*

(Ashworth, 2004; Aguilar, 2005). Es importante destacar que esta especie no presenta multiplicación vegetativa y sólo puede reproducirse por semillas, que son dispersadas por cabras, vacas, guanacos, etc. (Ashworth, 2004).

Presenta una extensa distribución geográfica, abarcando Chile, Bolivia, Paraguay, Uruguay, Brasil y Argentina. En nuestro país es dominante en comunidades secundarias en las provincias fitogeográficas del Chaco, Monte, Espinal y Selva Paranaense (Cabrera, 1976). En los ecosistemas serranos, junto con especies como *Acacia aroma*, forma bosques de sustitución en sitios donde el fuego es el principal modelador del paisaje (Zak & Cabido, 2002). Es una especie pionera muy común en sitios disturbados (Giorgis *et al.*, 2011; Ashworth *et al.*, 2015) y su presencia es indicadora de alteraciones ambientales (sobrepastoreo y fuego), por lo cual se la considera una especie con cierto potencial para la restauración ecológica (Aronson *et al.*, 1993; Demaio *et al.*, 2002). Al igual que muchas Leguminosas leñosas (Brewbaker *et al.*, 1990), es capaz de fijar nitrógeno atmosférico a partir de la asociación simbiótica con bacterias que se desarrollan en nódulos radicales (Ferrari & Wall, 2004; Pérez, 2004). Por lo tanto, *A. caven* podría realizar un importante aporte al ciclado de nutrientes y ser un elemento clave en la restauración de ecosistemas incendiados.

Diseño experimental

Se seleccionaron 7 individuos adultos por sitio (N total = 42) en agosto de 2016 y se realizó su seguimiento hasta febrero de 2017, abarcando el periodo de floración y fructificación de la especie.

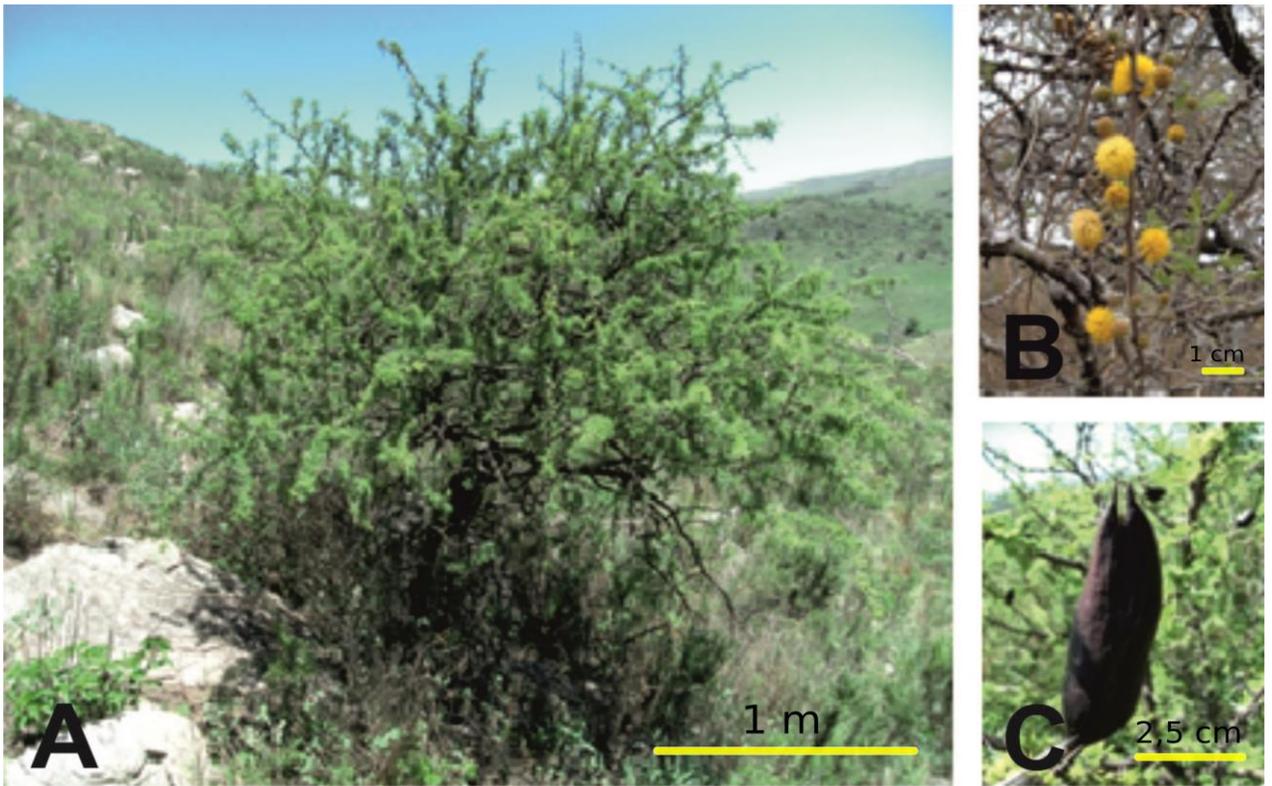


Figura 3: Individuo adulto de *Acacia caven* en sitio quemado (A), rama con inflorescencias (B) y fruto maduro (C).

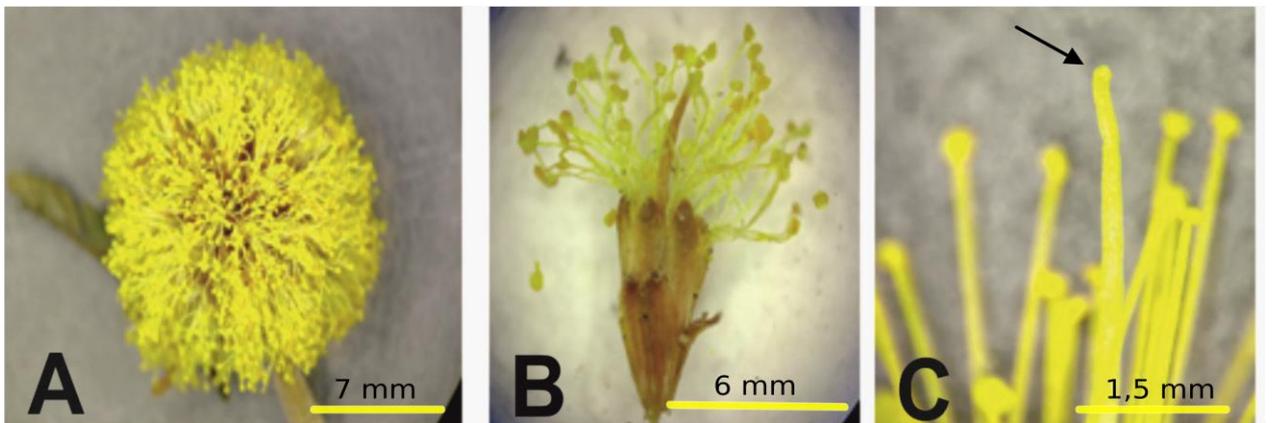


Figura 4: Vista en microscopio esteroscópico de inflorescencia de *Acacia caven* (A), flor hermafrodita (B) y estilo con poliáde (C).

Evaluación de expresión sexual, polinización y éxito reproductivo.

Para estimar la expresión sexual, se recolectaron al azar 20 inflorescencias por planta y se clasificaron las inflorescencias en mixtas, hermafroditas y masculinas, dependiendo de la presencia de flores hermafroditas y masculinas. Esta clasificación se realizó en el laboratorio con ayuda de un microscopio estereoscópico. Se determinó la proporción de inflorescencias masculinas por planta como el número de inflorescencias masculinas/número total de inflorescencias (masculinas, mixtas y hermafroditas).

Para determinar la proporción de flores polinizadas por planta se colectaron al azar 14 inflorescencias senescentes por planta previamente expuestas a los polinizadores. De cada inflorescencia se seleccionaron 3 flores al azar (42 flores por planta) y en esas flores se observó en laboratorio con ayuda de un microscopio estereoscópico la presencia/ausencia de polen (políade) depositado en el estigma.

El éxito reproductivo se cuantificó como producción de frutos. Para eso se seleccionaron 3 ramas por planta al azar y se cuantificó el número total de inflorescencias producidas en 50 cm de longitud de cada rama. Luego de 90 días de marcadas las inflorescencias, se cuantificó el número de frutos maduros producidos en las mismas ramas. La producción de frutos se calculó como el número de frutos maduros/ el número de inflorescencias, corrigiendo por la proporción de inflorescencias hermafroditas y mixtas estimadas para cada planta, ya que sólo estas pueden producir frutos.

$$\text{Éxito Reproductivo} = \frac{NF}{NMH}$$

Donde NF es el número de frutos maduros y NMH es el número de inflorescencias mixtas y hermafroditas estimadas por planta. NMH se calculó como el número de inflorescencias hermafroditas + mixtas / hermafroditas + mixtas + masculinas) *100, contadas en 20 inflorescencias recolectadas al azar en la planta.

Por otro lado, para estimar el tamaño de las plantas marcadas a campo se midió el perímetro de él/los tallos con una cinta métrica, y luego se calculó el diámetro total de la planta a la base. En el caso que la planta estuviera ramificada desde la base, se midieron todas las ramas vivas y se sumaron los diámetros.

Análisis estadístico:

Para evaluar si la expresión sexual, la proporción de polinización y la fructificación difieren entre las condiciones no quemado y quemado, se usaron modelos lineales generalizados mixtos, con distribución binomial de los errores ya que estas tres variables respuesta fueron proporciones. Este tipo de análisis también tuvo el objetivo de controlar la fuente de variación atribuida a la identidad del sitio sujeto a una misma condición de fuego. Se consideró como factor fijo la condición de fuego con dos niveles, no quemado y quemado de alta frecuencia de fuego, y como factor aleatorio a la identidad del sitio, anidado dentro de condición (N=3, tres replicas por condición). Asimismo, al analizar el efecto del fuego sobre la expresión sexual, la proporción de polinización y el éxito reproductivo, se utilizó el diámetro de los individuos como una covariable luego de haber revisado los supuestos para la inclusión de la covariable en el modelo (ausencia de interacción entre ésta y el factor fijo). Con el fin de evaluar si variaciones en el éxito reproductivo de *A. caven* entre condiciones son mejor explicadas al considerar el nivel de polinización y la expresión sexual, se utilizaron estas dos últimas como covariables. Al probar los supuestos, la interacción entre el factor fijo condición (quemado, no quemado) y polinización y expresión sexual fue significativa, por lo que finalmente se utilizó un modelo mixto bifactorial. Para realizar estos análisis se utilizó la función *lmer* del paquete *lme4* (Bates *et al.*, 2015). Para evaluar el supuesto de homogeneidad de varianzas para la correcta interpretación de los resultados, se estimó la sobredispersión mediante el cálculo del Parámetro de Escala, $\hat{c} = \sum(\text{Residuos de Pearson}^2)/\text{grados de libertad}$. Se pudo constatar una excesiva sobredispersión ($\hat{c} > 3$) en los modelos explicativos de todas las variables respuesta (Burnham & Anderson, 2002). Esta falta de homogeneidad de varianzas entre condiciones fue corregida utilizando selección de modelos por el criterio de información de Akaike para datos sobredispersos, corrigiendo también para muestras pequeñas (QAICc, función *dredge* del paquete *MuMin*; Bartón, 2016). El modelo con mejor ajuste fue el que presentó el valor más bajo de QAICc.

Para la comparación entre modelos anidados se calculó el ΔQAICc como la diferencia entre un modelo dado y el modelo con el mejor ajuste. La significancia del factor fijo fue determinada mediante el estadístico Z, el valor de P e intervalos de confianza en base a promediar los múltiples modelos de acuerdo a su peso relativo (función *model.avg* del paquete *MuMin*; Bartón, 2016). Todos los análisis fueron desarrollados utilizando el software estadístico R, versión 3.3.1 (R Core Team, 2017).

Resultados:**Expresión sexual:**

La proporción de inflorescencias masculinas por planta (probabilidad de ser macho) en *A. caven* varió entre cero, plantas completamente femeninas, y 0,70, plantas mayoritariamente masculinas, y no difirió significativamente entre los escenarios quemado (Q) y no quemado (NQ) ($Z=0,838$ $P=0,402$). Sin embargo, el diámetro basal de los individuos explicó las variaciones en la proporción de inflorescencias masculinas ($Z= 2,718$, $P=0,007$; Apéndice I): cuanto mayor el diámetro basal, menor la probabilidad de ser masculina en ambas condiciones (Figura 5).

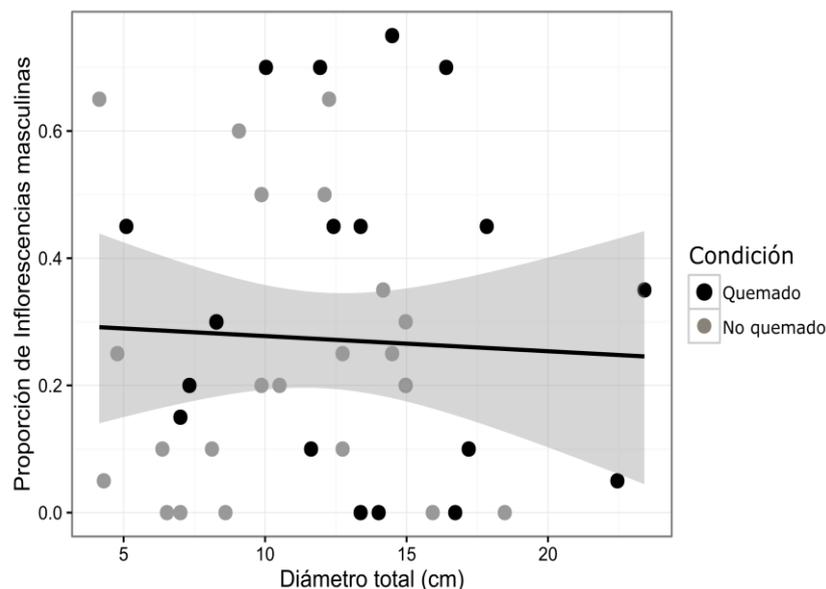


Figura 5: Relación entre proporción de inflorescencias masculinas y diámetro basal de individuos de *Acacia caven* en escenarios quemados (negro) y no quemados (gris).

Polinización:

El factor fuego no afectó significativamente los niveles de polinización de *A. caven* ($Z=1,497$, $P=0,134$, Apéndice II), y el diámetro de las plantas tampoco ($Z=0,544$, $P=0,586$). La mayor proporción promedio de flores polinizadas fue de 0.45 ($DE \pm 0,17$) en el sitio S (NQ), mientras que el promedio más bajo fue de 0,30 ($DE \pm 0,17$) en el sitio F (Q) y se observó mayor variabilidad en la proporción de flores polinizadas entre sitios de la condición no quemada que entre sitios de la condición quemada (Figura 6).

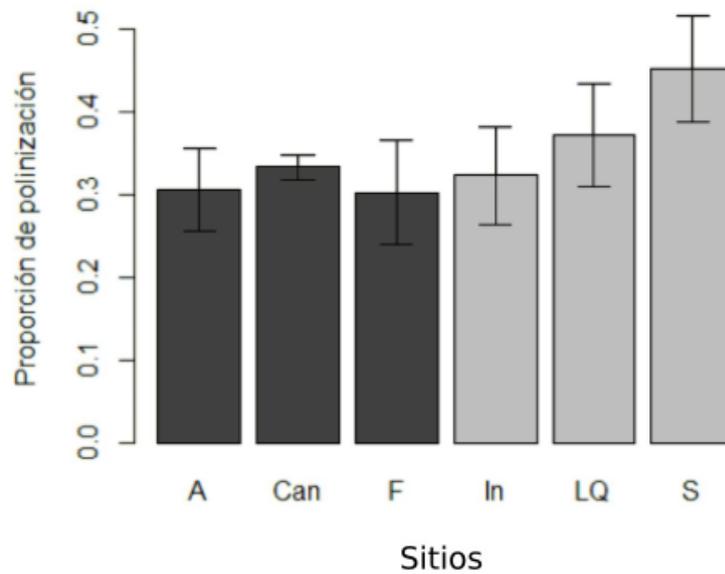


Figura 6: Proporción de flores polinizadas de *Acacia caven* en sitios quemados (negro) y no quemados (gris). Los valores graficados corresponden a la media \pm error estándar.

Éxito Reproductivo:

No todas las plantas fructificaron, entre el 29-31% de las plantas mayormente femeninas (proporción de inflorescencias masculinas menor a 0,5) no fructificaron en la condición no quemada y quemada, respectivamente y entre el 14-5% de las plantas mayormente masculinas (proporción de inflorescencias masculinas superior a 0,5) no fructificaron en la condición no quemada y quemada, respectivamente. El menor porcentaje de plantas fructificadas se encontró en los sitios A (Q) e Indarte (NQ) 33 % y 43 %, respectivamente. Porcentajes intermedios de plantas fructificadas en los sitios Candonga (Q), La Quebrada (NQ) y Salto (NQ) donde entre el 57 % y el 71 % de los individuos produjeron frutos, y en el sitio F (Q) todas las plantas fructificaron exitosamente (Figura 7). No hubo diferencias significativas en el éxito reproductivo de las plantas que fructificaron entre los escenarios quemados y no quemado ($Z= 0,466$, $P= 0,641$) y el valor promedio de éxito reproductivo a través de todos los sitios fue de 0,01 ($DE \pm 0,03$). El diámetro de las plantas se relacionó positivamente con el éxito reproductivo en ambas condiciones ($Z=2,081$, $P=0,038$, Figura 8; Apéndice III). El éxito reproductivo difirió entre condiciones dependiendo de la expresión sexual (interacción entre condición y expresión sexual $Z= 6,160$, $P<0,001$). Es decir, cuando las plantas

son mayormente femeninas el éxito reproductivo no difiere entre condiciones, sin embargo a medida que aumenta la expresión sexual masculina el éxito reproductivo difiere y aumenta solamente en la condición quemado (Figura 9). Asimismo, el éxito reproductivo difirió entre condiciones dependiendo de la proporción de polinización (interacción entre condición y polinización, $Z= 4,325$, $P<0,001$). Cuando la proporción de polinización es alta el éxito reproductivo no difiere entre condiciones, pero a medida que la proporción de polinización disminuye, el éxito reproductivo difiere y aumenta en la condición quemado (Figura 10).

Es interesante destacar que en condiciones no quemadas las plantas no sólo presentaron valores bajos de éxito reproductivo sino que la variabilidad entre plantas fue muy baja, es decir, todas las plantas tuvieron éxito reproductivo bajo, a diferencia de la condición quemada, donde el éxito reproductivo por planta en general también fue bajo pero la variabilidad fue alta, es decir, algunas plantas presentaron éxito reproductivo alto (Figura 9). Asimismo, la mayor expresión masculina se encontró en plantas de sitios quemados (Figura 9). La fructificación también varió notablemente entre sitios, encontrándose en el sitio F (Q) además de la mayor proporción de plantas que fructificaron (100 %), los valores más altos de éxito reproductivo por planta (Figura 11).

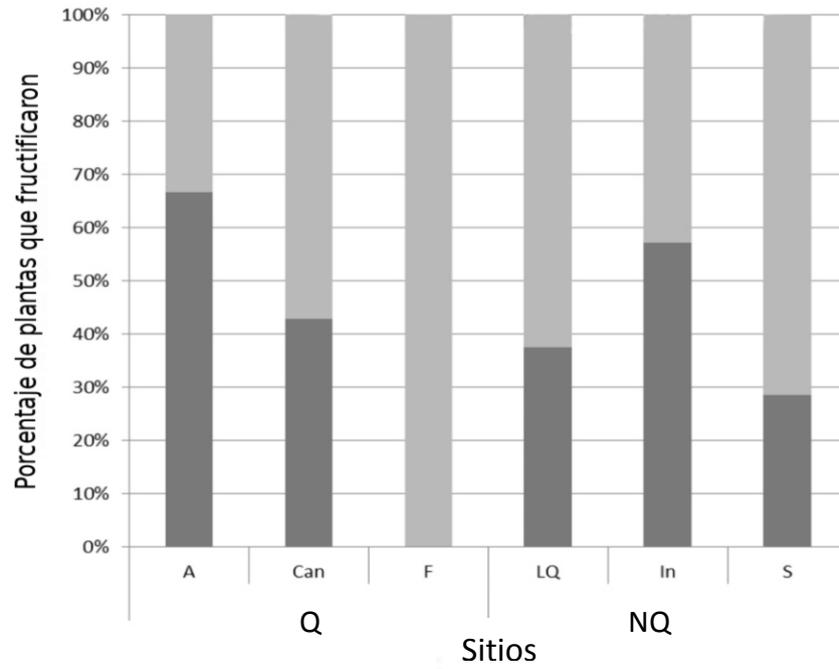


Figura 7: Porcentaje de plantas de *Acacia caven* que fructificaron (gris) y no fructificaron (negro) en sitios quemados (Q) y no quemados (NQ)

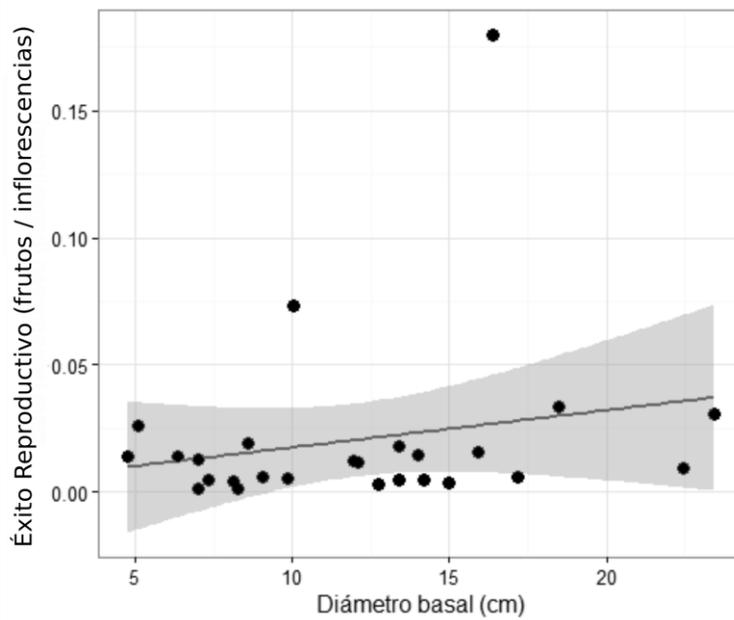


Figura 8: Relación entre el éxito reproductivo y el diámetro basal de individuos de *Acacia caven*. Sólo se grafican las plantas cuya fructificación fue mayor a cero.

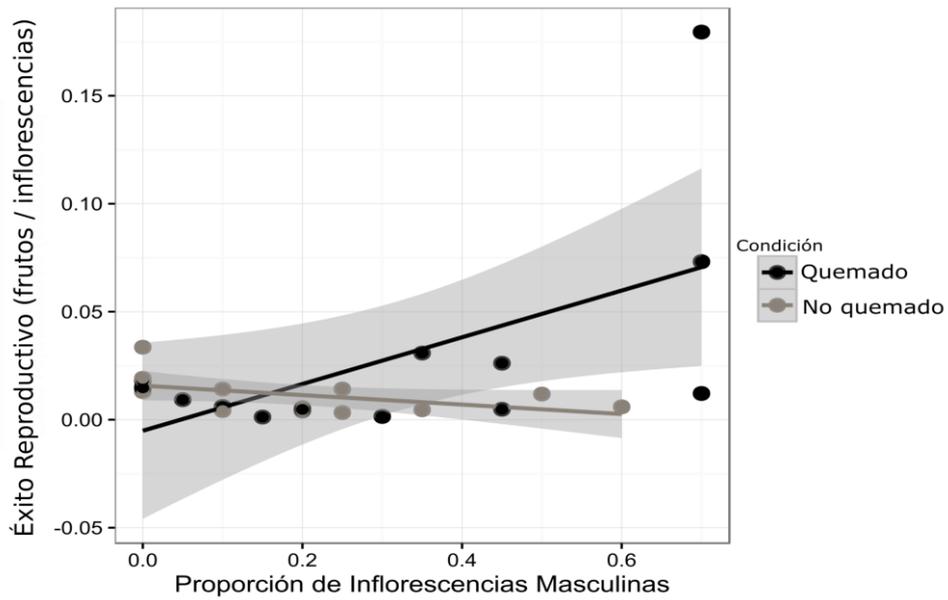


Figura 9: Relación entre el éxito reproductivo y la proporción de inflorescencias masculinas en escenarios quemados (negro) y no quemado (gris). Sólo se grafican las plantas cuya fructificación fue mayor a cero.

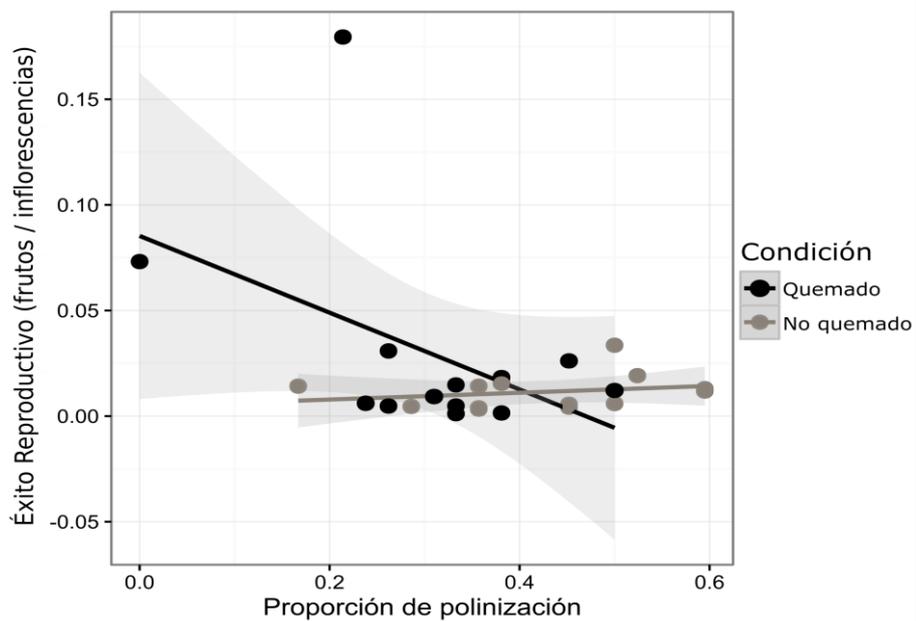


Figura 10: Relación entre éxito reproductivo y proporción de flores polinizadas en *Acacia caven* en escenarios quemado (negro) y no quemado (gris). Sólo se grafican las plantas cuya fructificación fue mayor a cero.

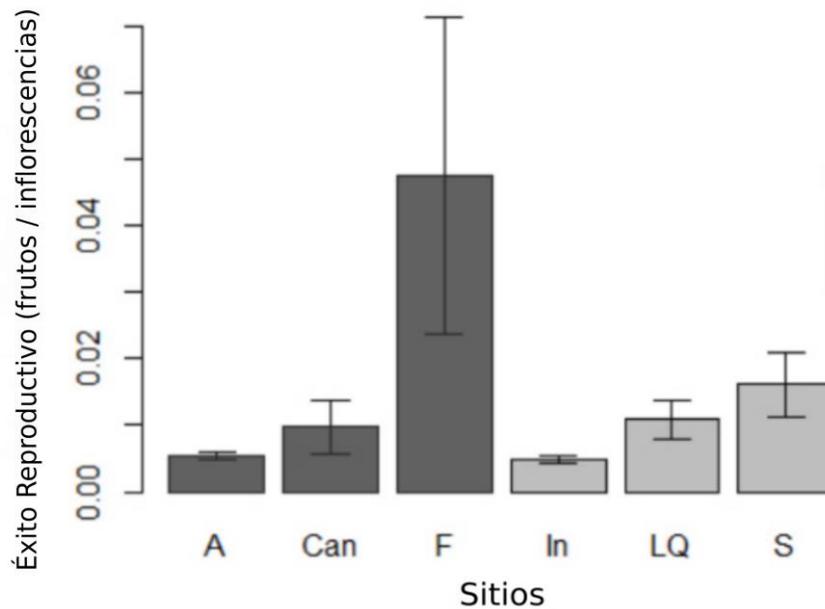


Figura 11: Éxito reproductivo (frutos/inflorescencias) de las plantas que fructificaron en sitios quemados (negro) y no quemados (gris). Los valores graficados corresponden a media \pm error estándar.

Discusión

El fuego genera importantes cambios en las propiedades del suelo, modificando la disponibilidad de recursos abióticos (Raison, 1979). Investigaciones realizadas previamente en los sitios del presente estudio, mostraron que las variaciones en la calidad del suelo fueron explicadas por el régimen de fuego, y que particularmente existe una disminución en el contenido de agua, nitratos y conductividad eléctrica al aumentar la frecuencia de fuego (Carbone & Aguilar, 2017, Apéndice IV). Inicialmente se hipotetizó que estas diferencias edáficas afectarían la expresión sexual de *A. caven*, aumentando la expresión de la función masculina en los sitios quemados por la menor disponibilidad de recursos abióticos. Sin embargo, los resultados muestran que el factor fuego no afectó la expresión sexual en *A. caven*, lo que insinúa que esta especie podría presentar mecanismos para lidiar con la limitación de recursos abióticos generada por la frecuencia de fuego. El hecho de que plantas de mayor diámetro sean más femeninas, sugiere que en *A. caven* esta expresión sexual es efectivamente más costosa. Como muchas especies de la familia Leguminosae (Sprent & Sprent, 1990), *A. caven* es capaz de fijar nitrógeno atmosférico (N_2) a partir

de la asociación simbiótica con bacterias que se desarrollan en los nódulos radicales (Ferrari & Wall, 2004; Pérez, 2004). Esta capacidad, que en general es favorecida en sitios con mayor nivel de estrés (Raison, 1979), y la mayor disponibilidad de recurso lumínico en sitios quemados, podrían explicar el hecho de que la expresión sexual sea similar entre los escenarios quemados y no quemados. La planta podría tolerar la limitación de nutrientes del suelo, especialmente la de nitratos, y asignar recursos a la función femenina a pesar del costo energético que esta requiere. Estudios previos demuestran que la capacidad de asociarse simbióticamente con bacterias fijadoras de N_2 permite a las leguminosas adaptarse a diversas condiciones y contrarrestar limitaciones de nutrientes impuestas por altas frecuencias de fuego (Carreira & Neil, 1992; Georgen & Chambers, 2009; Carbone & Aguilar, 2016).

Es importante destacar que las plantas que presentaron ramificaciones basales fueron registradas casi exclusivamente en sitios quemados, a diferencia de los individuos de sitios no quemados que en general mostraron un único tallo principal. Esto se relaciona con el hecho de que el rebrote basal es la principal estrategia de supervivencia post- fuego de la especie en estudio, al igual que la mayoría de las especies leñosas del Chaco Serrano (Torres *et al.*, 2014; Herrero *et al.*, 2015). La estrategia de rebrote luego de un fuego, conlleva un gran costo asociado a reinvertir en las estructuras vegetativas que fueron eliminadas por el disturbio (Bond & Midgley, 2001). Los resultados de este estudio sugieren que *A. caven* tiene la capacidad de obtener los nutrientes necesarios que le permitirían no sólo recuperar su biomasa vegetativa sino también mantener sus funciones sexuales y reproductivas en sitios con suelos empobrecidos por la alta frecuencia de fuego.

Por otro lado y con respecto al diámetro, los resultados mostraron una relación negativa entre la proporción de inflorescencias masculinas y el diámetro de las plantas en ambos escenarios. Esto indicaría que la asignación a la función masculina en *A. caven* puede ser explicada por el tamaño de las plantas, esta función al ser menos costosa, es favorecida en plantas que tienen menos recursos almacenados o menos capacidad de adquisición de recursos debido a su menor tamaño (e.g., Klinkhamer *et al.*, 1997; Sánchez-Vilas & Pannell 2010). Resultados similares se han encontrado en otras investigaciones, particularmente en plantas que son polinizadas por animales, donde la relación entre el tamaño de la planta y la asignación a la función masculina (mayor proporción de flores masculinas) es negativa (Klinkhamer *et al.*, 1997; Calviño & Galetto, 2010).

Acacia caven es una especie pionera (Ashworth *et al.*, 2015) y por esta característica, posiblemente sea buena colonizadora en sitios disturbados pero mala competidora en comunidades más maduras (Grime, 1977). En este sentido, hay trabajos que muestran que las especies fijadoras de nitrógeno y malas competidoras por el recurso lumínico, tienden a desaparecer en sitios con gran cantidad de nutrientes. En estos casos, se argumenta que al incrementar la disponibilidad de nutrientes, ocurriría un cambio del factor limitante, pasando de una competencia por nutrientes del suelo (cuando estos son escasos) a una competencia por luz (cuando los nutrientes son abundantes). Por el contrario, dichas especies se verían favorecidas en sitios que comparativamente tienen menos cantidad de nutrientes, donde la competencia por el recurso lumínico es menor (Suding *et al.*, 2005). En este estudio, se observó que en plantas mayormente femeninas el éxito reproductivo no difiere entre los escenarios quemados y no quemados, pero sí se observaron diferencias en plantas mayormente masculinas, donde el éxito reproductivo es mayor en la condición quemada. Esto podría indicar que las plantas masculinas podrían ser más eficientes en la tasa de obtención de recursos (del suelo y lumínico) para la producción de frutos sólo en condiciones de menor competencia como sería el caso de los sitios quemados. Otro resultado que apoya esta idea es el porcentaje de plantas masculinas que no fructificaron, en la condición quemada fue de un 5% mientras que en la condición no quemada este valor prácticamente se triplicó, alcanzando un 14%. Esto sugiere que *A. caven* no sólo sería mala competidora a nivel interespecífico, sino que a nivel intraespecífico las plantas mayormente masculinas serían peores competidoras que las plantas femeninas.

Con respecto a los niveles de polinización, no se hallaron diferencias significativas de la proporción de flores polinizadas entre los escenarios quemado y no quemado. Debido a que de la especie en estudio es totalmente dependiente de insectos para que se produzca el depósito de una políade en el estigma, los resultados indican que la frecuencia de visitas efectivas de polinizadores (donde hay depósito de polen) no es afectada por el fuego en *A. caven*. Estos resultados concuerdan con estudios previos realizados en los mismos sitios, que concluyeron que la frecuencia de fuego no afectó la riqueza, composición y frecuencia de visitas de polinizadores en dos Leguminosas herbáceas (*Desmodium uncinatum* y *Rhynchosia edulis*, Carbone & Aguilar, 2017). Esta observación es interesante ya que estas dos especies presentan un ensamble reducido de polinizadores (Carbone & Aguilar, 2017), a diferencia de *A. caven*, que tiene un ensamble de polinizadores mucho más amplio (Ashworth, 2004).

Si bien en el presente estudio no se evaluó la diversidad y composición del ensamble de polinizadores, es válido suponer que los resultados aquí obtenidos podrían ir en la misma dirección que los encontrados por Peralta *et al.* (2017). Estos, sugieren que las comunidades de plantas y polinizadores alcanzan una estructura estable luego de 3-7 años de un evento de fuego, por lo que tendrían capacidad de resiliencia frente a repetidos eventos de fuego (Carbone & Aguilar, 2017). La recuperación de los polinizadores implicaría que se restablezcan las poblaciones en los sitios disturbados o que los polinizadores se movilizan desde otros sitios o parches no quemados producto de la heterogeneidad espacial que genera el fuego (Ponisio *et al.*, 2016; Brown *et al.*, 2017). Es importante destacar que el fuego tiene un limitado papel en determinar la recuperación de animales, debido a que su recolonización depende más de sus dinámicas metapoblacionales a nivel del paisaje (van Mantgem *et al.*, 2015). Se ha sugerido que la recolonización de zonas quemadas por la fauna de insectos depende principalmente del tamaño del incendio, de la disponibilidad de refugios no quemados y del tiempo transcurrido desde el fuego. Debido a que la polinización es uno de los procesos implicados en la regeneración de las plantas que se encuentra más amenazado por los disturbios humanos (Neuschulz *et al.*, 2016), estos resultados aportarían conocimiento original sobre dicho proceso y sus efectos en la dinámica reproductiva de plantas del Chaco Serrano en el contexto de la ecología del fuego. Sin embargo, no se puede dejar de mencionar la necesidad de indagar en la consistencia de las tendencias encontradas en este estudio, ya que la metodología utilizada para estimar la polinización (conteo de polen depositado en el estigma) no nos permite conocer la calidad de la polinización, que a su vez podría estar relacionada con cambios en la composición del ensamble de polinizadores y/o de su comportamiento de forrajeo.

En especies autoincompatibles, el polen propio, además de ser incapaz de germinar, impide e interfiere el depósito de granos de polen de otros individuos, potencialmente compatibles. Se ha visto que la geitonogamia (i.e., polinización entre flores de una misma planta) es una de las interferencias más comunes en plantas con floración masiva y aún mayor en especies con polen agrupado en políades, como *A. caven*, donde una políade ocupa todo el estigma e impide el depósito de otras (Augspurger, 1980; Calviño, 2014). Al respecto, se ha observado que diferentes grupos o gremios de polinizadores pueden responder al fuego de distinta manera y por ende afectar la calidad de la polinización, independientemente de la cantidad, y el éxito reproductivo de las plantas (Ne'eman *et al.*, 2000). Algunos polinizadores, como la

abeja exótica *Apis mellifera*, se caracterizan por tener un comportamiento que favorece la geitonogamia (Aizen & Feisinger, 1994). Si bien esta abeja es uno de los polinizadores más frecuentes de *A. caven* (Ashworth, 2004), aún se desconocen los efectos del fuego sobre el comportamiento de colonias silvestres. Como una consecuencia de la polinización mediada por *A. mellifera*, la mayor parte de los estigmas podrían recibir polen no compatible, siendo posible encontrar plantas con más del 40% de sus flores polinizadas, pero sólo alrededor del 2% de las flores se transforman en fruto (Figura 10).

Un resultado particularmente interesante y opuesto a las predicciones realizadas, es la relación entre la proporción de flores polinizadas y el éxito reproductivo de las plantas. Cuando la proporción de flores polinizadas es alta, el éxito reproductivo no difiere entre condiciones quemada y no quemada, pero cuando la proporción de polinización disminuye, el éxito reproductivo difiere, siendo mayor en la condición quemada. Este resultado se puede explicar como una combinación de dos factores, calidad de la polinización y recursos. En especies autoincompatibles la eficiencia de la polinización depende no sólo de la cantidad de polen depositado, si no también de la calidad del mismo. Debido a la floración masiva de esta especie y al comportamiento de algunos de sus polinizadores más frecuentes, se podría asumir que a medida que aumenta la proporción de flores visitadas (polinizadas), aumenta la proporción de flores que reciben polen no compatible, es decir, polen de la misma planta que no puede originar frutos (Augspurger, 1980). Si esto es correcto, cuanto menor la proporción de polinización, mayor la probabilidad de depósito de polen compatible y mayor el éxito reproductivo. Esta explicación es válida para la condición quemada, pero en la condición no quemada el éxito reproductivo siempre fue bajo independientemente del nivel de polinización. Como se mencionó antes, posiblemente la competencia sea mayor en comunidades no quemadas con mayor desarrollo en cobertura y altura de la vegetación, y por ende *A. caven* esté más limitada por recursos, con lo cual las mejoras en la calidad de la polinización al disminuir la proporción de polinización, no se verían reflejadas en la fructificación.

Finalmente, si en la condición no quemada hubiera mayor competencia por recursos, se habría esperado una mayor expresión femenina, y la expresión sexual no difirió entre condiciones. Posiblemente esta mayor competencia en la condición no quemada no se refleje en la expresión sexual debido a que en la asignación reproductiva, la expresión sexual de las flores representa una inversión en recursos mucho menor que la producción de frutos (Laporte & Delph, 1996).

En síntesis, los resultados de este estudio indican que *A. caven* está adaptada a los efectos del fuego y en especial el éxito reproductivo de las plantas masculinas es favorecido en la condición quemada, al menos en el piso altitudinal aquí estudiado (800-1200 m s.n.m.). Esto se ve representado en varios aspectos, la especie no sólo es capaz de regenerar su biomasa vegetativa sino también mantener sus funciones sexuales y reproductivas luego de reiterados incendios, permitiéndole persistir y mantener poblaciones viables en sitios quemados. Estas respuestas probablemente estén asociadas a su capacidad de fijar simbióticamente N_2 y a la mayor disponibilidad del recurso lumínico en condiciones quemadas.

Este estudio contribuye a entender algunos aspectos sobre la biología reproductiva de *A. caven* en el contexto de la ecología del fuego en el Chaco Serrano. En futuros estudios sería interesante seguir indagando sobre el efecto del factor fuego en el ensamble de polinizadores de la especie estudiada, así como también comparar la capacidad competitiva de *A. caven* con otras especies nativas, evaluando si efectivamente las plantas más masculinas son menos competitivas que las femeninas y si existen diferencias en el vigor de la progenie producida por plantas que difieren en su expresión sexual.

Apéndices:

Apéndice I: Selección de modelos explicativos de la proporción de inflorescencias masculinas en base al criterio de información de Akaike para muestras pequeñas, corregido por el valor de sobredispersión.

Modelo	Grados de libertad	QAICc	ΔQAICc	Importancia relativa
Nulo	2	82,4	0,00	0,415
Diámetro	3	82,9	0,49	0,325
Fuego	3	84,7	2,30	0,132
Diámetro+ Fuego	4	85,2	2,82	0,102
Diámetro * Fuego	5	87,9	5,50	0,027

Apéndice II: Selección de modelos explicativos de la proporción de polinización (proporción de flores polinizadas por planta) en base al criterio de información de Akaike para muestras pequeñas, corregido por el valor de sobredispersión.

Modelo	Grados de libertad	QAICc	ΔQAICc	Importancia relativa
Nulo	2	94,9	0,00	0,518
Diámetro	3	96,5	1,57	0,237
Fuego	3	97,3	2,37	0,159
Diámetro + Fuego	4	99,0	4,11	0,066
Diámetro * Fuego	5	101,4	6,51	0,020

Apéndice III: Selección de modelos explicativos de la proporción de fructificación (#frutos/#flores) en base al criterio de información de Akaike para muestras pequeñas, corregido por el valor de sobredispersión. Los individuos que presentaron valores de fructificación igual a cero fueron excluidos de este análisis.

Modelo	Grados de libertad	QAICc	ΔQAICc	Importancia relativa
Nulo	2	48,2	0,00	0,586
Diámetro	3	50,2	2,03	0,213
Fuego	3	50,9	2,77	0,147
Diámetro + Fuego	4	53,3	5,10	0,046
Diámetro * Fuego	5	56,7	8,52	0,008

Apéndice IV: Propiedades edáficas de los diferentes escenarios de fuego. Cada escenario está representado por 3 sitios, las muestras de suelo para llevar a cabo los respectivos análisis se tomaron en el año 2013, dos años después del último incendio. Fueron colectadas 4 muestras en cada sitio y se analizaron en el Laboratorio de Suelo y Agua de la Facultad de Ciencias Agropecuarias (UNC). Los valores reportados son medias \pm desvío estándar. En negrita se indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.05$) de los parámetros edáficos entre condiciones de fuego (Modificado de Carbone & Aguilar, 2016).

Propiedad del suelo	Escenario de frecuencia de fuego	
	No quemado	Quemado
Contenido de agua (%)	11,05 \pm 4,90	3,18 \pm 1,20
Materia orgánica (%)	6,37 \pm 0,25	5,00 \pm 0,70
Carbono orgánico (%)	3,70 \pm 0,20	2,90 \pm 0,36
Nitrógeno total (%)	0,27 \pm 0,01	0,21 \pm 0,05
Relación C:N	13,90 \pm 1,41	13,80 \pm 1,21
Nitrato (ppm)	38,27 \pm 19,10	8,40 \pm 2,46
Fosforo (ppm)	6,10 \pm 0,50	4,17 \pm 0,90
Sulfato (ppm)	24,07 \pm 15,40	22,23 \pm 9,21
pH	6,50 \pm 0,30	6,30 \pm 0,20
Conductividad eléctrica (dS/m)	0,67 \pm 0,10	0,37 \pm 0,10

Bibliografía:

- **Aguilar, R.** (2005) Efectos de la fragmentación de hábitat sobre el éxito reproductivo de especies bosque Chaqueño Serrano de Córdoba. Tesis Doctoral, FCEFYN, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- **Aizen, M.A, Feinsinger, P.**(1994).Habitat Fragmentation, Native Insect Pollinators, and Feral Honey Bees in Argentine Chaco Serrano. *Ecol. Appl.* 4, 378-392.
- **Argañaraz, J. P., Pizarro G. G., Zak M. & Bellis L. M.** (2015 a). Fire regime, climate, and Vegetation in the Sierras de Córdoba, Argentina. *Fire Ecol.* 11, 55-73.
- **Argañaraz, J. P., Pizarro, G. G., Zak, M., Landi, M. A., & Bellis, L. M.** (2015 b) Human and biophysical drivers of fires in semiarid Chaco mountains of central Argentina. *Sci. Total Environ.* 520, 1-12.
- **Aronson, J; Floret, C.; Le Floc'h, E.; Ovalle, C. & Pontainer, R.** (1993). Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. II. Case studies in southern Tunisia, central Chile and northern Cameroon. *Restor. Ecol.* 1,168-187.
- **Ashworth, L.** (2004). Variabilidad espacio-temporal en el éxito reproductivo de plantas leñosas del Bosque Chaqueño Serrano. Tesis Doctoral. FCEFYN, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- **Ashworth, L., Calviño, A., Martí, M. & Aguilar, R.** (2015). Offspring performance and recruitment of the pioneer tree *Acacia caven* (Leguminosae) in a fragmented subtropical dry forest. *Austral. Ecol.* 40, 634-641.
- **Augspurger. C.K.** (1980). Mass-flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. *Evolution* 34, 475-488.
- **Baranelli, J.L., Cocucci, A.A. & Anton, A.M.** (1995). Reproductive biology in *Acacia caven* (Mol.) Mol (Leguminosae) in the central región of Argentina. *Biol. J. Linn. Soc.* 119, 65–76
- **Bartón, K.** (2016). Multi-Model Inference. MuMin-package. <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html>. Acceso: 4 sept. 2017.
- **Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S.** (2015). lme4: Linear mixed-418 effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-7, URL: <http://CRAN.Rproject.org/package=lme4>.

- **Bond, W. J., & Keeley, J. E.** (2005). Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 20, 387-394.
- **Bond, W. J., & Midgley, J. J.** (2001). Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends Ecol. Evol.* 16, 45-51.
- **Bravo, S., Kunst, C., Gimenez, A., & Moglia, G.** (2001) Fire regime of a *Elionorus muticus* Spreng. savanna, western Chaco region, Argentina. *Int. J. Wildland Fire* 10, 65-72.
- **Brewbaker, J. L., K. B. Willers & B. Macklin.** (1990). Nitrogen fixing trees: validation and prioritization. Nitrogen Fixing Tree Research Report 8, 8-16.
- **Brown, J. & York, A.** (2017). Fly and wasp diversity responds to elements of both the visible and invisible fire mosaic. *Int. J. Wildland Fire* 26, 434-443.
- **Brunet, J.** (2005). Plant-pollinator interactions and pollen dispersal. *In:* Dafni, A., Kevan, P. G., & Husband, B. C. (Eds.). *Practical pollination biology.* 56-82. Enviroquest, Ltd. Cambridge, Ontario, Canadá.
- **Bucher, E.** (1982). Chaco and Caatinga. South American arid savannas, woodlands and thickets. *In:* Huntley, B. *et al.* (eds), *Ecology of tropical savannas.*
- **Bucher, E. & J. Schofield.** (1981). Economic assault on Chagas disease. *New Scit* 92, 321-324.
- **Burkle, L. A. & Irwin, R. E.** (2009). The effects of nutrient addition on floral characters and pollination in two subalpine plants, *Ipomopsi aggregata* and *Linum lewisii*. *Plant Ecol.* 203, 83–98.
- **Burnham, K. P., & D. R. Anderson.** (2002). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Segunda edición. Springer, New York.
- **Cabrera, A. L.** (1971) Fitogeografía de la República Argentina. *Bol. Soc. Argen. Bot.* 14, 1-42
- **Cabrera, A. L.** (1976). Regiones fitogeográficas argentinas. Segunda ed. Enciclop. Arg. Agric. y Jardinería. ACME, Buenos Aires.
- **Calviño, A., Ashworth, L., & Moyetta, N.** (2014). Fruit set increases with maleness in the andromonoecious *Acacia caven*. *Flora* 209, 457–463.
- **Calviño, A. & Galetto, L.** (2010). Variation in sexual expression in relation to plant height and local density in the andromonoecious shrub *Caesalpinia gilliesii* (Leguminosae). *Plant Ecol.* 209, 37-45.
- **Campbell, J. W., Hanula, J. L., & Waldrop, T. A.** (2007). Effects of prescribed

- fire and fire surrogates on floral visiting insects of the Blue Ridge province in North Carolina. . Biol. Conserv. 134, 393-404.
- **Capitanelli, C.** (1979). Clima. *En: Vázquez, J.B., Miatello, R.A., & Roqué, M.E.* (Eds.). Geografía física de la provincia de Córdoba. Ed. Boldt. Argentina.
 - **Carbone L. M.** (2017). Ecología reproductiva de Fabáceas nativas forrajeras en diferentes escenarios post-fuego de las Sierras Chicas de Córdoba (Argentina). Tesis Doctoral. FCEFyN, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
 - **Carbone, L.M. & Aguilar, R.** (2016). Contrasting effects of fire frequency on plant traits of three dominant perennial herbs from Chaco Serrano. *Austral Ecol.* 41, 778-790.
 - **Carbone, L.M. & Aguilar, R.** (2017) Fire frequency effects on soil and pollinators: what shapes sexual plant reproduction? *Plant Ecol.* 218, 1283–1297.
 - **Carbone, L.M, Aguirre-Acosta N., Tavella, J. & Aguilar, R** (2017). Cambios florísticos inducidos por la frecuencia de fuego en el Chaco Serrano. *Bol. Soc. Argen. Bot.* En prensa.
 - **Carreira, J. A., & Niell, F. X.** (1992). Plant nutrient changes in a semi-arid Mediterranean shrubland after fire. *J. Veg. Sci.* 3, 457-66
 - **Certini, G.** (2005). Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia* 143 ,1-10
 - **Charnov, E. L.** (1982). The theory of sex allocation. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
 - **Cialdella A.M.** (1984). El género *Acacia* (Leguminosae) en la Argentina. *Darwiniana* 25,59–111.
 - **Dafni, A., Izhaki, I. & Ne'eman, G.** (2012). The effect of fire on biotic interactions in Mediterranean basin ecosystems: pollination and seed dispersal. *Isr. J. Ecol. Evol.* 58, 235-250.
 - **Demaio, P., Karlin, U.O & Medina, M.** (2002). Árboles nativos del centro de Argentina. Editorial L.O.L.A.
 - **Ferrari, A. E. & Wall L.G.** (2004). Utilización de árboles fijadores de nitrógeno para la revegetación de suelos degradados. *Revista Fac. Agron., La Plata* 105, 63 –87.
 - **Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., Chiarini, F., Chiapella, J., Barboza, G., Ariza, L., Morero, R., Gurvich, D., Tecco, P., Subils, R. & Cabido, M.** (2011).

Composición florística del Bosque Chaqueño Serrano de la provincia de Córdoba, Argentina. *Kurtziana* 36, 9–43.

- **Giorgis, M. A., Cingolani, A. M., & Cabido, M.** (2013). El efecto del fuego y las características topográficas sobre la vegetación y las propiedades del suelo en la zona de transición entre bosques y pastizales de las sierras de Córdoba, Argentina. *Bol. Soc. Argen. Bot.* 48, 493-513.
- **Goergen, E.M. & Chambers, J.C.** (2009). Influence of a native legume on soil N and plant response following prescribed fire in sagebrush steppe. *Int. J. Wildland Fire* 18, 665-675.
- **Grime, J.P.** (1977). Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory, *Amer. Naturalist* 111, 1169-1194.
- **Guinet, P. & Vassal, J.** (1978). Hypotheses on the differentiation of the major groups in the genus *Acacia* (Leguminosae). *Kew Bull.* 32, 509–527.
- **Gurvich, D. E., Enrico, L., & Cingolani, A. M.** (2005). Linking plant functional traits with post-fire sprouting vigour in woody species in central Argentina. *Austral Ecol.* 30, 789-796.
- **Haig, D. & Westoby, M.** (1988). On limits to seed production. *Am. Nat.* 131, 757–759.
- **Herrero, M.L., Torres, R.C., Renison, D.** (2015). Do Wildfires Promote Woody Species Invasion in a Fire-Adapted Ecosystem? Post-fire Resprouting of Native and Non-native Woody Plants in Central Argentina. *Environ. Manage.* 57,308-17
- **Klinkhamer P.G.L. & de Jong T.J** (1997). Size dependent allocation to male and female reproduction. In: Bazzaz FA, Grace J (eds) *Plant resource allocation*. Academic Press, London, 211–229.
- **Klinkhamer P.G.L., de Jong T.J & Metz H.** (1997). Sex and size in cosexual plants. *Trends Ecol. Evol.* 12,260–265.
- **Kunst, C.** (2011). Ecología y uso del fuego en la región chaqueña Argentina. *Boletín Informativo CIDEU* 10, 81-105.
- **Laporte, M. M. & Delph, L. F.** (1996). Sex-specific physiology and source-sink relations in the dioecious plant *Silene latifolia*. *Oecologia* 106, 63-72.

- **Luckow, M.** (2005). Tribe Mimoseae. In: Lewis G *et al.* (eds) Legumes of the World, 163–183.
- **Luti, R., Bertran de Solis, M. A., Galera, M. F., Müller de Ferreira, N., Berzal, M., Nores, M., Herrera, M. A., & Barrera, J. C.** (1979). Vegetación. *En:* Vázquez, J. B., Miatello, R. A., & Roqué, M. E. (Eds.). Geografía física de la provincia de Córdoba. 297-368. Editorial Boldt, Buenos Aires, Arg.
- **Ne'eman, G., Dafni, A., & Potts, S. G.** (2000). The effect of fire on flower visitation rate and fruit set in four core-species in east Mediterranean scrub land. *Plant Ecol.* 146, 97-104.
- **Neuschulz, E. L., Mueller, T., Schleuning, M., & Böhning-Gaese, K.** (2016). Pollination and seed dispersal are the most threatened processes of plant regeneration. *Sci. Rep.* 6, 29839.
- **Pausas, J. G.** (2004). Changes in fire and climate in the eastern Iberian Peninsula (Mediterranean Basin). *Clim. Chang.* 63, 337-350.
- **Pausas, J. G.** (2012). Incendios Forestales. Ed. Catarata. CSIC. Madrid, España. 12-16.
- **Pausas, J. G.** (2015). Evolutionary fire ecology: lessons learned from pines. *Trends Plant Sci.* 20, 318-324.
- **Peralta, G., Stevani, E. L., Chacoff, N. P., Dorado, J., & Vázquez, D. P.** (2017) Fire influences the structure of plant–bee networks. *J. Animal Ecol.* DOI: 10.1111/1365-2656.12731.
- **Peralta, I., Rodríguez, J.G., & Arroyo, M.K.T.** (1992) Breeding system and aspects of pollination in *A. caven* (Mol.) Mol. (Leguminosae: Mimosoideae) in the Mediterranean-type climate zone of central Chile. *Bot. Jarhb Syst.* 114, 297–314.
- **Pérez, M.** (2004). Competencia intraespecífica mediada por la colonización micorrízica en dos especies con estrategias ecológicas diferentes. Tesina de grado. FCEFN., Universidad Nacional de Córdoba.
- **Policansky, D.** (1981). Sex choice and the size advantage model in Jack-in-the-pulpit (*Arisaema triphyllum*). *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 78,1306-1308.
- **Pometti, C.L., Vilardi, J.C., Cialdella, A.M & Saidman, B.O.** (2010). Genetic diversity among the six varieties of *Acacia caven* (Leguminosae, Mimosoideae) evaluated at the molecular and phenotypic levels. *Plant Syst. Evol.* 284,187–199.

- **Ponisio L, Wilkin K, M'Gonigle L, Kulhanek K, Cook L, Thorp R, Griswold T, & Kremen C.** (2016). Pyrodiversity begets plant-pollinator community diversity. *Glob. Change Biol.* 22, 1794-1808.
- **Potts, S.G., Dafni, A., & Ne'eman, G.** (2001) Pollination of a core flowering shrub species in mediterranean phrygana: variation in pollinator diversity, abundance and effect- tiveness in response to fire. *Oikos* 92, 71-80.
- **Potts, S. G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G., O'Toole, C., Roberts, S., & Willmer, P.** (2003). Response of plant-pollinator communities to fire: changes in diversity, abundance and floral reward structure. *Oikos* 101, 103-112.
- **Programa Nacional de Estadística Forestal.** (2011). Estadística de Incendios Forestales 2010. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación Argentina. Buenos Aires, Argentina. 102p. ISSN 1850-7239.
- **R Core Team,** (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- **Raison, R. J.** (1979). Modification of the soil environment by vegetation fires, with particular reference to nitrogen transformations: a review. *Plant Soil* 51, 73-108.
- **Ross, J.H.** (1981). An analysis of the African Acacia species: their distribution, possible origins and relationships. *Bothalia* 13,389–413
- **Rodriguez, R., Matthei, O. & Quezada, M.** (1983). Flora Arbórea de Chile.- Concepción.
- **Salomon, B.P.** (1885). Environmentally influenced changes in sex expression in an andromonoecious plant. *Ecology* 64, 1321- 1332.
- **Sánchez-Vilas, J., & Pannell, J.R.** (2010). Differential niche modification by males and females of a dioecious herb: Extending the Jack Sprat effect. *J. Evo. Biol.* 23, 2262-2266.
- **Seigler, D.S. & Ebinger, J.E.** (2005). New combinations in the genus *Vachellia* (Leguminosae: Mimosoideae) from the New World. *Phytologia* 87, 139-141.
- **Smith, G.F & Figueiredo, E.** (2011). Conserving Acacia Mill. with a conserved type: What happened in Melbourne? *Taxon* 60, 1504-1506.
- **Sprent, J. I., & Sprent, P.** (1990). Nitrogen fixing organisms. Pure and applied aspects. Chapman and Hall, London
- **Suding, K. N., Collins, S. L., Gough, L., Clark, C., Cleland, E.E, Gross, K.L., Milchunas, D.G & Pennings, S.** (2005). Functional- and abundance-based

- mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 102, 4387-4392. **Torres, R. C., Giorgis, M. A., Trillo, C., Volkman, L., Demaio, P., Heredia, J., & Renison, D.** (2014). Post-fire recovery occurs overwhelmingly by resprouting in the Chaco Serrano forest of Central Argentina. *Austral. Ecol.* 39, 346-354.
- **Vallejo–Marín, M. & Rausher, M. D.** (2007). The role of male flowers in andromonoecious species: energetic cost and siring success in *Solanum carolinenses* L. *Evolution* 61, 404-412.
 - **Van Mantgem, E. F., Keeley, J. E., & Witter, M.** (2015). Faunal responses to fire in chaparral and sage scrub in California, USA. *Fire Ecol.* 11, 128-148.
 - **Van Nuland, M.E, Haag, E.N, Bryant, J.A, Read, Q., Klein, R.N., Douglas, M.J., Gorman, C., Greenwell, T.D., Busby, M., Collins, J., LeRoy, J.T., Schuchmann, G., Schweitzer, & Bailey, J.A.** (2013) Fire promotes pollinator visitation: Implications for ameliorating declines of pollination services. *Plos One* 8, e79853.
 - **Whelan, R. J.** (1995). *The Ecology of Fire.* Cambridge University Press. Cambridge, UK.
 - **Wilcock, C., & Neiland, R.** (2002). Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends Plant Sci.* 7, 270-277.
 - **Zak, M., Cabido, M.** (2002). Spatial patterns of the Chaco vegetation of central Argentina: Integration of remote sensing and phytosociology. *Appl. Veg. Sci.* 5, 213- 226.
 - **Zak, M.R; Cabido, M. & Hodgson J.G.** (2004). Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biol. Conserv.* 120,589-598.