

EFFECTOS DEL ESTRÉS HÍDRICO SOBRE EL CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA DE PLÁNTULAS DE *Grindelia covasii* A. Bartoli & Tortosa

Growth and survival of *Grindelia covasii* A. Bartoli & Tortosa seedlings under water stress

Kin Alicia G.^{1,*}, Monica B. Mazzola^{2,**}, María M. Rodríguez²
& Viviana J. Cenizo^{1,2}

Recibido 15/04/2018
Aceptado 26/06/2018

RESUMEN

Grindelia covasii es una especie endémica de las Sierras de Lihué Calel. En este ambiente semiárido la disponibilidad de agua tiene un rol fundamental en el establecimiento de las plántulas. Se estudió en macetas la respuesta del crecimiento y la supervivencia de plántulas de *G. covasii* de diferentes tamaños: pequeñas hasta 9 hojas (P), medianas entre 10 a 15 hojas (M) y grandes con más de 15 hojas (G) expuestas a tres niveles de disponibilidad hídrica, imitando primaveras más (Rf) o menos (R7) húmedas o secas (R14). Los parámetros de crecimiento evaluados durante 70 días variaron según el grado de estrés hídrico. La senescencia foliar fue elevada bajo limitaciones hídricas severas (R14), observándose una mayor tolerancia en los individuos de mayor tamaño. No se registraron cambios en la asignación de recursos desde la parte aérea a raíces en respuesta al estrés. La supervivencia resultó afectada por la menor disponibilidad hídrica, siendo las plántulas M y P las más perjudicadas. La menor tolerancia observada en los estadios juveniles de *G. covasii* al estrés hídrico severo, sugeriría que las plántulas de esta especie necesitarían períodos húmedos para establecerse. Este estudio provee información básica relacionada con el reclutamiento de nuevos individuos.

PALABRAS CLAVE: reclutamiento, endémica, estrés hídrico, Lihué Calel

ABSTRACT

Grindelia covasii is an endemic species of the Lihue Calel Sierras. In this semiarid environment soil water availability is a limiting factor for seedling establishment. This greenhouse experiment evaluated the growth and survival of juvenile *G. covasii* plants by exposing four plant sizes (G=large, M=medium, and P=small plant sizes) to three irrigation levels, simulating high (Rf), moderate (R7) and low soil water availability (R14). Plant growth and physiological measurements were taken during the experiment. Results showed that growth parameters were affected by increasing water-stress. Leaf senescence was high under severe water limitation (R14) with larger individuals showing highest drought tolerance. No changes were observed in resource allocation from aboveground parts to roots in response to water stress. Survival was also affected by reduced water availability, with smaller plants being the most affected. The lower tolerance of juvenile stages of *G. covasii* to severe water stress observed in this experiment, suggest that this species would require moist conditions for successful seedling establishment. This study provides useful information regarding *G. covasii* recruitment.

KEY WORDS: seedling recruitment, endemism, water stress, Lihué Calel

INTRODUCCIÓN

El establecimiento es una etapa crítica para el reclutamiento y distribución de las plantas (Harper, 1977; Song *et al.*, 2013). En general,

el establecimiento depende de las condiciones que se generen en los microhábitats donde caen y germinan las semillas. En zonas áridas y semiáridas, el agua disponible para las plantas está determinada principalmente por la escasez de precipitaciones, y también por su alta variabilidad tanto en su componente estacional como interanual (Padilla, 2008; Casagrande *et al.*, 2014). Los microhábitats más húmedos,

Cómo citar este trabajo:

Kin A.G., M.B. Mazzola, M.M. Rodríguez & V.J. Cenizo. 2018. Efectos del estrés hídrico sobre el crecimiento y supervivencia de plántulas de *Grindelia covasii* A. Bartoli & Tortosa. *Semiárida* 28(1): 41-51

1 Universidad Nacional de La Pampa, Facultad de Agronomía. Santa Rosa, La Pampa

2 Universidad Nacional de La Pampa, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, La Pampa

* E-mail: kin@agro.unlpam.edu.ar; **resolucion_rnrm@yahoo.com.ar



sombreados o protegidos de la acción de factores desecantes, incrementan la probabilidad de supervivencia de las plántulas (Bertiller *et al.*, 1996; Villagra *et al.*, 2011). Por el contrario, cuando éstas no crecen en microhábitats favorables, la supervivencia dependerá en gran medida de su habilidad intrínseca para tolerar los factores limitantes (Kin *et al.*, 2004; Padilla & Pugnaire, 2007; Markesteijn & Poorter, 2009; Villagra *et al.*, 2011). En las especies perennes, las mayores tasas de mortalidad ocurren inmediatamente después de la emergencia (Fenner, 1987), siendo la falta de humedad en el suelo uno de los factores causales (Kin *et al.*, 2004; Matías *et al.*, 2011; Woods *et al.*, 2011; López Lauenstein *et al.*, 2012). Sin embargo, para cada especie en particular, la tolerancia a las variaciones en el contenido de agua edáfica, depende del estadio de desarrollo de la planta (Fay & Schultz, 2009; Kin *et al.*, 2015). El tamaño de la planta al inicio del período seco es un factor determinante, aunque con frecuencia no es tenido en cuenta al analizar la respuesta de las distintas especies a la sequía (Markesteijn & Poorter, 2009).

Grindelia covassii A. Bartoli & Tortosa es una asterácea endémica de las Sierras del Parque Nacional Lihué Calel y barrancas calcáreas próximas del centro sur de la provincia de La Pampa (Troiani & Steibel, 1999). Esta especie se ubica en los afloramientos rocosos de las partes altas de las Sierras, en suelos muy incipientes caracterizados por la acumulación de sedimentos, fragmentos de rocas y broza (Troiani & Steibel, 1999; Mazzola *et al.*, 2008). En este tipo de ambientes, numerosos autores reconocen que las rocas generan una amplia variedad de microhábitats que favorecen el establecimiento de especies con alto grado de especialización (Navarro & Guitián, 2003; Torres Ribeiro *et al.*, 2007; Funes & Cabido, 2008; Cantero *et al.*, 2011). La distribución restringida de *G. covassii* en un número muy reducido de afloramientos, inmersos en un paisaje regional plano a suavemente ondulado, hace que este endemismo sea considerado de alto valor para la conservación. Es interesante mencionar que, si bien la especie florece y fructifica

abundantemente, la distribución de las plántulas se corresponde con la de los adultos. Ésta limitada localización espacial podría ser el resultado de condiciones específicas para la germinación y establecimiento de las plántulas, asociadas a la menor habilidad competitiva frecuentemente observada en los endemismos (Navarro & Guitián, 2003; Torres Ribeiro *et al.*, 2007; Funes & Cabido, 2008). Las características del suelo donde crece *G. covassii* sumado a la alta insolación, la acción desecante del viento y las sequías frecuentes, generan condiciones de restricción hídrica durante gran parte del ciclo de vida de la planta (Kin *et al.*, 2005; Mazzola *et al.*, 2008); las cuales tendrían un mayor efecto durante las etapas tempranas del establecimiento y limitarían el crecimiento de las plántulas, tal lo observado en otras especies del mismo género como *G. chiloensis*, *G. glutinosa* y *G. tarapacana* (Castro *et al.*, 1995; Zabala & Ravetta, 2001). Asimismo, es factible suponer que las plántulas toleren en forma diferencial las condiciones de aridez, afectando más a aquellos individuos de menor tamaño, dado que los microhábitats donde crece la especie no favorecerían la acumulación y permanencia del agua. En el presente estudio se analizó el efecto del estrés hídrico sobre el crecimiento y supervivencia de plántulas de diferentes tamaños de *G. covassii*. Los resultados constituirán un aporte significativo a la ecofisiología de esta especie endémica, especialmente en caso de requerirse la obtención de ejemplares mediante propagación *ex situ* para llevar a cabo planes de restauración de las poblaciones naturales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El sitio de distribución de *G. covassii* se encuentra ubicado en área serrana de origen volcánico del Parque Nacional Lihué Calel cuya altura máxima es de 589 msnm y barrancas calcáreas próximas, del centro sur de la provincia de La Pampa, Argentina (Troiani & Steibel, 1999). El clima es templado y semiárido, con una temperatura media anual de 15°C (temperatura media anual máxima de 40°C y mínima de -10°C). La temperatura promedio del mes más

cálido y frío son 24 y 7°C respectivamente. Las lluvias son típicas de la región semiárida (300-400 mm anuales), concentradas entre los meses de octubre a marzo. La región presenta un marcado déficit hídrico, especialmente durante la estación cálida. El período libre de heladas es de aproximadamente 150-160 días y se extiende entre el 18 de octubre y el 10 de abril, con una variabilidad de ± 20 días. Los vientos son predominantemente del sector sudoeste. El relieve del área se caracteriza por presentar afloramientos rocosos, sierras y depresiones rodeadas por extensas planicies. Los suelos son clasificados como Entisoles, con presencia de carbonatos de calcio. La vegetación dominante corresponde a la Provincia fitogeográfica del Monte (INTA et al., 1980). *Grindelia covasii*, en particular, se localiza en las comunidades más elevadas de las Sierras por encima de los 490 m, donde la rocosidad varía entre el 46-68%. La humedad del suelo es extremadamente variable, con valores promedio entre el 2-9% entre noviembre-marzo y cercanos al 30% en el mes de julio. La temperatura del suelo a 5 cm de profundidad oscila entre 23-36°C durante el verano (Mazzola et al., 2008).

Descripción de la especie

Grindelia covasii (Asteraceae) conocida vulgarmente como “melosa”, es un arbusto o subarbusto de 50-100 cm de altura, con tallos erectos, las hojas dispuestas en espiral y ramificación tridimensional. Los brotes de renuevos se forman en las axilas de las hojas a lo largo de los tallos. Las hojas son sésiles con las láminas angostándose en un pseudopecíolo, obovadas, irregularmente dentadas, de 3,8-6,7 cm de longitud con glándulas semihundidas en ambas caras y tricomas pluricelulares en los márgenes de la lámina. Los tallos rematan en capítulos solitarios pedunculados y radiados de 4-6 cm de diámetro de color amarillo. Los aquenios son obovados, comprimidos, de 4-5 mm de longitud (Bartoli & Tortosa, 1999, 2003). Esta especie presenta autoincompatibilidad y depende de insectos para su polinización.

Condiciones experimentales

El ensayo se llevó a cabo en macetas en condiciones semicontroladas de invernáculo en la

Facultad de Agronomía de la UNLPam ubicado en la localidad de Santa Rosa, La Pampa, Argentina. Los tratamientos consistieron en una combinación de tres tamaños de plántulas de *G. covasii*, menores de un año de edad, y tres niveles de disponibilidad hídrica. Los tamaños correspondieron a plantas pequeñas de hasta 9 hojas (P), medianas entre 10 a 15 hojas (M) y grandes con más de 15 hojas (G). Los niveles de disponibilidad hídrica fueron aplicados mediante distinta frecuencia de riego. En el tratamiento de alta disponibilidad (Control), el suelo fue mantenido a capacidad de campo mediante riego frecuente (Rf); el suelo con estrés hídrico moderado fue regado cada 7 días (R7) y en el tratamiento de estrés hídrico severo el riego fue aplicado cada 14 días (R14). Estos tres niveles simulaban períodos de restricción hídrica de diferente duración. En todos los casos, el riego se realizó hasta lograr condiciones de capacidad de campo. Estos tratamientos fueron aplicados durante 70 días desde el inicio del experimento, en un diseño completo al azar con 25 réplicas. Las macetas se cambiaron de posición semanalmente de manera aleatoria, para evitar los efectos de la heterogeneidad ambiental propios de invernáculos semicontrolados.

Las plántulas de diferentes tamaños se obtuvieron por germinación a distintos tiempos. Para ello se colectaron en el Parque Nacional Lihué Calel, semillas de 20 plantas adultas seleccionadas al azar, las cuales se mezclaron y se conservaron en bolsa de papel en laboratorio hasta la realización de los ensayos. La germinación se realizó en cajas de Petri en cámara a 25°C con 12 hs de luz y 12 hs de oscuridad. A los 3-5 días de ocurrida la germinación se procedió al trasplante de un individuo por maceta de 500 ml, conteniendo suelo de textura gruesa (suelo:grava, en proporción 2:1). Las macetas se colocaron en invernáculo y se regaron según la demanda atmosférica para evitar restricciones hídricas hasta el inicio de los tratamientos. Previamente a la aplicación de los tratamientos de estrés hídrico, se fertilizó con 5 ml de solución Hoagland completa, para evitar limitaciones de nutrientes.

Determinaciones

Para cada tratamiento se seleccionaron cuatro

plántulas al azar sobre las cuales se determinó el estado hídrico y el crecimiento. A los 13, 40 y 70 días, se midió el potencial hídrico foliar con la bomba de Scholander. Se cuantificó el número de hojas verdes y senescentes al inicio del experimento y luego cada 14 días aproximadamente hasta el final del mismo. En otros cuatro individuos se determinó al inicio del experimento, a los 40 y 70 días, el área foliar utilizando un arefoliómetro (Li-3000A LI-COR Ld.; Nebraska, USA), el peso seco de la parte aérea (PSa) y de raíces (PSr). Para la determinación del peso seco, se procedió a cosechar la parte aérea y al lavado de las raíces utilizando tamices de 2 mm; posteriormente, el material cosechado se secó en estufa a 60°C hasta peso constante. La partición de biomasa se calculó como la relación entre el peso seco de raíces y el peso de la parte aérea (PSr/PSa) y se calcularon la tasa de crecimiento relativo de la planta entera (TCR) y el coeficiente de área foliar (CAF) según Poorter & Nagel (2000). A los 40 y 70 días se registró la supervivencia de las plántulas.

Análisis estadístico

El análisis de los datos se realizó mediante ANOVA doble en un diseño completo al azar, previa comprobación de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Para la separación de las medias se utilizó el test de Tukey HSD ($p < 0,05$). En el caso de la supervivencia se calculó mediante el estadístico Chi cuadrado. En todos los casos se utilizó el software estadístico Infostat (Di Renzo *et al.*, 2014).

RESULTADOS

Estado hídrico

Los potenciales agua foliares observados para las distintas disponibilidades de agua indicaron que los mismos generaron estrés hídrico (Tabla 1). A los 13 días de la aplicación de los tratamientos se detectó interacción significativa ($p = 0,003$). A medida que aumentó el estrés, el potencial hídrico disminuyó, excepto para el tamaño de plántula P donde los valores fueron más negativos para R7 respecto a R14. A los 40 días los tres niveles de riego difirieron entre sí ($p < 0,001$), el mismo patrón se mantuvo a los 70 días, pero sólo entre Rf y R7. El tratamiento R14 no presentaba hojas verdes completamente desarrolladas en las

cuales no fue posible realizar las mediciones. Respecto al tamaño de plántula sólo se observó efecto en el potencial hídrico a los 70 días ($p = 0,04$), donde las plántulas de tamaño G se diferenciaron de las P ($-0,6$ vs $-0,46$ MPa, respectivamente).

Crecimiento

Las distintas disponibilidades hídricas afectaron el crecimiento de las plántulas de *G. covasii*. En ninguna fecha de muestreo se observó interacción significativa entre el tamaño inicial y la disponibilidad de agua para los parámetros de crecimiento determinados, a excepción del número de hojas verdes por plántula ($p = 0,02$), en el primer muestreo a los 13 días (Tabla 2). El número de hojas verdes en el tamaño P aumentó en el tratamiento Rf y R14, mientras que en R7 no se modificó. En las plántulas G y M el número de hojas verdes aumentó en Rf, y se redujo para las frecuencias R7 y R14. A los 25 días, las plántulas bajo condiciones más favorables de humedad (Rf) contaron con un 43% más de hojas verdes respecto a los tratamientos de menor disponibilidad hídrica. Este mismo patrón se observa en los muestreos subsiguientes, lo cual podría deberse a la menor producción de hojas nuevas y al aumento de la senescencia en los tratamientos R7 y R14. Al final del experimento en el tratamiento R14, se registró sólo una hoja verde en expansión. El efecto del tamaño de plántula se mantiene hasta el final del experimento ($p < 0,05$), a excepción de los muestreos realizados a los 40 y 55 días donde no se detectaron diferencias significativas. El número de hojas senescentes fue mayor en el tratamiento de menor disponibilidad de agua, a los 70 días para R14 se contabilizaron 21 hojas, en tanto que para R7 y Rf sólo 16 ($p < 0,05$). Si bien la senescencia foliar fue muy alta, en condiciones de estrés severo, se observó una mayor tolerancia de los individuos de mayor tamaño, los cuales luego de los riegos rebrotaron en un 50%.

El área foliar verde estuvo supeditado al tamaño de las plántulas al inicio del experimento ($p < 0,001$), pero no así en los muestreos posteriores (Tabla 3). A los 40 días se observó que el área foliar disminuye significativamente ($p < 0,001$) a medida que aumenta el estrés. Las plántulas que fueron expuestas a los tratamientos R7 y R14 alcanzaron valores de 31 y 14 cm² respectiva-

Tabla 1. Efecto de la disponibilidad hídrica y del tamaño inicial de plántula en el potencial hídrico foliar
 Table 1: Effect of water availability and initial seedling size on leaf water potential

| Disponibilidad hídrica | Tamaño de plántula | Potencial agua foliar (MPa) | | |
|------------------------|--------------------|--------------------------------|--------------|--------------|
| | | Días desde inicio tratamientos | | |
| | | 13 | 40 | 70 |
| R ₁₄ | G | -2,23 ± 0,21 | -1,39 ± 0,15 | -- |
| | M | -1,63 ± 0,27 | -1,79 ± 0,23 | -- |
| | P | -0,73 ± 0,09 | -1,86 ± 0,22 | -- |
| R ₇ | G | -1,60 ± 0,27 | -1,05 ± 0,06 | -0,71 ± 0,07 |
| | M | -1,20 ± 0,16 | -1,15 ± 0,10 | -0,63 ± 0,05 |
| | P | -1,05 ± 0,10 | -1,14 ± 0,12 | -0,58 ± 0,03 |
| R _f | G | -0,45 ± 0,03 | -0,45 ± 0,05 | -0,48 ± 0,06 |
| | M | -0,35 ± 0,03 | -0,41 ± 0,03 | -0,38 ± 0,05 |
| | P | -0,35 ± 0,05 | -0,43 ± 0,06 | -0,34 ± 0,04 |
| Disponibilidad hídrica | | ** (2:27) | ** (2:27) | ** (1:18) |
| Tamaño de plántula | | ** (2:27) | ns (2:27) | * (2:18) |
| Frecuencia x Tamaño | | ** (4:27) | ns (4:27) | ns (2:18) |

Los datos se presentan como media (n=4) ± error estándar para las distintas fechas de muestreo. Disponibilidad hídrica: Rf: frecuente, R7: 7 días, R14: 14 días. Tamaños de plántula según número de hojas: G:>15, M:10-15 y P:<9 hojas por plántula. ns: no significativo; *p<0.05; **p<0.01 y (g.l.).

Values are presented as mean (n=4) ± standard error for different sampling dates. Water availability: Rf: frequent, R7: 7 days, R14: 14 days. Seedling sizes: G:> 15, M: 10-15 and P: <9 leaves per seedling. ns: not significant; * p <0.05; ** p <0.01 and (f.d.).

mente, en relación a R_f (60 cm²). Al final del experimento (70 días) en las plántulas expuestas al tratamiento R₁₄ no se determinó el área foliar. El área foliar difirió significativamente (p<0,001) entre 59 y 28 cm² para R_f y R₇ respectivamente. En la Tabla 3, también se muestra la partición de biomasa expresada como la relación entre peso seco de raíz y peso seco de la parte aérea (PSr/PSa). Para esta variable se observó que las plántulas expuestas al tratamiento R_f superan a R₇ y R₁₄ en un 39 y 54% respectivamente a los 40 días (p=0,02) desde el inicio de la aplicación de los tratamientos. Este patrón se mantiene a los 70 días (p=0,003), sin tener en cuenta las R₁₄ por lo mencionado anteriormente.

En la Tabla 4 se muestran los índices de crecimiento calculados, tasa de crecimiento relativo de la planta entera (TCR) y el coeficiente de área foliar (CAF). Para TCR, en el intervalo 0-40 días se encontraron diferencias significativas entre la disponibilidad de agua (p<0,001) y los distintos tamaños de plántulas (p<0,001). Los tratamientos de limitaciones hídricas (R₇ y R₁₄) presentaron

una reducción en la TCR de aproximadamente el 55% respecto a R_f, resultado que no se mantuvo en el intervalo entre 40-70 días. En lo que respecta al efecto tamaño de plántula, de manera general, se observó que a mayor tamaño menor TCR en ambos intervalos determinados. El CAF indicó para el intervalo 0-40 días que las plántulas expuestas a la mayor restricción hídrica (R₁₄) se redujo un 23% respecto a los otros dos tratamientos (p=0,001); y fueron inversos al tamaño de plántula (p<0,001). En el intervalo 40-70 días el CAF difirió entre plántulas R_f y R₇ (p=0,009), y las plántulas de tamaño G y M se comportaron de manera similar con valores significativamente menores a las P (p<0,001).

Supervivencia

La supervivencia de las plántulas resultó afectada por la disminución del agua disponible. A los 40 días ($\chi^2=0,95$, g.l.=8, p=0,99), en aquellas expuestas a estrés hídrico intenso (R₁₄), la mortalidad registrada para el tamaño G fue del 7%, para las M del 4% y para las P del 22%. A los 70 días ($\chi^2=22$, 0, g.l.= 8, p=0,005) la mortalidad en las plántulas de mayor tamaño inicial (G) alcanzó el 50%, mientras que en las de menores tamaños M y P fue del 75% en ambos casos. En R₇ la mortalidad fue del 4,5% para el tamaño de plántula M y P al final del experimento. La supervivencia fue del 100% en el tratamiento sin restricciones hídricas (R_f).

DISCUSIÓN

El crecimiento de las plántulas de *G. covasii* resultó mayor cuando la disponibilidad de agua en el suelo fue alta, independientemente del tamaño inicial de las mismas. El estrés hídrico, tuvo un fuerte impacto en el número de hojas verdes en las primeras dos semanas de aplicación de los tratamientos y hacia el final del ensayo las plántulas con estrés hídrico moderado (R₇) lograron tener la mitad de las hojas del tratamiento control (R_f), mientras que, en las plántulas bajo estrés severo (R₁₄) sólo tenían una hoja verde en expansión. Además, las diferen-

Tabla 2. Efecto de la disponibilidad hídrica y del tamaño inicial de plántula en el número total de hojas verdes

Table 2: Effect of water availability and initial seedling size on the number of green leaves

| Disponibilidad hídrica | Tamaño de plántula | Número de hojas verdes | | | | | |
|------------------------|--------------------|--------------------------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| | | Días desde inicio tratamientos | | | | | |
| | | 0 | 13 | 25 | 40 | 55 | 70 |
| R ₁₄ | G | 18,0 ± 0,9 | 12,0 ± 0,7 | 9,5 ± 0,3 | 3,8 ± 1,5 | 2,5 ± 2,5 | 1,3 ± 0,8 |
| | M | 13,5 ± 0,5 | 9,0 ± 0,7 | 9,3 ± 0,3 | 6,3 ± 2,2 | 4,0 ± 2,7 | 1,0 ± 1,0 |
| | P | 7,0 ± 0,4 | 8,8 ± 0,3 | 6,3 ± 0,9 | 2,8 ± 1,5 | 2,3 ± 2,3 | 1,8 ± 1,7 |
| R ₇ | G | 17,0 ± 1,2 | 8,0 ± 1,8 | 9,5 ± 1,6 | 11,0 ± 1,7 | 12,8 ± 1,3 | 9,5 ± 3,1 |
| | M | 13,5 ± 0,6 | 7,0 ± 1,1 | 10,3 ± 1,1 | 12,5 ± 1,3 | 15,5 ± 1,6 | 11,8 ± 1,0 |
| | P | 7,5 ± 0,6 | 7,5 ± 0,6 | 9,3 ± 0,8 | 9,8 ± 0,6 | 13,5 ± 0,5 | 4,3 ± 1,9 |
| R _f | G | 17,3 ± 1,5 | 18,8 ± 1,4 | 18,0 ± 1,6 | 19,5 ± 1,7 | 21,3 ± 1,8 | 20,3 ± 0,8 |
| | M | 13,8 ± 0,5 | 15,3 ± 0,5 | 14,5 ± 0,3 | 15,8 ± 0,6 | 17,0 ± 0,4 | 13,8 ± 3,3 |
| | P | 6,8 ± 0,9 | 11,0 ± 1,1 | 12,5 ± 1,5 | 14,0 ± 1,8 | 10,5 ± 3,7 | 10,8 ± 3,0 |
| Disponibilidad hídrica | | ns (2:27) | ** (2:27) | ** (2:27) | ** (2:27) | ** (2:27) | ** (2:27) |
| Tamaño de plántula | | ** (2:27) | ** (2:27) | ** (2:27) | ns (2:27) | ns (2:27) | * (2:27) |
| Frecuencia x Tamaño | | ns (4:27) | * (4:27) | ns (4:27) | ns (4:27) | ns (4:27) | ns (4:27) |

Los datos se presentan como media (n=4) ± error estándar para las distintas fechas de muestreo. Disponibilidad hídrica: Rf: frecuente, R7: 7 días, R14: 14 días. Tamaños de plántula según número de hojas: G:>15, M:10-15 y P:<9 hojas por plántula. ns: no significativo; *p<0.05; **p<0.01 y (g.l.).

Values are presented as mean (n=4) ± standard error for different sampling dates. Water availability: Rf: frequent, R7: 7 days, R14: 14 days. Seedling sizes: G:> 15, M: 10-15 and P: <9 leaves per seedling. ns: not significant; * p <0.05; ** p <0.01 and (f.d.).

Tabla 3. Efecto de la disponibilidad hídrica y del tamaño inicial de plántula en el área foliar y en la relación peso seco raíces (PSr)/peso seco parte aérea (PSa)

Table 3: Effect of water availability and initial seedling size on leaf area and root dry weight (Psr) to aerial parts dry weight (PSa) ratio

| Disponibilidad hídrica | Tamaño de plántula | Área foliar (cm ²) | | | PSr/PSa | | |
|------------------------|--------------------|--------------------------------|--------------|---------------|--------------------------------|---------------|---------------|
| | | Días desde inicio tratamientos | | | Días desde inicio tratamientos | | |
| | | 0 | 40 | 70 | 0 | 40 | 70 |
| R ₁₄ | G | 66.69 ± 5.07 | 14.59 ± 2.32 | -- | 0.672 ± 0.040 | 0.853 ± 0.177 | -- |
| | M | 52.87 ± 6.97 | 11.78 ± 1.91 | -- | 0.773 ± 0.139 | 0.706 ± 0.108 | -- |
| | P | 10.71 ± 3.85 | 14.52 ± 4.23 | -- | 0.981 ± 0.285 | 0.759 ± 0.251 | -- |
| R ₇ | G | 55.51 ± 3.34 | 34.37 ± 2.36 | 25,62 ± 1.04 | 0.785 ± 0.090 | 0.726 ± 0.105 | 0.816 ± 0.034 |
| | M | 54.88 ± 5.46 | 31.41 ± 6.97 | 29,65 ± 5.86 | 0.768 ± 0.074 | 0.542 ± 0.086 | 0.739 ± 0.095 |
| | P | 12.64 ± 2.27 | 27.35 ± 0.78 | 28,17 ± 9.96 | 0.775 ± 0.343 | 0.834 ± 0.142 | 0.558 ± 0,084 |
| R _f | G | 60.24 ± 6.98 | 57.98 ± 5.43 | 60,43 ± 3.84 | 0.803 ± 0.158 | 1.101 ± 0.122 | 1.216 ± 0.195 |
| | M | 41.70 ± 2.11 | 63.32 ± 2.76 | 67,04 ± 10.54 | 0.858 ± 0.115 | 1.330 ± 0,249 | 0.864 ± 0,179 |
| | P | 18.25 ± 4.15 | 57.63 ± 3.71 | 49,83 ± 4.18 | 0.332 ± 0,032 | 0.801 ± 0.065 | 1.144 ± 0.138 |
| Disponibilidad hídrica | | ns (2:27) | ** (2:27) | ** (1:18) | ns (2:27) | * (2:27) | ** (1:18) |
| Tamaño de plántula | | ** (2:27) | ns (2:27) | ns (2:18) | ns (2:27) | ns (2:27) | ns (2:18) |
| Frecuencia x Tamaño | | ns (4:27) | ns (4:27) | ns (2:18) | ns (4:27) | ns (4:27) | ns (2:18) |

Los datos se presentan como media (n=4) ± error estándar para las distintas fechas de muestreo. Disponibilidad hídrica: Rf: frecuente, R7: 7 días, R14: 14 días. Tamaños de plántula según número de hojas: G:>15, M:10-15 y P:<9 hojas por plántula. ns: no significativo; *p<0.05; **p<0.01 y (g.l.).

Values are presented as mean (n=4) ± standard error for different sampling dates. Water availability: Rf: frequent, R7: 7 days, R14: 14 days. Seedling sizes: G:> 15, M: 10-15 and P: <9 leaves per seedling. ns: not significant; * p <0.05; ** p <0.01 and (f.d.).

Tabla 4. Efecto de la disponibilidad hídrica y del tamaño inicial de plántula en la tasa de crecimiento relativo (TCR) y en el coeficiente de área foliar (CAF)

Table 4: Effect of water availability and initial seedling size on leaf water potential (TCR) and relative water content (CAF)

| Disponibilidad hídrica | Tamaño de plántula | TCR (mg g ⁻¹ día ⁻¹) | | CAF (cm ² g ⁻¹) | |
|------------------------|--------------------|---|--------------|--|--------------|
| | | Intervalo de muestreo (días) | | Intervalo de muestreo (días) | |
| | | 0-40 | 40-70 | 0-40 | 40-70 |
| R ₁₄ | G | -1,25 ± 1,46 | -- | 33,74 ± 3,94 | -- |
| | M | 10,07 ± 4,08 | -- | 54,12 ± 2,01 | -- |
| | P | 36,19 ± 10,50 | -- | 93,33 ± 8,81 | -- |
| R ₇ | G | -1,91 ± 2,47 | 6,33 ± 7,08 | 41,18 ± 3,48 | 26,23 ± 0,77 |
| | M | 5,50 ± 1,93 | 8,80 ± 5,08 | 64,51 ± 3,10 | 36,33 ± 3,58 |
| | P | 43,78 ± 2,59 | 18,18 ± 4,01 | 130,33 ± 13,80 | 60,86 ± 6,37 |
| R _f | G | 15,04 ± 3,35 | 3,61 ± 1,82 | 47,41 ± 1,86 | 37,84 ± 1,43 |
| | M | 28,44 ± 3,65 | 9,72 ± 3,12 | 73,46 ± 3,61 | 46,35 ± 2,77 |
| | P | 60,28 ± 4,94 | 15,91 ± 1,90 | 111,58 ± 2,84 | 65,48 ± 4,15 |
| Disponibilidad hídrica | | ** (2:27) | ns (1:18) | ** (2:27) | ** (1:18) |
| Tamaño de plántula | | ** (2:27) | * (2:18) | ** (2:27) | ** (2:18) |
| Frecuencia x Tamaño | | ns (4:27) | ns (2:18) | ns (4:27) | ns (2:18) |

Los datos se presentan como media (n=4) ± error estándar para las distintas fechas de muestreo. Disponibilidad hídrica: Rf: frecuente, R7: 7 días, R14: 14 días. Tamaños de plántula según número de hojas: G:>15, M:10-15 y P:<9 hojas por plántula. ns: no significativo; *p<0.05; **p<0.01 y (g.l.).

Values are presented as mean (n=4) ± standard error for different sampling dates. Water availability: Rf: frequent, R7: 7 days, R14: 14 days. Seedling sizes: G:> 15, M: 10-15 and P: <9 leaves per seedling. ns: not significant; * p <0.05; ** p <0.01 and (f.d.).

cias iniciales observadas en el total de hojas verdes para los distintos tamaños de plántulas no se mantuvieron durante todo el experimento, ya que, en las determinaciones realizadas a los 40 días, las plántulas G perdieron hojas, en tanto las P generaron nuevas, patrón que se invirtió a los 55 días.

El número de hojas senescentes se incrementó independientemente del tratamiento de estrés aplicado. La falta de agua se reflejó en un aumento de la senescencia foliar bajo estrés con valores similares en ambos tratamientos hasta los 40 días; momento a partir del cual las plántulas bajo condiciones moderadas R7 se comenzaron a comportar como las de mayor disponibilidad hídrica. Esto podría indicar que *G. covasii* después de cierto período de tiempo, logra aclimatarse a un estrés hídrico moderado (Lambers *et al.*, 2008). Además, las plántulas de *G. covasii* mostraron la capacidad de generar nuevas hojas cuando la disponibilidad de agua se reestablece al final del período de estrés, como ha sido observado también por Zollinger

precipitaciones.

Asimismo, la reducción en el número total de hojas verdes y su escasa expansión debido a la menor disponibilidad de agua en el suelo, resultó en una disminución en el área foliar y del CAF (Tablas 3 y 4). El efecto del tamaño de plántula se mantuvo a través del tiempo siguiendo el patrón ontogénico observado frecuentemente para el CAF (Poorter & Nagel, 2000). La inhibición del crecimiento de la parte aérea y el aumento de la senescencia foliar son mecanismos de adaptación de las plantas a la sequía para reducir la pérdida de agua por transpiración (Zollinger *et al.*, 2006; Lambers *et al.*, 2008; Markesteijn & Poorter, 2009; Xu *et al.*, 2011). Esto se manifestó en las plántulas de menor tamaño, las cuales en general presentaron un mejor estado hídrico (Tabla 1). Adicionalmente, pudo observarse que, en el caso de la TCR de las plántulas con estrés moderado R7, se comportaron de manera similar a R14 en el intervalo 0-40, mientras que para el intervalo 40-70 días mantuvieron una

et al. (2006) en *Gaillardia aristata*. La capacidad de recuperarse rápidamente cuando el agua está disponible nuevamente es una estrategia importante de las especies perennes para sobrevivir a la sequía (Zhang *et al.*, 2016). Ambos mecanismos reflejan la adaptación de *G. covasii* a las condiciones ambientales que se darían a nivel del microhábitat durante la primavera-verano, con períodos de estrés hídrico severo como consecuencia de la alta evapotranspiración que alternan con momentos de mayor humedad edáfica después de las

TCR similar a Rf. Esta respuesta es consistente con el retraso en el crecimiento que produce la exposición a estrés hídrico. En analogía a lo registrado para el CAF, las plántulas G presentaron menor TCR respecto a los otros dos tamaños analizados en este estudio.

Los resultados obtenidos en este experimento darían indicios de una capacidad diferencial de *G. covasii* en la asignación de recursos entre parte aérea y raíces según la disponibilidad hídrica. En los mayores niveles de estrés (R7 y R14), no se evidenció un aumento de la relación PSr/PSa que si fueron registrados en el tratamiento Rf. Asimismo, para cada tamaño de plántula, la relación PSr/PSa relativamente estable observada, podría deberse a una reducción similar en la parte aérea y biomasa de raíces en las plántulas expuestas a déficit de agua (Tabla 3). Esto ha sido observado en *G. chilensis* (Cella Pizarro & Bisigato, 2010) y en especies arbustivas del Monte como *Capparis atamisquea* y *Larrea cuneifolia* bajo un estrés moderado (Fernández *et al.*, 2016). Sin embargo, estas respuestas no se corresponden con las frecuentemente observadas en especies herbáceas perennes, las que pueden retrasar los efectos de la sequía mediante una mayor inversión de biomasa en el sistema radicular a expensas del área foliar y así maximizar el acceso al agua, mientras que minimizan las pérdidas de agua por transpiración (Kin *et al.*, 2004; Lambers *et al.*, 2008; Xu *et al.*, 2011). Además, si bien el modelo de partición es ampliamente aceptado, otras evidencias sugieren que la relación PSr/PSa puede ser altamente específica de la especie (Padilla & Pugnaire, 2007) y que en algunas especies se mantiene estable (Zollinger *et al.*, 2006; Padilla *et al.*, 2007; Cella Pizarro & Bisigato, 2010; Kin *et al.*, 2015).

En su hábitat natural, *G. covasii* es una planta expuesta a sequías frecuentes, dado que se encuentra principalmente en la sección media-alta de las laderas rocosas de exposición norte de las sierras de Lihué Calel, las cuales son relativamente más secas que las de exposición sur (Mazzola *et al.*, 2008). Los resultados obtenidos en este estudio sugerirían que una mayor asignación de biomasa al desarrollo de un sistema radicular profundo no sería la estrategia de esta

endémica para compensar el descenso de humedad del suelo. Posiblemente la capacidad de proliferar mayor número de raíces pequeñas en microhábitats más húmedos para utilizar rápidamente el agua disponible podría llegar a ser más importante que la mera asignación de biomasa a las mismas (Padilla, 2008). Esta estrategia podría ser fundamental, dado que *G. covasii* se establece en con suelos muy incipientes y poco profundos; lo que limitaría el volumen susceptible de ser explorado por las raíces. Si así fuera, la inversión en el desarrollo del sistema radicular no representaría una ventaja para la planta.

Por otra parte, el aumento de la senescencia foliar durante los episodios de estrés y la posterior rápida inversión en nuevas hojas cuando la humedad del suelo aumenta, permitirían a esta endémica tolerar la desecación. Resultados similares fueron encontrados en *G. aristata* (Zollinger *et al.*, 2006) y en otras especies arbustivas de ambientes semiáridos de la Península Ibérica (Padilla, 2008). Estas respuestas sugieren una estrategia estrechamente relacionada a los afloramientos rocosos, que probablemente no confiaran a la especie una mayor habilidad competitiva en los ambientes circundantes, donde especies más generalistas son más abundantes (Lesica *et al.*, 2006).

La supervivencia de las plántulas resultó más afectada a mayor severidad de estrés, estos resultados difieren a los observados en *G. chilensis*, *G. glutinosa* y *G. tarapacana* que no presentaron mortalidad de plantas cuando se les limitó la disponibilidad hídrica (Castro *et al.*, 1995; Zavala & Ravetta, 2001). Tampoco se condice con lo observado en plantas jóvenes de ambientes semiáridos como *Capparis atamisquea* y *Larrea cuneifolia*, las cuales sobreviven alrededor del 90% bajo un estrés severo (Fernández *et al.*, 2016), similar a lo citado en *Acacia* spp por Venier *et al.* (2013). Por el contrario, una elevada proporción de individuos muertos ha sido registrada en plantas jóvenes de *Prosopis flexuosa* y los *P. chilensis* híbridos ante un estrés severo (López Lauenstein *et al.*, 2012).

CONCLUSIONES

La respuesta de las plántulas de *G. covasii* al estrés hídrico severo observada en este experi-

mento, sugiere que la especie se beneficiaría con periodos de alta disponibilidad hídrica una vez producida la germinación para poder establecerse. Esto indicaría que una mayor frecuencia en las precipitaciones sería más favorable para la implantación de *G. covasii*.

Sin embargo, resta averiguar la respuesta a campo, ya que posiblemente los resultados de este estudio bajo las condiciones microambientales reinantes en el invernáculo, podrían diferir en intensidad de aquellas en su ambiente natural. Asimismo, nuestros resultados concuerdan con la hipótesis de que los endemismos están frecuentemente relacionados con características ambientales específicas, y por lo general, las especies con distribuciones restringidas tienen mayor ventaja competitiva en sus hábitats naturales (Navarro & Guitián, 2003; Torres Ribeiro *et al.*, 2007; Funes & Cabido, 2008; Negreiros *et al.*, 2009). Nuestras observaciones muestran que existen estrategias que determinan el crecimiento y supervivencia de las plántulas de esta endémica, relacionadas estrechamente con la dinámica del agua en ambientes rocosos. A largo plazo, los niveles fluctuantes estacionales y anuales de las precipitaciones características de las Sierras de Lihué Calel, podrían determinar la abundancia de *G. covasii*. Las sequías primavera-estivales de duración prolongada podrían ser un factor limitante para su establecimiento tras la germinación en primavera. En este período, las plántulas tienen que hacer frente a la alta evapotranspiración que deseca rápidamente el reducido volumen de suelo lo que podría constituirse en un cuello de botella. Esto provocaría que sólo una pequeña fracción de semillas germinadas consiga establecerse. Adicionalmente, la respuesta positiva de esta especie endémica a la disponibilidad de agua puede conducir a un incremento en la biomasa, y tal vez, aumentar el número de individuos durante años relativamente húmedos; lo cual traería aparejado una baja frecuencia de eventos positivos, lo que daría lugar a establecimientos muy espaciados en el tiempo. Esto permitiría entender el proceso de reclutamiento natural de *G. covasii*, herramienta fundamental en caso de requerir planes de manejo y conservación de esta especie endémica.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a la Facultad de Agronomía-UNLPam por facilitar las instalaciones. Gracias a M. Yicarean y A.A. Sosa por la asistencia técnica durante la realización de los ensayos. Los autores también agradecen a la excelente disposición y colaboración por parte de la Administración de Parques Nacionales y del personal del P.N. Lihué Calel. Asimismo, expresan su agradecimiento a los revisores por los aportes realizados. Este proyecto fue financiado por la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UNLPam, Argentina.

BIBLIOGRAFÍA

- Bartoli A. & R.D. Tortosa. 1999. Revisión de las especies sudamericanas de *Grindelia* (Asteraceae, Astereae). *Kurtziana* 27: 327-359.
- Bartoli A. & R.D. Tortosa. 2003. Architecture of the genus *Grindelia* (Asteraceae: Astereae). *Flora* 198: 106-111.
- Bertiller M.B., P. Zaixso, M. Del P. Irisarri & E.R. Bredan. 1996. The establishment of *Festuca pallensces* in arid grasslands in Patagonia (Argentina): the effect of soil water stress. *J. Arid Environ.* 32: 161-171.
- Cantero J.J., J.A. Sfragulla, C. Núñez, A.A. Bonalumi, J. Mulko, A. Amuchastegui, F. Chiarini, G.E. Barboza & L. Ariza Espinar. 2011. Flora de los afloramientos de mármoles y serpentinitas de las Sierras de Córdoba (Argentina). *Kurtziana* 36: 11-45.
- Casagrande G.A., G.T. Vergara, L. Belmonte, M.E. Fuentes, J.P. Arnaiz & J.A. Forte Lay. 2014. Áreas de riesgo agroclimático para cuatro rotaciones de cultivos de la región oriental agropecuaria de La Pampa (Argentina). *Semiárida* 24: 31-38.
- Castro M., S.A., R. Fuentes & B.N. Timmermann. 1995. Germination responses and resin production of *Grindelia glutinosa* and *G. tarapacana* from the Atacama Desert. *J. Arid Environ.* 29: 25-32.
- Cella Pizarro L. & A.J. Bisigato. 2010. Allocation of biomass and photoassimilates in juvenile plants of six Patagonian species in response to five water supply regimes. *Ann. Bot.* 106: 297-307.
- Di Rienzo J.A., M.G. Balzarini, L. Gonzalez, F. Casanoves, M. Tablada & C.W. Robledo.

2014. InfoStat versión 2014. Grupo InfoStat. FCA-UNC. Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.
- Fay P.A. & M.J. Schultz. 2009. Germination, survival, and growth of grass and forb seedlings: Effects of soil moisture variability. *Acta Oecol.* 35: 679-684.
- Fenner M. 1987. Seedlings. *New Phytol.* 106: 35-47.
- Fernández M.E., C.B. Passera & M.A. Cony. 2016. Sapling growth, water status and survival of two native shrubs from the Monte Desert, Mendoza, Argentina, under different preconditioning treatments. *Rev. FCA UNCUYO* 48: 33-47.
- Funes G. & M. Cabido. 2008. Relaciones florísticas y características regenerativas en *Apurimacia dolichocarpa* (Griseb.) Burkart, especie endémica del centro de Argentina. *Phytocoenología* 38: 107-115
- Harper J.L. 1977. The seed-bank. *En: Population biology of plants* (J.L. Harper Ed.). Academic Press, London. pp. 83-110.
- INTA, Gobierno de La Pampa & Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de La Pampa (eds). 1980. Inventario Integrado de los Recursos Naturales de La Pampa, Bs As. 493 p.
- Kin A., A. Sosa & M. Mazzola. 2004. Efecto del sombreado y del contenido hídrico del suelo sobre el establecimiento de *Piptochaetium napostaense*. *En: Actas XXV Reunión Argentina de Fisiología Vegetal*. Santa Rosa, La Pampa. p. 261.
- Kin A., M. Mazzola & G. Tamborini. 2005. El Parque Nacional Lihue Calel. *En: Temas Pampeanos: Recursos hídricos, medio ambiente e historia*. (Fundación Chadileuvu Ed.) pp. 89-109.
- Kin A.G., M.B. Mazzola & V.J. Cenizo. 2015. Seed germination and seedling growth of the geophytic *Pterocactus tuberosus* (Cactaceae). *J. Torrey Bot. Soc.* 142: 283-291.
- Lammers H., F.S. Chapin III & T.L. Pons. 2008. *Plant physiological ecology*. 2nd ed. Springer. New York. 604 p.
- Lesica P., R. Yurkewycz & E.E. Crone. 2006. Rare plants are common where you find them. *Am. J. Bot.* 93: 454-459.
- López Lauenstein D., M.E. Fernández & A. Verga. 2012. Respuesta diferenciada a la sequía de plantas jóvenes de *Prosopis chilensis*, *P. flexuosa* y sus híbridos interespecíficos: implicancias para la reforestación en zonas áridas. *Ecol. Austral* 22: 43-52.
- Markesteyn L. & L. Poorter. 2009. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought - and shade-tolerance. *J. Ecol.* 97: 311-325.
- Matías L., L. Gómez-Aparicio, R. Zamora & J. Castro. 2011. Effects of resource availability on plant recruitment at the community level in a Mediterranean mountain ecosystem. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 13: 277-285.
- Mazzola M.B., A.G. Kin, E.F. Morici, F.J. Babinec & G. Tamborini. 2008. Efecto del gradiente altitudinal sobre la vegetación de las sierras de Lihué Calel (La Pampa, Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 43: 103-119.
- Navarro L. & J. Guitián, 2003. Seed germination and seedling survival of two threatened endemic species of the northwest Iberian peninsula. *Biol. Conserv.* 109: 313-320.
- Negreiros D., G.W. Fernandes, F.A.O. Silveira & C. Chalub. 2009. Seedling growth and biomass allocation of endemic and threatened shrubs of rupestrian fields. *Acta Oecol.* 35: 301-310.
- Padilla F.M. & F.I. Pugnaire. 2007. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Funct. Ecol.* 21: 489-495.
- Padilla F.M. 2008. Factores limitantes y estrategias de establecimiento de plantas leñosas en ambientes semiáridos. Implicaciones para la restauración. *Ecosistemas* 17: 155-159.
- Padilla F.M., J. de Dios Miranda & F.I. Pugnaire. 2007. Early root growth plasticity in seedlings of three Mediterranean woody species. *Plant Soil* 296: 103-113.
- Poorter H. & O. Nagel. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Aust. J. Plant Physiol.* 27: 595-607.
- Song B., J. Stöcklin, Y.-Q. Gao, Z.-Q. Zhang, Y. Yang, Z.-M. Li & H. Sun. 2013. Habitat-specific responses of seed germination and seedling establishment to soil water condition in two *Rheum* species in the high Sino-Himalayas. *Ecol. Res.* 28: 643-651.
- Torres Ribeiro K., B.M. Opazo Medina & F. Rubio Scarano. 2007. Species composition and

- biogeographic relations of the rock outcrop flora on the high plateau of Itatiaia, SE-Brazil. *Rev. Brasil. Bot.* 30: 623-639.
- Troiani H. & P. Steibel. 1999. Sinopsis de las compuestas (Compositae Giseke) de la Provincia de La Pampa. *Rev. Fac. Agronomía - UNLPam.* 10: 1-86.
- Venier P., M. Cabido, A. Mangeaud & G. Funes. 2013. Crecimiento y supervivencia de plántulas de cinco especies de *Acacia* (Fabaceae), que coexisten en bosques secos neotropicales de Argentina, en distintas condiciones de disponibilidad de luz y agua. *Rev. Biol. Trop.* 61: 501-514.
- Villagra P.E., C. Giordano, J.A. Alvarez, J.B. Cavagnaro, A. Guevara, C. Sartor, C.B. Passera & S. Greco. 2011. Ser planta en el desierto: estrategias de uso de agua y resistencia al estrés hídrico en el Monte Central de Argentina. *Ecol. Austral* 21: 29-42.
- Woods S.R., S.R. Archer & S. Schwinning. 2011. Early taproot development of a xeric shrub (*Larrea tridentata*) is optimized within a narrow range of soil moisture. *Plant Ecol.* 212: 507-517.
- Xu B.-C., W.-Z. Xu, J. Huang, L. Shan & F.-M. Li. 2011. Biomass allocation, relative competitive ability and water use efficiency of two dominant species in semiarid Loess Plateau under water stress. *Plant Sci.* 181: 644-651.
- Zavala J.A. & D.A. Ravetta. 2001. Allocation of photoassimilates to biomass, resin and carbohydrates in *Grindelia chilensis* as affected by light intensity. *Field Crops Res.* 69: 143-149.
- Zhang Y, Y. Li & J.-B. Xie. 2016. Fixed allocation patterns, rather than plasticity, benefit recruitment and recovery from drought in seedlings of a desert shrub. *AoB PLANTS* 8:plw020.
- Zollinger N., R. Kjelgren, T. Cerny-Koenig, K. Kopp & R. Koenig. 2006. Drought responses of six ornamental herbaceous perennials. *Sci. Hort.* 109: 267-274.