

## Síntesis de estudios ecológicos en el Parque Nacional El Palmar y sus objetivos de conservación

MARIANA C. PETEK<sup>1,✉</sup>; FERNANDO BIGANZOLI<sup>1</sup>; ANDRÉS G. ROLHAUSER<sup>1,2</sup> & WILLIAM B. BATISTA<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Métodos Cuantitativos y Sistemas de Información, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina. <sup>2</sup> IFEVA, Universidad de Buenos Aires, CONICET, Facultad de Agronomía. Buenos Aires, Argentina.

**RESUMEN.** El Parque Nacional El Palmar (PNEP) se creó para conservar poblaciones de la palmera *Butia yatay*. El plan de gestión del PNEP se enfoca en asegurar la viabilidad de las poblaciones de esta especie, restaurar o preservar los ambientes naturales expuestos a la lignificación y a la alteración del régimen de incendios, y conservar la fauna nativa. Las intervenciones requeridas para cumplir con estos tres objetivos dependen de estudios científicos específicos sobre la estructura y el funcionamiento de las comunidades locales. El presente trabajo recopila los resultados de estos estudios, discute su aplicación en la gestión del parque e identifica necesidades de investigación futura. En relación con la preservación de *B. yatay*, se encontró que las poblaciones locales tienden a declinar como consecuencia del escaso establecimiento. Sobre esta base, consideramos necesario evaluar la tendencia demográfica en la escala de paisaje y determinar los controles de la regeneración de los palmares en sitios vacantes. En relación con la preservación de ambientes, los principales cambios ocurridos son la expansión de poblaciones de especies arbóreas exóticas y nativas en los palmares y pastizales, y el aumento de la densidad de arbustos nativos en los pastizales bajo condiciones de exclusión de ganado vacuno y control de los incendios naturales típicamente estivales. Sobre esta base, consideramos necesario definir el ecosistema de referencia a restaurar, evaluar técnicas alternativas de desmonte y determinar las características de los regímenes de incendios apropiados. En relación con la conservación de la fauna, se encontró que la gestión permitió proteger a especies nativas raras, pero no favoreció a especies emblemáticas como el ñandú y la vizcacheta, a la vez que facilitó la invasión de jabalíes y ciervos axis. Es necesario evaluar las causas de estas dinámicas y determinar una estrategia de control efectiva para el ciervo axis.

[Palabras clave: área protegida, Entre Ríos, Argentina, *Butia yatay*, sabana]

**ABSTRACT.** Synthesis of ecological studies in El Palmar National Park and its conservation goals. El Palmar National Park (PNEP) was created to conserve populations of the *Butia yatay* palm tree. The PNEP management plan focuses on ensuring the viability of this species' populations, restoring or preserving natural environments exposed to lignification and fire regime alteration and the conserving native fauna. The interventions required to meet these three objectives depend on specific scientific studies on the structure and functioning of local communities. Here, we compile the results of local research carried out in PNEP, discuss its application in park management and identify additional research needs. In relation to the preservation of *B. yatay*, it was found that local populations tend to decline because of poor establishment. On this basis, we consider it necessary to assess the demographic trend at the landscape scale and to identify the controls on the regeneration of palm groves in vacant sites. In relation to the preservation of environments, the main changes are the expansion of exotic and native tree species in palm groves and grasslands, and the increase in the density of native shrubs in grasslands under conditions of cattle exclusion and control of summer natural fires. On this basis, we consider it necessary to define the reference ecosystem to be restored, evaluate alternative clearing techniques and determine the characteristics of the appropriate fire regimes. In relation to the conservation of fauna, it was found that management allowed the protection of rare native species, but did not favor emblematic species such as the rhea and the vizcacheta, while facilitating the invasion of wild boars and deer. It is necessary to evaluate the causes of these dynamics and determine an effective control strategy for the deer.

[Keywords: protected area, Entre Ríos, Argentina, *Butia yatay*, savannah]

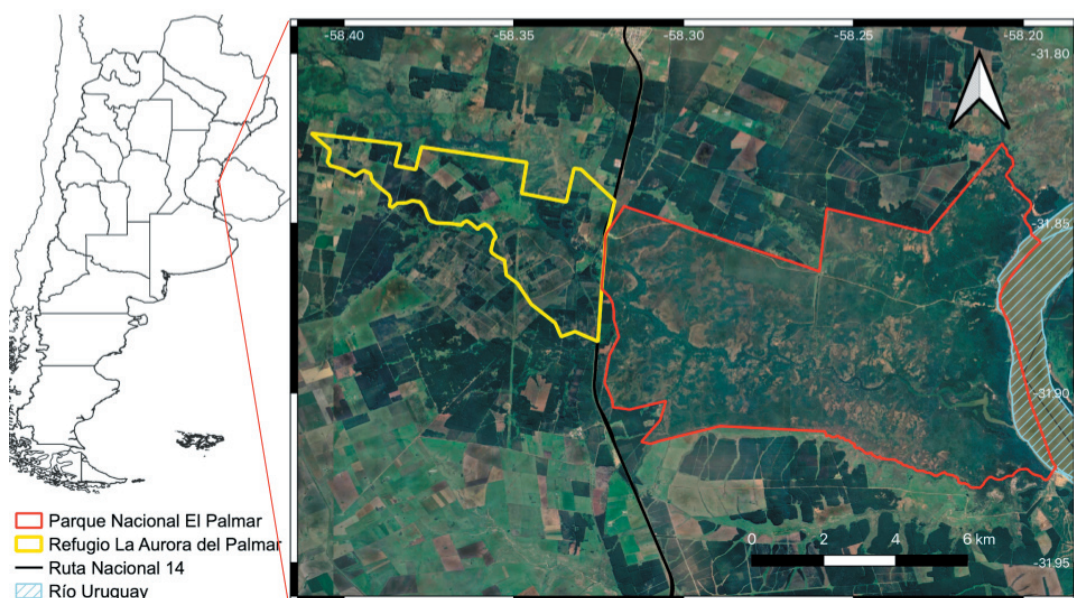
## INTRODUCCIÓN

Un área protegida es un espacio designado y administrado con objetivos específicos de conservación (CBD 1992; Ley N° 24375/1994). Las áreas protegidas proporcionan servicios ecosistémicos esenciales y constituyen un instrumento fundamental para preservar la diversidad biológica (APN 2007). Estas áreas se rigen por planes de gestión que establecen los objetivos, la estrategia de conservación y las investigaciones requeridas. Durante la mayor parte del siglo XX, la gestión de las áreas protegidas solo se basó en la protección y la vigilancia. A menudo, esta estrategia produjo resultados indeseados, por lo que se reconoció la necesidad de intervenir en los ecosistemas protegidos para prevenir que se degradaran (Bilenca and Miñarro 2004; Rudnik et al. 2012; Caruso 2015; Baldi 2020). Estas intervenciones se dirigen a asegurar el régimen natural de disturbios, detener las invasiones biológicas, mitigar los efectos de borde y, en ocasiones, a restaurar componentes y procesos perdidos de los ecosistemas (Young 2000; Benayas 2009). En cada área protegida, las decisiones de gestión se basan no solo en principios ecológicos generales, sino también en las características particulares de los ecosistemas considerados (Van Dyke 2008; Dudley et al. 2018). Por esta razón, tanto para definir los objetivos específicos de conservación como para diseñar intervenciones eficaces, la gestión de las áreas

protegidas requiere de investigaciones *in situ* que revelen los detalles particulares de la estructura y la dinámica de los ecosistemas incluidos en ellas.

El Parque Nacional El Palmar, creado en 1965 para proteger las sabanas de *Butia yatay*, abarca 8213 hectáreas que incluyen parte de las cuencas de los arroyos El Palmar, Ubajay, De los Loros y Espino, sobre la margen occidental del río Uruguay, en la provincia argentina de Entre Ríos (Figura 1). El área estuvo sujeta a explotación de conchilla fósil y a ganadería extensiva hasta 1970 (Fernández 1980). La vegetación del área fue descrita en 1827 como una sábana densa de palmeras adultas con un estrato herbáceo corto y verde, sin malezas y poblada por avestruces, venados y muchas aves (Beaumont 1828). En la primera mitad del siglo XX, las palmeras adultas tenían una altura uniforme y elevada, mientras los individuos en estadio juvenil eran escasos y estaban restringidos, sobre todo, a sectores sin ganado (Báez 1933, 1937; Martínez-Crovetto and Piccinini 1950).

A partir de la creación del PNEP, se limitaron las actividades permitidas dentro del área para conservar y promover las poblaciones de *B. yatay* (APN 1994). A tal fin, se retiró el ganado doméstico y se ejecutaron medidas para controlar los incendios porque se creía que estos disturbios perjudicaban a



**Figura 1.** Ubicación del Parque Nacional El Palmar y Refugio de Vida Silvestre La Aurora del Palmar, Entre Ríos, Argentina.

**Figure 1.** Location of El Palmar National Park and La Aurora del Palmar Wildlife Refuge, Entre Ríos, Argentina.

las poblaciones de palmeras (ver Martínez-Crovetto and Piccinini 1950). Además, se prohibió la caza como medida general de protección de la fauna. Los resultados, sin embargo, no fueron los esperados. Mientras un aumento en la regeneración de las palmeras no se hizo evidente, el área fue invadida por árboles y mamíferos exóticos. En los pastizales y sabanas aumentó la abundancia de arbustos nativos, se expandieron diversas poblaciones de árboles nativos de los bosques riparios y disminuyó la densidad de especies de animales nativos como la vizcacha y el ñandú (Llanos and Crespo 1952; Cichero 1994; Goveto 1994; Menvielle 1994; Lunazzi 2009; Biganzoli 2011; Rolhauser et al. 2011; Rolhauser and Batista 2014). Además, el área vecina al parque fue modificada por plantaciones forestales que afectaron la conectividad del PNEP con otros palmares remanentes. Estos cambios modificaron la estructura de la sabana y probablemente comprometen su funcionamiento y, en particular, la viabilidad de las poblaciones de *B. yatay* (Goveto 2005; Pignataro 2010; Batista et al. 2014).

En 2015, la Administración de Parques Nacionales (APN) elaboró el actual Plan de Gestión del PNEP, que identifica los cambios ocurridos en la estructura de la sabana como amenazas para la conservación de los palmares y sus ambientes asociados, y establece

estrategias de manejo orientadas a revertirlos y restablecer el régimen natural de disturbios (APN 2015). Este plan se enmarca en un paradigma de conservación intervencionista y se basa sobre una caracterización del parque y un diagnóstico de las amenazas y los recursos presentes, elaborado por técnicos y profesionales del PNEP (APN 2015). Además, el plan establece una imagen objetivo del área —denominada visión—, producto de consultas a pobladores locales, técnicos y otros actores que representan a la sociedad y la APN (APN 2015). A partir del diagnóstico y de la visión planteada, el plan presenta los objetivos y las correspondientes metas que sirven para cuantificar el avance. Sobre la base de los objetivos y metas fijadas, se plantean diversos proyectos junto a las acciones a llevar a cabo y a los resultados esperados (APN 2015). Los objetivos del plan de gestión de interés en este trabajo son los referidos a la conservación biológica; en particular, de la conservación de la palmera *B. yatay*, de los ambientes invadidos por especies leñosas y de la fauna nativa (Tabla 1).

El presente trabajo está motivado por el cambio de paradigma de conservación de ‘no tocar’ a ‘conservar interviniendo’ y el requerimiento de información ecológica específica para llevar a cabo el plan de gestión. La discusión de los objetivos de manejo en

**Tabla 1.** Objetivos del plan de gestión del Parque Nacional El Palmar y sus proyectos de gestión asociados.

**Table 1.** Objectives of the management plan for El Palmar National Park and its associated management projects.

Objetivo	Proyectos asociados
Conservar los palmares de <i>Butia yatay</i> de distribución restringida en nuestro país, asegurando su protección, el mantenimiento de la población viable y adoptando las acciones de manejo y restauración que se consideren necesarias	. Rehabilitación de la regeneración de la palmera <i>Butia yatay</i>
Conservar una muestra del distrito de los campos de la ecorregión pampeana y de sus ambientes asociados (espal, selva en galería, sabanas, pastizales, ambientes ribereños y ecosistemas acuáticos) adoptando las medidas de manejo que se consideren apropiadas, tomando como eje la restauración del régimen de disturbios del palmar-pastizal, poniendo énfasis en la detención de la lignificación que lleva a la transformación de pastizales a bosques	. Mejora de técnicas de control selectivo manual de leñosas exóticas, ajuste de operatorias y protocolización . Desmonte con maquinaria pesada de áreas severamente invadidas por leñosas exóticas . Disminución de la invasibilidad en los ecosistemas de pastizal y pastizal-palmar . Quemaz prescritas para el control de la invasión de exóticas leñosas y el restablecimiento de los disturbios de los ecosistemas de palmar y pastizal
Conservar las poblaciones de fauna asociada a los ambientes representados, asegurando el mantenimiento de poblaciones viables, especialmente de aquellas cuyos hábitats se encuentran en retroceso fuera del Área Protegida, adoptando las medidas de manejo que se consideren necesarias	. Mejora y ampliación del hábitat de la vizcacha . Restauración del hábitat del ñandú a través de los disturbios de los ecosistemas de sabanas . Sostenimiento del Plan de Control de Mamíferos Exóticos (PCMEI) . Monitoreo de jabalíes y su impacto . Monitoreo de ciervos y su impacto

el contexto de la información disponible es la instancia crítica para identificar investigaciones científicas necesarias para la gestión intervencionista. En primer lugar, el objetivo de este trabajo es compilar y sistematizar la información específica sobre los estudios de ecología terrestre en el PNEP y áreas de influencia. En segundo lugar, interpretar los objetivos de conservación ecológica del plan de gestión en el contexto de la información disponible e identificar y jerarquizar las investigaciones necesarias para sustentar la gestión intervencionista futura.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Realizamos una búsqueda de los artículos científicos sobre ecología terrestre en el PNEP y sus áreas de influencia mediante las plataformas de búsqueda Scopus (scopus.com) y Google Académico (scholar.google.com.ar), y también a través de los repositorios digitales de universidades nacionales (Univ. Nac. de Buenos Aires: [tinyurl.com/4j7mj7n](http://tinyurl.com/4j7mj7n); Univ. de La Plata: [sedici.unlp.edu.ar](http://sedici.unlp.edu.ar); Univ. Nac. del Comahue: [rdi.uncoma.edu.ar](http://rdi.uncoma.edu.ar); Univ. Nac. de Córdoba: <https://catalogo.biblio.unc.edu.ar/>; Univ. Nac. de Entre Ríos: <https://biblioteca-rect.uner.edu.ar/>; Univ. Nac. del Nordeste: [repositorio.unne.edu.ar](http://repositorio.unne.edu.ar); Univ. Nac. de Misiones: [rid.unam.edu.ar](http://rid.unam.edu.ar)). La búsqueda incluyó la siguiente sintaxis: "Parque Nacional El Palmar" OR "El Palmar National Park" OR "Palmar Grande de Colón" OR "La Aurora del Palmar" y "Butia yatay" AND "Argentina" -"Parque Nacional El Palmar" -"Palmar Grande de Colón" -"La Aurora del Palmar" y seleccionamos publicaciones hasta noviembre de 2023. Complementamos la búsqueda con las referencias citadas en el plan de gestión del PNEP y los informes publicados anualmente por la APN. Para su análisis, seleccionamos solo las publicaciones sobre investigaciones de la ecología terrestre del PNEP y áreas de influencia, y priorizamos artículos con revisión de pares frente a tesis y posters del mismo tema y autor. Clasificamos los documentos en función de su relevancia para los objetivos de conservación establecidos en el plan de gestión del parque y organizamos la información en 5 temas muy interrelacionados: a) diversidad de ambientes y especies; b) lignificación; c) incendios; d) manejo de herbívoros domésticos y exóticos, y e) dinámica poblacional de *B. yatay*. A partir del análisis de la información, sintetizamos los principales resultados de investigación y elaboramos un diagrama de influencias positivas y negativas para

resumir las interacciones reconocidas entre los componentes del paisaje del PNEP. La cantidad de trabajos realizados, el periodo y la extensión de la investigación realizada y el tipo de publicación científica determinaron el sustento de la interacción. Finalmente, integramos los objetivos de conservación del PNEP con la revisión del estado del conocimiento. Analizamos las implicancias de cada objetivo, describimos la base de información e identificamos investigaciones faltantes para diseñar y realizar intervenciones para cada uno. Jerarquizamos las investigaciones según la extensión del problema en el parque, el número de proyectos de gestión relacionados y los tiempos de resolución según las dinámicas naturales del sistema. Se priorizaron los problemas de mayor extensión. Si bien entendemos que mayor extensión implica mayor complejidad y más recursos, consideramos que su resolución va a tener mayor impacto que aquellos problemas con menor extensión. Las investigaciones que se vinculan con más proyectos de gestión tienen más prioridad. Los proyectos de gestión del plan de manejo son un indicador del interés de la comunidad, la factibilidad evaluada por el personal del área y la vinculación con los distintos componentes y problemáticas del parque. Por último, las investigaciones se priorizaron según las dinámicas naturales de los componentes evaluados entendiendo que el tiempo para observar los resultados de las acciones y, consecuentemente, evaluarlos no es el mismo para cada investigación. Los criterios utilizados para la jerarquización priorizan una aplicación práctica más directa de las investigaciones propuestas y mantener la concordancia con el marco teórico del plan de manejo actual.

## INVESTIGACIONES ECOLÓGICAS EN EL PNEP

La búsqueda obtuvo 165 resultados que revisamos y eliminamos las repeticiones entre repositorios y publicaciones no relacionadas con la ecología terrestre. El resultado de la revisión es una base de datos de 50 publicaciones que incluyen tesis de grado, de maestría y de doctorado, artículos científicos en revistas nacionales e internacionales e informes de la APN. Los trabajos fueron realizados entre 1986 y 2023 principalmente por grupos de investigación de la Universidad de Buenos Aires, de la Universidad de La Plata, de la Universidad Nacional del Comahue, de la Universidad Nacional de Córdoba y de la



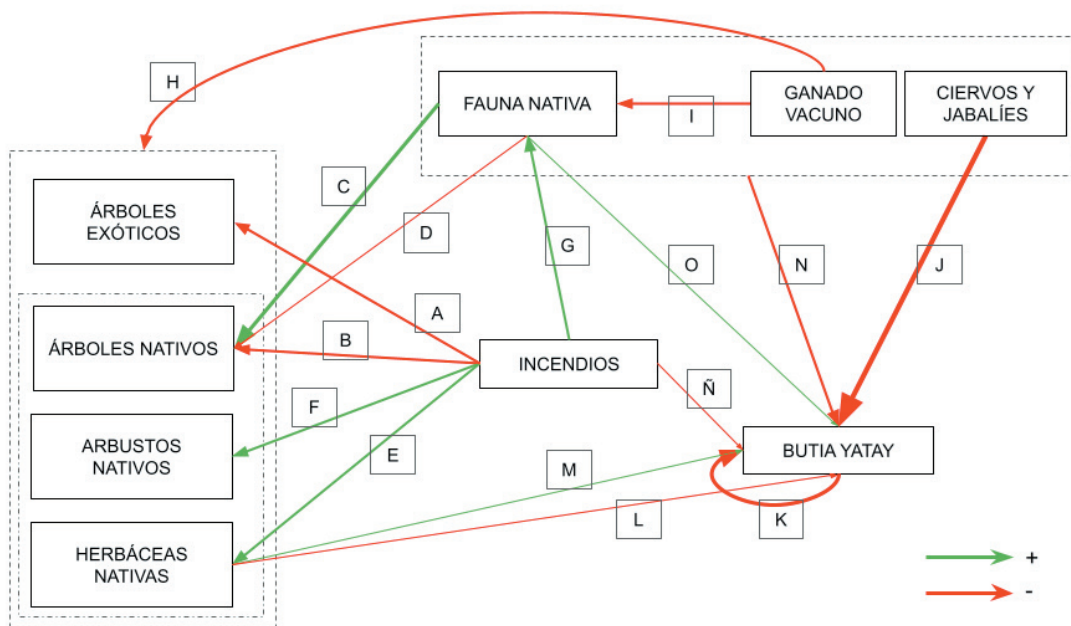
Administración de Parques Nacionales. Los principales resultados fueron agrupados en 5 temas y las interacciones entre los componentes del PNEP fueron esquematizados en un diagrama de cajas y flechas (Figura 2). A lo largo del texto se encuentran referencias (con letras mayúsculas) a la figura y la interacción que se evidencia.

### *Diversidad de ambientes y especies*

Los estudios de vegetación realizados en el PNEP incluyen una clasificación fitosociológica de las comunidades vegetales de la sabana (Batista et al. 2014), una clasificación no supervisada basada en el índice de vegetación normalizado (Ruiz Selmo et al. 2007) y un mapa fisonómico de la vegetación realizado a partir de fotointerpretación (Movia and Menvielle 1991) (Material Suplementario-Figura S1, Figura S2 y Figura S3). A partir de dichos relevamientos se diferenciaron 9 ambientes que incluyen los de 7 diferentes comunidades

de sabana, el del bosque xerófilo y el de la selva en galería. Estos ambientes aparecen distribuidos en el paisaje en relación con la heterogeneidad del sustrato y del régimen de humedad (Tabla 2).

En su conjunto, el paisaje del parque aloja una diversidad notable de especies. Los censos florísticos registraron 545 especies de plantas superiores en los distintos ambientes de sabana y se reconocieron 11 especies de helechos en el palmar (Batista et al. 2014; Di Pasquo et al. 2016). Se encontraron 26 especies de macrolíquenes (Acosta 2012) y 55 especies de hongos micorrízicos arbusculares en los ambientes de palmar, arbustal, estepa y selva en galería (Velázquez et al. 2010, 2011, 2013). Con respecto a la diversidad de fauna, se registraron 16 especies de anfibios anuros presentes sobre todo en pajonales y lagunas (Gangenova et al. 2012). En los ambientes de la selva en galería y del palmar denso se encontraron 276 especies de aves



**Figura 2.** Diagrama de influencia para los componentes del Parque Nacional El Palmar basado en los resultados de las investigaciones presentadas en el trabajo. Las cajas representan los componentes principales, y las flechas, las interacciones entre ellos. Los recuadros punteados agrupan los componentes de la flora, sin *Butia yatay*, y la fauna, respectivamente. El ganado vacuno no forma parte del PNEP por su remoción desde 1965; sin embargo, es incluido en el diagrama por la historia de uso del área y su relevancia en las acciones de manejo implementadas. El grosor de las flechas indica la evidencia disponible para cada interacción. El color indica el sentido de la interacción. Verde: interacciones positivas. Rojo: interacciones negativas. Las letras sobre las flechas vinculan la interacción con la evidencia detallada en el cuerpo del artículo.

**Figure 2.** Diagram of influence for the components of El Palmar National Park based on the results of the research presented in the paper. The boxes represent the main components and the arrows, the interactions between them. The dotted boxes group the components of the flora, without *Butia yatay*, and the fauna, respectively. Cattle is not part of the PNEP due to their removal since 1965; however, it is included in the diagram due to the use history of the area and their relevance in the management actions implemented. The thickness of the arrows indicates the evidence available for each interaction. Green arrows: positive interactions. Red arrows: negative interactions. The letters above the arrows link the interaction with the evidence detailed in the body of the article.

**Tabla 2.** Diversidad de ambientes. Elaborado a partir de Batista et al. (2014).**Table 2.** Diversity of environments. Based on Batista et al. (2014).

Ambiente	Descripción
A Palmar denso	Los estratos arbóreo superior, intermedio y herbáceo presentan alta cobertura y riqueza florística. La vegetación está dominada por individuos adultos de <i>Butia yatay</i> , árboles nativos como <i>Sebastiania klotzschiana</i> , <i>Allophylus edulis</i> y <i>Guettarda uruguensis</i> , arbustos como <i>Baccharis dracunculifolia</i> y <i>Ba. glutinosa</i> , el helecho <i>Adiantopsis chlorophylla</i> y el pasto cespitoso <i>Bromus auleticus</i> . Un análisis aeropalinológico indica una vegetación compuesta por Asteraceae-Asteroidae, Myrtaceae, <i>Blepharocalyx salicifolius</i> , Poaceae y <i>Butia yatay</i> (Muñoz et al. 2017). Estos ambientes se encuentran ubicados en terrazas altas e interfluvios secundarios donde el suelo es arenoso o arenoso-franco en superficie. Movia y Menvielle (1991) denominaron Palmar denso a este ambiente cuando el sotobosque tenía solo arbolitos nativos aislados. En las últimas décadas, estos sitios fueron afectados por el aumento poblacional de especies leñosas nativas y exóticas
B Arbustal con palmeras aisladas	Los estratos intermedio y herbáceo presentan cobertura continua y una alta riqueza florística. Las especies principales son <i>Butia yatay</i> , <i>Baccharis dracunculifolia</i> , <i>Ba. glutinosa</i> , <i>Acanthostyles buniifolius</i> , <i>Adiantopsis chlorophylla</i> y <i>Bromus auleticus</i> . Estos ambientes se encuentran ubicados en partes elevadas de los interfluvios secundarios en contacto con interfluvios primarios y han sido frecuentemente afectados por incendios
C Arbustal con palmeras juveniles	El ambiente tiene arbustos nativos de mediana o baja altura (géneros <i>Baccharis</i> y <i>Eupatorium</i> ) con leñosas, pastos o ambas y núcleos de renovales de <i>Butia yatay</i> . Su alta riqueza florística se presenta en un estrato arbóreo inferior de cobertura variable y estratos intermedio y herbáceo continuos. El estrato herbáceo es dominado por <i>Bromus auleticus</i> . Estos ambientes se encuentran ubicados en interfluvios primarios o partes altas de interfluvios secundarios y fueron afectados por incendios en la década de 1990
D Eriales	Presenta la fisonomía de una estepa graminosa-arbustiva con alta riqueza florística. El estrato intermedio tiene baja cobertura y el herbáceo es discontinuo. Las principales especies presentes son <i>Baccharis dracunculifolia</i> , <i>Ba. articulata</i> , <i>Trachypogon spicatus</i> , <i>Schizachyrium microstachyum</i> , <i>Sc. salzmannii</i> y <i>Ba. linearifolia</i> . La ubicación de estos ambientes corresponde a cicatrices de las canteras, pedregales desérticos, afloramientos naturales de arenisca y artificiales de canto rodado, ubicados en interfluvios secundarios y terrazas altas de los arroyos. Estos ambientes no fueron afectados por incendios en las últimas décadas
E Estepas psamófilas	Es un pastizal denso y semidenso con algunas palmeras altas muy aisladas. Presenta un estrato herbáceo muy característico, de alta cobertura y con baja riqueza florística. Las especies dominantes son los pastos <i>Schizachyrium microstachyum</i> , <i>Bromus auleticus</i> , las hierbas <i>Monnina cuneata</i> , <i>Plantago brasiliensis</i> y el subarbusto <i>Croton laureltyanus</i> . Un análisis aeropalinológico indica alta abundancia de Asteraceae-Asteroidae (Muñoz et al. 2017). Estos ambientes están asociados con depósitos arenosos ubicados alrededor de las cabeceras de cañadas afluentes de los arroyos. Estos ambientes fueron afectados por incendios en las últimas décadas
F Estepas psamófilas húmedas	Presenta la fisonomía de una estepa graminosa-arbustiva con baja riqueza florística. Cuenta con un estrato arbóreo superior ocasional formado por escasas palmeras, un estrato arbóreo inferior e intermedio de escasa cobertura y discontinuo dominado por <i>Sebastiania klotzschiana</i> , <i>Blepharocalyx salicifolius</i> , <i>Myrcianthes cisplatensis</i> , <i>Schinus polygama</i> y un estrato herbáceo ralo con <i>Ambrosia tenuifolia</i> , <i>Achyrocline satuireioides</i> , <i>Andropogon lateralis</i> , <i>Eragrostis neesii</i> y <i>Baccharis dracunculifolia</i> . Estos ambientes están asociados con depósitos de arena ubicados en terrazas inferiores o fondos de valle sujetos a inundaciones periódicas
G Pajonales	Este ambiente de baja riqueza florística tiene un estrato intermedio dominado por pastos altos ( <i>Andropogon lateralis</i> , <i>Panicum glabripes</i> , <i>Paspalum quadrifarium</i> ) y uno herbáceo cubriendo los espacios intermedia con especies como <i>Axonopus fissifolius</i> y <i>Paspalum leptum</i> . Estos ambientes se asocian a vías de escurrimiento y se presentan en suelos inundados o saturados de agua la mayor parte del año
H Selva en galería	Presenta una alta biomasa vegetal distribuida en múltiples estratos. Estos ambientes se encuentran en los bordes de los cauces del río Uruguay y están invadidos por ligustro, pero tienen numerosas especies nativas de linaje amazónico como <i>Nectandra angustifolia</i> , <i>Ocotea acutifolia</i> , <i>Terminalia australis</i> , <i>Myrsine laetevivens</i> , <i>Myrcianthes cisplatensis</i> y <i>Allophylus edulis</i>
I Bosque xerófilo	Se encuentra dominado por especies leñosas e invadido por especies exóticas ( <i>Melia azedarach</i> , <i>Pyracantha crenulata</i> , <i>Gleditsia triacanthos</i> , <i>Ligustrum lucidum</i> y <i>Li. sinense</i> ). Estos ambientes se ubican en interfluvios secundarios cerca de la barranca del río Uruguay. En el mapa de vegetación (Movia and Menvielle 1991), esta unidad aparece como un pastizal pampeano/entrerriano con arbolitos de linaje chaqueño aislados indicando un cambio en la fisonomía en las últimas dos décadas

(Marateo et al. 2009; Sarquis et al. 2017). En el parque se registraron también 42 especies de mamíferos, 48 de peces y 35 de reptiles (APN 2015; Gesualdo 2019). Según la Lista Roja de Especies Amenazadas, el PNEP conserva el hábitat de 3 especies 'Casi amenazadas' (i.e., *Rhea americana*, *Cerdocyon thous* y *Leopardus geoffroyi*) y una en 'Peligro de extinción' (i.e., *Ctenomys rionegrensis*) (IUCN 2021).

### Lignificación

En las últimas décadas, la vegetación del PNEP fue alterada por dos cambios en la distribución de especies leñosas: 1) la invasión de los bosques y sabanas por especies leñosas exóticas, y 2) la expansión en las sabanas de especies arbóreas nativas de los bosques riparios. La invasión de especies exóticas afectó a los principales ecosistemas del parque y también de áreas vecinas (Micou 2003). Las comunidades de la selva en galería y del bosque xerófilo están muy invadidas por especies leñosas tales como *Melia azedarach*, *Pyracantha atalantoides*, *Ligustrum lucidum*, *Ligustrum sinense* y *Gleditsia triacanthos*, mientras que las sabanas de *B. yatay* presentan una menor invasión, aunque creciente en el tiempo (Rolhauser 2007; Ruiz Selmo et al. 2007; Rolhauser and Batista 2014). Un estudio realizado en una estepa arbustiva con palmeras invadida por *Melia azedarach* demostró que el fuego redujo el banco de semillas de la especie invasora como consecuencia de la disminución del 80% en la producción de frutos por planta y el aumento en la mortalidad de semillas en el suelo (Menvielle 2003) (Figura 2, interacción A). A pesar de su baja reproducción sexual post-disturbio, *Melia azedarach* se mantuvo en áreas incendiadas gracias a la producción de vástagos vegetativos (Menvielle 2003).

La invasión de sabanas de *B. yatay* por especies arbóreas nativas aparece asociada con la exclusión del ganado y posiblemente con el control de los incendios de vegetación (Rolhauser 2007; Batista et al. 2014; Brkic 2017; Calfayan 2023). Los patrones de distribución de las especies arbóreas nativas en el paisaje del parque sugieren que éstas invaden de manera gradual la sabana desde el bosque ripario y hacia las partes más altas del paisaje, que su avance es más rápido donde los palmares son densos y que es retardado por los incendios (Rolhauser 2007; Rolhauser and Batista 2014; Calfayan 2023) (Figura 2, interacción B). La fuerte expansión de poblaciones arbóreas en los palmares densos no afectados por incendios sería consecuencia

del mayor arribo de semillas transportadas por aves frugívoras que se posan en las palmeras (Rolhauser 2007; Morandeira 2009; Rolhauser et al. 2011; Rolhauser and Batista 2014) (Figura 2, interacción C). En la escala local, la llegada de semillas de especies arbóreas es mayor debajo de las palmeras adultas que en parches retirados de ellas (Rolhauser et al. 2011). Sin embargo, los micrositios ubicados debajo de las palmeras no resultarían en particular seguros para las plántulas porque allí a menudo resultan dañadas mecánicamente por animales; un caso de competencia aparente (Rolhauser et al. 2011) (Figura 2, interacción D). Además, se observa menor supervivencia de plántulas de especies arbóreas (i.e., *Allophylus edulis* y *Sebastiania klotzschiana*) cerca de árboles adultos de la misma que de diferente especie (Rolhauser et al. 2011). La distribución espacial de las poblaciones de árboles presentes dentro de los palmares no muestra asociación ni repulsión con las palmeras; un resultado que sugiere que por sobre la competencia aparente predomina el efecto de facilitación que las palmeras ejercen sobre la dispersión de los árboles (Morandeira 2009).

### Incendios

Los registros del PNEP entre 1963 y 2000 muestran que ocurrieron numerosos incendios, tanto accidentales como naturales, sobre todo en verano, en días con baja humedad del suelo y alta temperatura mínima (Goveto 2005). La asociación de los incendios con estas condiciones ambientales es en particular fuerte en el caso de los incendios naturales, cuya extensión promedio fue de 200 hectáreas. Durante el período analizado, las condiciones determinantes de alta probabilidad de incendio estival ocurrieron cada 2 o 3 años (Goveto 2005). Sin embargo, la estimación del régimen natural de incendios de la sabana es compleja por dos razones: a) la modificación del paisaje que rodea al PNEP excluye a los incendios que pudieran iniciarse fuera del parque, y b) los incendios registrados fueron afectados por tareas de control del fuego realizadas desde 1965. Bajo estas condiciones, es razonable suponer que los incendios en el área del PNEP ocurrieron en el pasado con mayor frecuencia o sobre extensiones mayores que lo estimado analizando registros hasta la década del 2000 (Goveto 2005).

El análisis de la distribución de las especies vegetales entre sitios de arbustal con palmeras aisladas incendiados en distintos momentos

permitió identificar tres grupos de especies con diferente respuesta poblacional a los incendios (Goveto 2005): dependientes (especies cuya abundancia decrece cuando aumenta el tiempo entre incendios o desde un incendio); tolerantes (especies cuya abundancia no aparece asociada con el tiempo luego de un incendio), y sensibles (especies cuya abundancia decrece cuando el tiempo entre incendios o desde un incendio disminuye). Se encontró que estos ambientes están dominados por especies tolerantes a o dependientes de los incendios (Figura 2, interacción E). Análisis demográficos más detallados de las tres principales especies de arbustos nativos del PNEP permitieron caracterizar sus modos de regeneración luego de los incendios; *Acanthostyles buniifolius* es una especie rebrotante; *Baccharis glutinosa*, una especie rebrotante facultativa, y *Ba. dracunculifolia*, una especie semillante obligada (Galíndez et al. 2009). Modelos de la dinámica poblacional de *Ac. buniifolius* y *Ba. dracunculifolia* indican que las poblaciones de estos arbustos nativos dependen de los incendios porque fluctúan mucho donde la frecuencia de incendios es baja, para tender a extinguirse localmente cuando el período entre incendios alcanza los 25 años (Biganzoli 2011) (Figura 2, interacción F). Tomados en conjunto, estos resultados indican que los incendios recurrentes han sido un disturbio natural que habría modelado los ecosistemas de la sabana del PNEP.

Algunos resultados de investigaciones sobre la fauna también se pueden interpretar como indicios de que el fuego es un disturbio natural de la sabana del PNEP. En sitios recién quemados, los roedores desaparecen al inicio, pero con la regeneración de la vegetación aumentan de manera gradual en abundancia y diversidad de especies (Marconi and Kravetz 1986). Por su carácter relativamente localizado, los fuegos periódicos sostendrían la diversidad de hábitats naturales para las comunidades de roedores (Marconi and Kravetz 1986). En el mismo sentido, el ñandú (*Rhea americana*) se beneficiaría por los fuegos periódicos ya que durante la mayor parte del año utiliza ambientes con vegetación baja y abierta como la de sitios quemados (García Erize and Villafañe 2016; Calfayan 2023). La heterogeneidad de ambientes mediada por los incendios genera un mosaico favorable para roedores y el ñandú (Figura 2, interacción G).

#### Manejo de herbívoros domésticos y exóticos

Las consecuencias de décadas de exclusión del ganado sobre la diversidad botánica y faunística de los palmares fueron examinadas mediante relevamientos realizados en las sabanas densas del PNEP, excluidas al ganado desde 1970, y en el Refugio de Vida Silvestre La Aurora del Palmar (RVSLA), reserva manejada con densidades moderadas de ganado vacuno (Figura 1). Los relevamientos de la vegetación mostraron que las sabanas densas del PNEP desarrollaron un sotobosque leñoso rico en especies de arbustos y árboles y una cubierta vegetal rica en especies de subarbustos y de graminoides perennes. En contraposición, las sabanas densas del RVSLA mantienen un sotobosque casi exclusivamente herbáceo dominado por un conjunto empobrecido de pastos perennes y con presencia de especies anuales y exóticas (Brkic 2017; Batista et al. 2018). Como consecuencia, la composición de la flora de las sabanas densas difiere un 58% entre el PNEP y el RVSLA, y su riqueza botánica es mayor en el PNEP que en el RVSLA, tanto en la escala de stand (+28%) como de paisaje (+32%) (Figura 2, interacción H).

Los relevamientos de fauna realizados en las mismas sabanas densas también indicaron mayor riqueza en las sabanas densas del PNEP que en las del RVSLA, tanto a escala global como local (Gesualdo 2019) (Figura 2, interacción I). La composición de especies difiere entre las áreas protegidas en más del 50% de la lista de las especies detectadas. En el PNEP se encuentran pequeños roedores y herbívoros nativos medianos y grandes. Se registró la presencia de animales nativos (i.e., corzuela, comadreja overa, cuis grande y carpincho) y una fuerte invasión de ciervo *Axis axis* (Cichero 1994; Gesualdo 2019). En contraposición, en el RVSLA, las poblaciones de herbívoros nativos son reemplazadas por los domésticos y resultan más abundantes las especies que prefieren sabana abierta de vegetación continua, como *Ctenomys rionegrensis* (tucu tucu), *Galictis cuja* (hurón menor) y *Euphractus sexcintus* (tatú peludo) (Gesualdo 2019).

Respecto de los herbívoros exóticos, en el PNEP hay poblaciones de *Sus scrofa* (jabalí) y *Axis axis* (ciervo axis), introducidas en la región con fines cinegéticos. Desde 2007 se lleva adelante un Plan de Control de Mamíferos Exóticos Invasores (PCMEI)



debido a que el jabalí depreda las semillas y las plántulas de *B. yatay*, y el ciervo axis las consume (Lunazzi 2009; Pignataro 2010; Martin et al. 2023) (Figura 2, interacción J). Este plan consiste en autorizar de forma periódica a particulares a realizar caza supervisada de ambas especies. El PCMEI redujo sustancialmente el tamaño de la población de jabalíes en los primeros 2 años de operación y mantuvo a la población reducida durante los años siguientes (Gürtler et al. 2017). De forma concomitante, la depredación de plántulas de *B. yatay* disminuyó, probablemente, como resultado del plan (Ballari et al. 2014; Gürtler et al. 2023). En contraste, el PCMEI no redujo la población de ciervo axis, que creció durante los primeros 6 años hasta llegar a una meseta (Gürtler et al. 2018). La falta de efectividad del plan se puede explicar por la discordancia entre los momentos de actividad del ciervo y los horarios de caza (Nicosia et al. 2023).

#### *Dinámica poblacional de Butia yatay*

*Butia yatay* es una especie nativa de Sudamérica que se encuentra en Paraguay, Uruguay, noreste de Argentina y sur de Brasil. Su ciclo de vida se puede dividir en cinco estadios: semilla, plántula con hojas lineales o gramínoideas, plántula con hojas compuestas o divididas, palmera juvenil y palmera adulta (Lunazzi 2009). El análisis de la viabilidad de las poblaciones locales indicó que tienden a declinar como resultado del escaso establecimiento y supervivencia de plántulas con hoja gramínoidea (Lunazzi 2009). En estas condiciones, la velocidad de la declinación se explica principalmente por la tasa de mortalidad de las palmeras adultas. Las investigaciones posteriores se orientaron a examinar los patrones espaciales y los posibles controles del establecimiento y supervivencia de plántulas y de mortalidad de palmeras adultas.

Los patrones espaciales de establecimiento, supervivencia y distribución de plántulas observados indican que la regeneración es inhibida en las cercanías de las palmeras adultas. A mayor distancia de la palmera adulta, mayor proporción de plántulas con hojas compuestas respecto de las plántulas con hojas lineales (Lunazzi 2009; Pignataro 2010; Bongianino 2019) (Figura 2, interacción K). Estos patrones son compatibles con registros de mayor supervivencia de las plántulas en micrositios alejados que en micrositios cercanos a los individuos adultos y de mayor mortalidad global de plántulas en un palmar

con mayor densidad (Caccia et al. 2003; Lunazzi 2009). Aparentemente, la inhibición de las palmeras adultas sobre las plántulas es mediada por la vegetación asociada, al menos en parte (Pignataro 2010). Las tasas de desarrollo y de supervivencia de las plántulas difieren también entre micrositios con diferente cobertura; la supervivencia es mínima en micrositios dominados por pastos bajos cerca de una palmera adulta (Figura 2, interacción L) y es máxima en los parches dominados por el helecho *Adiantopsis chlorophylla*, frecuentes a distancias intermedias (2-8 m) de las palmeras adultas (Caccia et al. 2003; Pignataro 2010) (Figura 2, interacción M).

La regeneración de *B. yatay* también es limitada por factores abióticos y por la actividad animal. Los registros obtenidos antes de la implementación del PCMEI indican que la principal causa de mortalidad de plántulas de hoja dividida era la depredación (Lunazzi 2009; Pignataro 2010). El principal depredador de plántulas era el jabalí, aunque los armadillos (*Chaetophractus villosus* o *Dasypus hybridus*) también consumían una proporción menor (Pignataro 2010) (Figura 2, interacción N). Tras la implementación del PCMEI, la densidad de plántulas aumentó de manera notable (Bongianino 2019). En un experimento de campo dirigido a evaluar los efectos de la defoliación sobre la supervivencia y el desarrollo de las plántulas de palmera se encontró que las plántulas sometidas a defoliación frecuente tuvieron menor tasa de producción de hojas, menor biomasa subterránea y mayor mortalidad que las plantas sometidas a baja o nula frecuencia de defoliación (Corres 2019). Por último, a partir de un experimento con dos eventos sucesivos de fuego en la misma temporada se observó una disminución de la tasa de crecimiento y un aumento en la tasa de mortalidad de las plántulas (Petek et al. 2021) (Figura 2, interacción Ñ). Entonces, la supervivencia de *B. yatay* es mediada por la herbivoría, la depredación de plántulas y los incendios de vegetación. En el estadio de semilla, la regeneración de esta especie se ve afectada por otros factores.

Las semillas de *B. yatay* son dispersadas primariamente cuando los frutos caen debajo de las copas de las palmeras; una vez en el suelo, una fracción relativamente pequeña de las semillas es dispersada por animales que consumen los frutos o que los transportan hasta sus madrigueras (De Marinis 2017) (Figura 2, interacción O). Como consecuencia,

la densidad de frutos en el suelo disminuye con la distancia desde la palmera adulta. El destino de las semillas también difiere entre aquellas dispersadas a diferentes distancias; mientras a menos de 4 m de la palmera adulta una proporción importante de las semillas muere por la acción de microbios, a distancias mayores aumenta la proporción de semillas dañadas por roedores (De Marinis 2017). En consecuencia, solo una fracción muy pequeña de las semillas alcanza los escasos sitios posiblemente seguros ubicados lejos de las palmeras adultas. La baja frecuencia de arribo de semillas sanas a los micrositios seguros limitaría el establecimiento exitoso de plántulas de *B. yatay* (De Marinis 2017).

Registros realizados entre 2002 y 2017 en dos palmares muestran que durante dicho período, la mortalidad de las palmeras adultas aumentó, que la mayor parte de las palmeras que murieron se inclinaron antes de morir y que la proporción de palmeras que se inclinaron aumentó (Bongianino 2019). Si bien los registros no evidencian patrones espaciales que sugieran algún tipo de denso-dependencia en la muerte de las palmeras, los modelos matriciales basados en la frecuencia con que las palmeras se inclinaron y la mortalidad diferencial de palmeras inclinadas y no inclinadas proyectan una mayor mortalidad global de palmeras adultas en un palmar semidenso que en uno denso (Bongianino 2019).

## OBJETIVOS DE CONSERVACIÓN ACTUALES Y DEMANDAS DE INVESTIGACIÓN FUTURA

El plan de gestión del Parque Nacional El Palmar incorpora 3 grandes objetivos de la conservación biológica: los palmares de *B. yatay*, la diversidad de ambientes y las poblaciones de la fauna nativa (APN 2015). Los resultados de las investigaciones locales reseñadas aquí proveen pautas para orientar la gestión dirigida a estos 3 objetivos, a la vez que permiten identificar interrogantes e hipótesis para proponer líneas de investigación futura.

El objetivo 1 del plan de gestión del PNEP es conservar los palmares de *Butia yatay*. Para ello, formula un proyecto de manejo intervencionista para la restauración del régimen de disturbios y el control de especies exóticas con acciones implementadas desde la escala de micrositio hasta la escala de

paisaje (APN 2015). Los resultados de investigaciones locales demuestran que no sería razonable aspirar al mantenimiento de poblaciones viables en la escala de stand, sino que esto solo podría ocurrir en una escala de paisaje (Lunazzi 2009; Pignataro 2010). Esta noción se fundamenta en la evidencia de que dentro de cada stand de sabana, las palmeras adultas establecidas limitan la regeneración impidiendo compensar su mortalidad (Lunazzi 2009; Pignataro 2010). Bajo esta condición, el equilibrio en la escala de paisaje debe depender de igualar las extinciones o cuasi-extinciones locales con las recolonizaciones de stands (Lunazzi 2009; Bongianino 2019). Esta idea supone que los palmares tienen estados de maduración y justifica la existencia simultánea de palmares maduros y palmares de renovales en el espacio. Una dinámica semejante depende críticamente de agentes de dispersión secundaria que transporten semillas viables a distancias relativamente largas (e.g., zorro de monte y aves) (De Marinis 2017), de la presencia en el paisaje de stands con muy baja o nula densidad de palmeras y de la ausencia de otras limitaciones ambientales para el establecimiento de palmeras (Caccia et al. 2003; Pignataro 2010; De Marinis 2017). La viabilidad de la población de *B. yatay* del PNEP requiere que estas condiciones se repitan en períodos más cortos que la longevidad de las palmeras (por lo menos 250 años) (cf. Lunazzi 2009).

Los resultados referidos ponen en evidencia que la conservación de *B. yatay* continúa siendo un desafío, tanto por la dificultad para evaluar la dinámica poblacional de largo plazo en la escala de paisaje como por numerosas incertidumbres acerca de componentes de dicha dinámica y de sus controles. En este sentido, identificamos 3 demandas de investigación futura. Primero, es necesario inventariar y caracterizar los palmares de renovales de *B. yatay* establecidos dentro del PNEP desde su creación en 1965. Dicho relevamiento evaluaría las consecuencias del retiro del ganado vacuno y del control de incendios en el parque. El ganado vacuno, a pesar de no estar presente en el PNEP, es un componente relevante a la hora de analizar las dinámicas poblacionales de los palmares y la efectividad de las acciones tomadas desde el inicio del área. Con respecto a los incendios, una contribución clave sería analizar su rol en el paisaje y su posible rol en la generación de sitios seguros para el establecimiento. Segundo, es necesario determinar qué factores

limitan el establecimiento de renovales en sitios vacantes. Sin embargo, ni los incendios naturales ni las quemas prescriptas penetran en ambientes cerrados como consecuencia del alto grado de invasión (De Marinis 2017); por el otro, involucra evaluar los efectos de las posibles causas de mortalidad de las plántulas, tales como estrés hídrico, fuego, herbivoría o competencia interespecífica (Pignataro 2010; De Marinis 2017; Gürtler et al. 2023; Martin et al. 2023). Tercero, es necesario caracterizar la generación de sitios vacantes para la instalación de renovales. Esto involucra evaluar los controles y los patrones espaciales del decaimiento y muerte de las palmeras (Pignataro 2010; Bongianino 2019) y caracterizar la heterogeneidad de las poblaciones locales distribuidas en el paisaje.

El objetivo 2 del PNEP es recuperar y preservar los diferentes ambientes presentes en el paisaje del parque, hoy amenazados por la expansión de especies leñosas que alteran su fisonomía (APN 2015). Los proyectos incluidos en el plan de gestión buscan resolver el problema de la lignificación restableciendo el régimen de incendios y aplicando técnicas de control como rolado, corte manual, desmonte selectivo y desmonte con maquinaria pesada. La proliferación de especies leñosas en los ambientes del PNEP derivó de la combinación de exclusión del pastoreo y la supresión de incendios, los dos controles principales de la lignificación de las sabanas húmedas (Overbeck and Pfadenhauer 2007; Sankaran et al. 2008; Rolhauser and Batista 2014; Brkic 2017; Calfayan 2023). Los resultados locales indican que el ganado es una influencia exótica que afecta a la diversidad de las comunidades del palmar (Batista et al. 2018; Gesualdo 2019). El fuego, en cambio, es un disturbio natural en el paisaje del PNEP, al cual la flora nativa, y probablemente también el resto de la biota, están adaptadas (Goveto 2005). La efectividad de las quemas prescriptas para el control de las leñosas en las sabanas depende de que éstas emulen de forma apropiada el régimen natural de incendios y de la densidad de los individuos (Goveto 2005; Calfayan 2023). Según investigaciones locales, las condiciones ambientales predisponentes para incendios naturales en el área del PNEP son relativamente frecuentes y su ocurrencia se concentra en los meses de verano (Goveto 2005), cuando la sensibilidad al fuego de las especies arbóreas en expansión es máxima (Glitzenstein et al. 1995; Olson and Platt 1995;

Menvielle 2003; Hannon et al. 2020). Por un lado, esto involucra cuantificar el proceso de dispersión de semillas a distancias largas e identificar los agentes. Por esta razón, el control efectivo de la expansión de árboles exóticos y nativos mediante quemas prescriptas podría depender de que éstas se aplicaran en la estación apropiada mientras que el control del grado de invasión respondería a métodos alternativos como el anillado. En cambio, la densidad de los arbustos nativos dominantes depende de la frecuencia de quemas y no de su estacionalidad. El periodo entre incendios debería ser menor a 25 años para mantener poblaciones locales viables de *Ac. bunifolius*, *Ba. glutinosa* y *Ba. dracunculifolia* (Biganzoli et al. 2009; Biganzoli 2011; Galíndez et al. 2013).

El objetivo de detener la lignificación y restaurar los ambientes afectados en el PNEP nos permite identificar las siguientes demandas de investigación futura. Primero, se requiere definir el ecosistema de referencia de cada ambiente en términos de la estructura y composición de la vegetación y de la ubicación en el paisaje. Restaurar los ambientes necesita una línea de base o estado objetivo a la que dirigir los esfuerzos de restauración. Debido a los cambios en los ambientes registrados entre 1991 y 2007, el primer paso de la restauración es precisar el ecosistema de referencia. Segundo, conocer el impacto de los árboles exóticos sobre las poblaciones de *B. yatay* y el resto de la flora nativa. Tercero, es necesario analizar la demografía de las principales especies leñosas invasoras para poder diseñar estrategias de control basadas en la eliminación de los individuos con mayor valor reproductivo. Cuarto, evaluar las tasas de invasión, de regeneración de especies nativas y exóticas y la estabilidad de las comunidades frente a distintos regímenes de incendios de vegetación. A partir de los indicios sobre el régimen natural se podría realizar un manejo adaptativo que estudie distintas frecuencias y extensiones, y que aporte evidencia respecto del manejo del disturbio y sus consecuencias en la vegetación (Menvielle 2003; Goveto 2005; Rolhauser 2007; APN 2015; Batista et al. 2018; Bongianino 2019; Policelli et al. 2019; Calfayan 2023). También permitiría avanzar en la protocolización de los sistemas de cortafuegos y evaluar su eficacia e impacto en el ambiente. Quinto, es necesario identificar procedimientos de desmonte efectivos para aquellos sitios muy lignificados que requieren una restauración de la estructura para

acumular material combustible fino previa al restablecimiento del régimen natural de incendios (APN 2015).

El objetivo 3 del PNEP es conservar las poblaciones de fauna nativa. Esto implica mantener los regímenes de disturbios críticos para la preservación del hábitat y sus interacciones bióticas. Los proyectos incluidos en el plan de gestión atienden sobre todo a la restauración y la conservación de las poblaciones de vizcacha y de ñandú, y el control de las poblaciones de ciervos y jabalíes. Las investigaciones y los registros locales indican que la exclusión de ganado permitió el establecimiento de numerosas especies de animales nativos (Gesualdo 2019). Sin embargo, la prohibición de caza ha facilitado la invasión por jabalíes y ciervos (Cichero 1994; APN 2015). Las medidas de control de especies exóticas invasoras resultaron efectivas para reducir la densidad de jabalíes, pero no para contener el crecimiento de la población de ciervo axis (Gürtler et al. 2017, 2018).

El objetivo de proteger a la fauna nativa propuesto en el plan de gestión del PNEP nos permite listar las siguientes demandas de investigación futura. Primero, evaluar la demografía de las poblaciones de ñandúes y de vizcachas, y determinar el vínculo entre la dinámica poblacional y la alteración del hábitat (Cichero 1994; Martella and Navarro 2006; APN 2015; García Erize and Villafañe 2016). Es necesario evaluar el ambiente afectado por la lignificación y, en este sentido, una alternativa es implementar intervenciones como desmontes e incendios asociadas a un monitoreo sistemático y la modelación de las poblaciones. Segundo, conocer el impacto directo e indirecto de los ciervos y jabalíes sobre los ñandúes y vizcachas. Tercero, es necesario determinar una estrategia efectiva para reducir y controlar la población de ciervo axis. Una opción sería que la caza del ciervo axis desde apostadero ocurriera entre la 1.00 y las 9.00 que es el momento de mayor actividad de los ciervos (Nicosia et al. 2023).

A partir de identificar las demandas de investigación para cada objetivo de gestión y los criterios de jerarquización obtuvimos cuatro ejes de acción principales. En primer lugar, ubicamos las investigaciones referidas al proceso de lignificación de la sabana y las técnicas de desmonte y control de especies leñosas. Es necesario definir un ecosistema de referencia para preservar y restaurar los distintos hábitats. Estos

estudios abarcarían toda el área del parque, tendrían incidencia en otros problemas del área e implicarían el uso de una gran cantidad de recursos. En segundo lugar, los estudios sobre incendios, específicamente aquellos que permitan conocer la frecuencia y la intensidad adecuada para cada ambiente. Dichos estudios permitirán diseñar un plan de quemas prescritas, restaurar los hábitats de ñandúes y vizcachas, disminuir el riesgo de la tarea y consolidar un consenso sobre la necesidad de los incendios vegetales. En tercer lugar, ubicamos las investigaciones sobre la viabilidad de las poblaciones de palmera *B. yatay*, agrupadas en 3 áreas: establecimiento y dispersión de semillas, desarrollo y supervivencia de plántulas, y mortalidad de adultas. En cuarto lugar, posicionamos los estudios relacionados a las especies animales. Realizar estudios demográficos y un manejo adaptativo permitirá restaurar las poblaciones de especies nativas mientras se estudian las interacciones con la flora y la fauna del parque. Tanto los estudios sobre lignificación como los incendios son de carácter urgente para la restauración y manejo del área protegida. Si bien la conservación de las poblaciones de palmeras *B. yatay* es el objetivo más importante, su dinámica es mucho más lenta que el proceso de lignificación. A su vez los ambientes lignificados podrían afectar el establecimiento de las palmeras por lo que su resolución está asociada a mantener la viabilidad de las poblaciones.

La sistematización de la información es la base para los planes de manejo, y la jerarquización de las investigaciones futuras es vital para el desarrollo de los proyectos de gestión, teniendo en cuenta las limitantes de recursos y logística (APN 2007; Morea 2014). Las revisiones sistemáticas y la identificación de componentes para investigar y gestionar contribuyen a la resolución de los problemas de las áreas protegidas. Este trabajo permite alinear las líneas de investigación en ámbitos académicos con los objetivos de conservación del PNEP a partir de la compilación y sistematización de la información disponible sobre su ecología terrestre. A su vez, provee un insumo relevante para la gestión intervencionista del parque mediante la identificación y jerarquización de las investigaciones necesarias para sustentar acciones de gestión. La conservación de las poblaciones de *B. yatay* requiere evaluar la tendencia demográfica en la escala de paisaje y determinar los controles de la regeneración de los palmares en sitios vacantes. Respecto de



los ambientes del área protegida, es necesario definir el ecosistema de referencia para los ambientes a restaurar, evaluar técnicas alternativas de desmonte y determinar las características de los regímenes de incendios apropiados. La conservación de la fauna requiere evaluar los controles a las poblaciones de especies nativas y determinar una estrategia de control efectiva para el ciervo axis. El plan de gestión reconoce el manejo adaptativo como una herramienta útil para la resolución de múltiples problemas de conservación. Por ello, un listado de investigaciones prioritarias es un trabajo alineado con esa metodología.

Para futuras investigaciones y en línea con el manejo adaptativo, sería interesante y muy útil realizar una evaluación del estado de conservación del parque y un análisis del avance del plan de gestión a 10 años de su publicación.

**AGRADECIMIENTOS.** Los autores agradecen a Isabel Gómez Villafañe y a Laura Calfayan por proveer material, al personal del Parque Nacional El Palmar, a los revisores del trabajo y al editor Diego Vázquez. El trabajo fue financiado por la Universidad de Buenos Aires (UBACyT 20020190100208BA).

## REFERENCIAS

- Acosta, P. L. 2012. Ascomycetes liquenizados (macrolíquenes) del Parque Nacional "El Palmar" (Entre Ríos, Argentina). *Scientia Interfluvius* 3:54-65.
- Administración de Parques Nacionales (APN). 1994. Plan de Manejo Preliminar del Parque Nacional El Palmar. Informe inédito.
- Administración de Parques Nacionales (APN). 2007. Las Áreas Protegidas de la Argentina. Herramienta superior para la conservación de nuestro patrimonio natural y cultural.
- Administración de Parques Nacionales (APN). 2015. Plan de Gestión del Parque Nacional El Palmar. Informe Inédito.
- Báez, J. R. 1933. Noticia sobre la distribución de las palmeras en la flora de Entre Ríos. *Memorias del Museo de Paraná V*.
- Báez, J. R. 1937. Área de dispersión actual de las palmáceas en la flora de Entre Ríos. *Anales de la Sociedad Argentina de Estudios Geográficos* 5:63-78.
- Baldi, G. 2020. Nature protection across countries: Do size and power matter? *Journal for Nature Conservation* 56: 125860. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2020.125860>.
- Ballari, S. A., M. F. Cuevas, R. A. Ojeda, and J. L. Navarro. 2014. Diet of wild boar (*Sus scrofa*) in a protected area of Argentina: the importance of baiting. *Mammal Research* 60:81-87. <https://doi.org/10.1007/s13364-014-0202-0>.
- Batista, W. B., A. G. Rolhauser, F. Biganzoli, S. E. Burkart, L. Goveto, et al. 2014. Las comunidades vegetales de la sabana del Parque Nacional El Palmar (Argentina). *Darwiniana, nueva serie* 2:5-38. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2014.21.569>.
- Batista, W. B., L. S. Mochi, and F. Biganzoli. 2018. Cattle decrease plant species diversity in protected humid temperate savanna. *Phytocoenologia* 48:283-295. <https://doi.org/10.1127/phyto/2018/0244>.
- Beaumont, J. A. B. 1828. *Travels in Buenos Ayres and the adjacent provinces of the Rio de la Plata*. London: James Ridgway, Piccadilly.
- Benayas, J. M. R., A. C. Newton, A. Díaz, and J. M. Bullock. 2009. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science* 325:1121-1124. <https://doi.org/10.1126/science.1172460>.
- Biganzoli, F. 2011. Influencia de los incendios en la dinámica poblacional de dos arbustos dominantes en la sabana mesopotámica. Tesis doctoral. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- Biganzoli, F., T. Wiegand, and W. B. Batista. 2009. Fire-mediated interactions between shrubs in a South American temperate savannah. *Oikos* 118:1383-1395. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17349.x>.
- Bilenca, D., and F. Miñarro. 2004. Identificación de áreas valiosas de pastizal en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Bongianino, M. 2019. Cambios recientes en los patrones espaciales y en la dinámica de poblaciones de *Butia yatay* en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- Brkic, C. 2017. Distribución de especies arbóreas en los palmares de *Butia yatay*, Entre Ríos, Argentina. Comparación entre áreas protegidas con y sin exclusión del ganado. Tesis de grado. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Caccia, F., M. Lunazzi, A. Rolhauser, F. Biganzoli, and W. Batista. 2003. Supervivencia y crecimiento de plántulas de *Butia yatay*: influencia de las palmeras adultas y de la vegetación asociada. Poster. XXIX Jornadas Argentinas de Botánica y XV Reunión Anual de la Sociedad Botánica de Chile.
- Calfayan, L. M. 2023. El fuego como restaurador de pastizales: efecto sobre la estructura de la vegetación y el uso de hábitat de la fauna del Parque Nacional El Palmar. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- Caruso, S. A. 2015. Análisis del proceso de creación de los Parques Nacionales en Argentina. *Geograficando* 11.
- Cichero, P. 1994. Fauna. Pp. 24-36 en Administración de Parques Nacionales, Plan de Manejo Preliminar del Parque Nacional El Palmar.

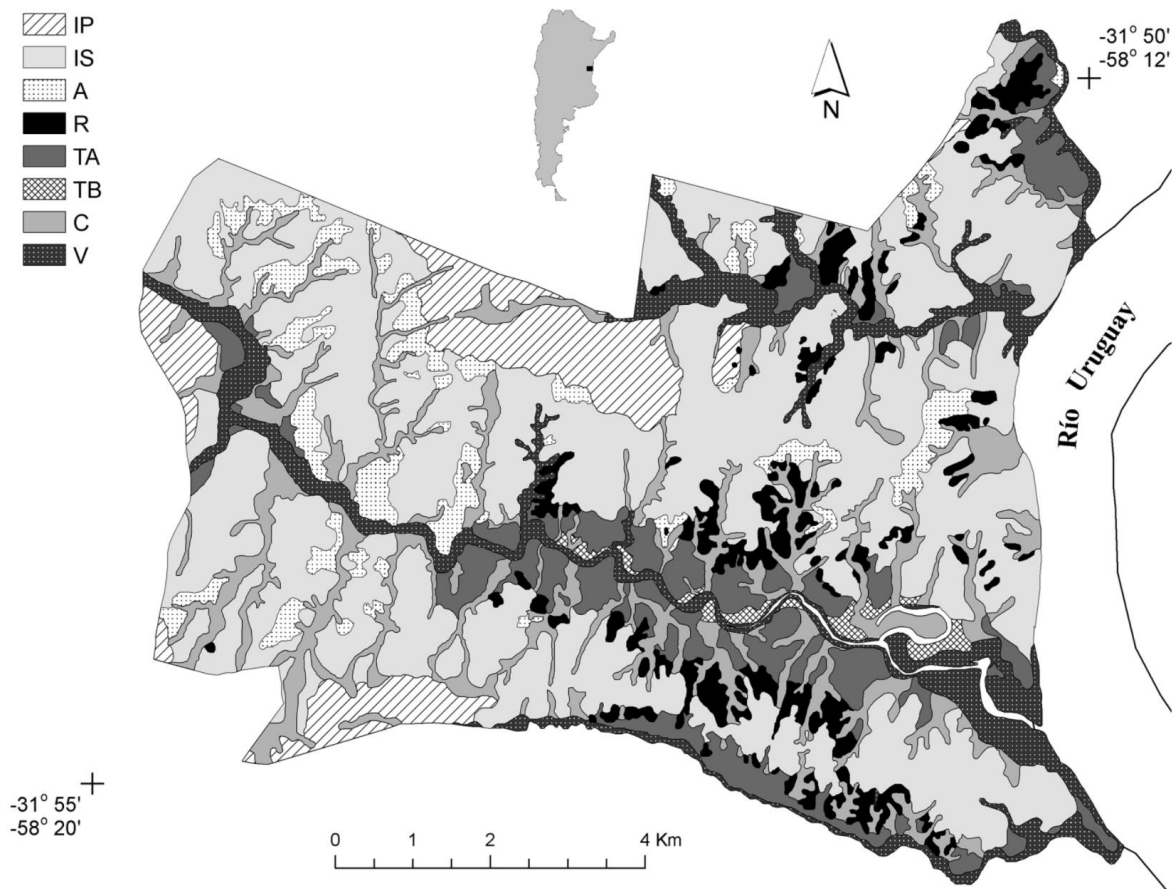
- CBD. (5 de junio de 1992). URL: [cbd.int/convention/text](http://cbd.int/convention/text).
- Corres, J. 2019. Efectos de la defoliación sobre plántulas de *Butia yatay* en la Reserva de Vida Silvestre La Aurora del Palmar. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- De Marinis, A. 2017. Dinámica de frutos de *Butia yatay* Parque Nacional El Palmar. Tesis de grado. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- Di Pasquo, M., E. Rodríguez, N. Nuñez Otaño, N. Muñoz, and L. Silvestri. 2016. Esporas de helechos (monilofitas) y licofitas presentes en el Parque Nacional El Palmar (Entre Ríos, Argentina). Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 51:268-298. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v51.n2.14843>.
- Dudley, N., M. Hockings, S. Stolton, T. Amend, R. Badola, et al. 2018. Priorities for protected area research. Parks 24: 35-50. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2018.PARKS-24-1ND.en>.
- García Erize, F., and I. G. Villafañe. 2016. Habitats selected by the endangered Greater Rhea (*Rhea americana*)—implications for conservation. Emu-Austral Ornithology 116:379-386. <https://doi.org/10.1071/MU15124>.
- Fernández, J. 1980. Evolución del régimen de propiedad de la tierra en el oriente de Entre Ríos. Informe al Servicio Nacional de Parques Nacionales. Inédito.
- Galíndez, G., F. Biganzoli, P. Ortega-Baes, and A. L. Scopel. 2009. Fire responses of three co-occurring Asteraceae shrubs in a temperate savanna in South America. Plant Ecol (2009) 202:149-158 <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9537-4>.
- Galíndez, G., P. Ortega-Baes, A. L. Scopel, and M. J. Hutchings. 2013. The dynamics of three shrub species in a fire-prone temperate savanna: the interplay between the seed bank, seed rain and fire regime. Plant ecology 214:75-86. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0147-9>.
- Gangenova, E., A. Guzmán, and F. Marangoni. 2012. Diversidad de anfibios anuros del Parque Nacional El Palmar (Provincia de Entre Ríos, Argentina). Cuadernos de herpetología 26.
- Gesualdo, F. 2019. Mamíferos terrestres de la sabana de *Butia yatay*, Entre Ríos, Argentina. Comparación entre áreas protegidas con y sin exclusión del ganado. Tesis de grado. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- Glitzenstein, J. S., W. J. Platt, and D. R. Streng. 1995. Effects of fire regime and habitat on tree dynamics in north Florida longleaf pine savannas. Ecological Monographs 65:441-476. <https://doi.org/10.2307/2963498>.
- Goveto, L. 1994. Clima. Pp. 3-4 en Administración de Parques Nacionales, Plan de Manejo Preliminar del Parque Nacional El Palmar.
- Goveto, L. 2005. Ocurrencia histórica de fuegos en la sabana del Parque Nacional El Palmar: Evidencias climáticas y florísticas. Tesis de maestría. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- Gürtler, R. E., L. I. Rodríguez-Planes, G. Gil, V. M. Izquierdo, M. Cavicchia, and A. Maranta. 2018. Differential long-term impacts of a management control program of axis deer and wild boar in a protected area of north-eastern Argentina. Biological Invasions 20:1431-1447. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1635-6>.
- Gürtler, R. E., S. Ballari, A. Maranta, and J. Cohen. 2023. Controlling the abundance of invasive exotic wild boar improves palm-tree conservation in north-eastern Argentina. European Journal of Wildlife Research 69:40. <https://doi.org/10.1007/s10344-023-01668-0>.
- Gürtler, R. E., V. M. Izquierdo, G. Gil, M. Cavicchia, and A. Maranta. 2017. Coping with wild boar in a conservation area: impacts of a 10-year management control program in north-eastern Argentina. Biological Invasions 19:11-24. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1256-5>.
- Hannon, D. R., C. E. Moorman, A. D. Schultz, J. M. Gray, and C. S. DePerno. 2020. Predictors of fire-tolerant oak and fire-sensitive hardwood distribution in a fire-maintained longleaf pine ecosystem. Forest Ecology and Management 477:118468. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118468>.
- Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria Concordia. 2020. El Palmar - Clima. Patrimonio natural. URL: [tinyurl.com/bp63ncau](http://tinyurl.com/bp63ncau).
- IUCN 2021. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-1. URL: [iucnredlist.org](http://iucnredlist.org).
- Ley N° 24.375. InfoLEG. Octubre 3 de 1994. URL: [tinyurl.com/yp783epw](http://tinyurl.com/yp783epw).
- Llanos, A. C., and J. A. Crespo. 1952. Ecología de la vizcacha (*Lagostomus maximus maximus* Blainv.) en el nordeste de la provincia de Entre Ríos. Revista de Investigaciones Agrícolas VI:289-372.
- Lunazzi, M. 2009. Demografía de la palmera *Butia yatay* en el Parque Nacional El Palmar: distribución y estructura de las poblaciones en las escalas de paisaje y de stand. Tesis de Maestría. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- Marateo, G., H. Povedano, and J. Alonso. 2009. Inventario de las aves del Parque Nacional El Palmar, Argentina. Cotinga 31:47-60.
- Marconi, P. N., and F. O. Kravetz. 1986. Comunidades de roedores del Parque Nacional El Palmar (Entre Ríos, Argentina) según la historia de fuego. Revista Chilena de Historia Natural 59:47-57.
- Martella, M. B., and J. L. Navarro. 2006. Proyecto ñandú. Manejo de *Rhea americana* y *R. pennata* en la Argentina. Pp. 39-50 en M. L. Bolkovic and D. E. Ramadori (eds.). Manejo de fauna en Argentina: proyectos de uso sustentable.
- Martin, M. E., W. Batista, and F. Biganzoli. 2023. Efecto de herbivoría por *Axis axis* sobre plántulas de *B. yatay* en el PNEP. Sesión oral. XXX Reunión Argentina de Ecología.
- Martínez-Crovetto, R., and B. G. Piccinini. 1950. La vegetación de la República Argentina, 1. Los palmares de *Butia yatay*. Revista de Investigaciones Agrícolas 4:153-241.
- Menvielle, M. F. 1994. Rasgos fisiográficos. Pp. 4-5 en Administración de Parques Nacionales. Plan de Manejo Preliminar del Parque Nacional El Palmar.

- Menvielle, M. F. 2003. La invasión de *Melia azedarach* (paraíso) en las sabanas del Parque Nacional El Palmar. Efectos de un único pulso de fuego. Tesis de maestría. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- Micou, A. P. 2003. Riesgo ambiental por invasiones biológicas en una zona con alto valor de conservación: la cuenca de El Palmar, Entre Ríos. Tesis de grado. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- Morandeira, N. S. 2009. Distribución espacial de árboles y palmeras en sitios de la sabana de *Butia yatay*: Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- Morea, J. P. 2014. Situación actual de la gestión de las áreas protegidas de la Argentina. Problemáticas actuales y tendencias futuras. Revista Universitaria de Geografía 23:57-75.
- Movia, C., and F. Menvielle. 1991. Mapa de vegetación. Parque Nacional EL PALMAR. Provincia de ENTRE RÍOS. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Muñoz, N. E., M. Di Pasquo, F. Biganzoli, and W. B. Batista. 2017. Análisis aeropalínológico en tres áreas de vegetación dentro del Parque Nacional El Palmar (Colón, Entre Ríos) y su relación con la vegetación local y regional. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 52:473-496. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v52.n3.18028>.
- Nicosia, G., A. de Miguel, A. Fumagalli, R. B. Diego-Arnanlido, and R. Gurtler. 2023. Influence of COVID-19 lockdown and hunting disturbance on the activity patterns of exotic wild boar (*Sus scrofa*) and axis deer (*Axis axis*) in a protected area of northeastern Argentina. European Journal of Wildlife Research 69:96. <https://doi.org/10.1007/s10344-023-01725-8>.
- Olson, M. S., and W. J. Platt. 1995. Effects of habitat and growing season fires on resprouting of shrubs in longleaf pine savannas. Vegetatio 119:101-118. <https://doi.org/10.1007/BF00045593>.
- Overbeck, G. E., and J. Pfadenhauer. 2007. Adaptive strategies in burned subtropical grassland in southern Brazil. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants 202:27-49. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2005.11.004>.
- Petek, M., M. Bongianino, F. Biganzoli, and W. Batista. 2021. Sensibilidad de plántulas iniciales de la palmera *Butia yatay* frente a disturbios. Poster. XXIX Reunión Argentina de Ecología.
- Pignataro, A. 2010. Controles de la regeneración de la palmera *Butia yatay* en el Parque Nacional El Palmar. Tesis de Maestría. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- Policelli, N., P. Picca, and I.E. Gómez Villafañe. 2019. Is prescribed fire a suitable management tool to reduce shrub encroachment in palm savannas? Restoration Ecology 27:109-119. <http://doi.org/10.1111/rec.12824>.
- Roldán, M., A. Caminati, F. Biganzoli, and J. Paruelo. 2010. Las reservas privadas ¿son efectivas para conservar las propiedades de los ecosistemas? Ecología Austral 20:185-199.
- Rolhauser, A. G. 2007. Expansión de poblaciones arbóreas nativas en el Parque Nacional El Palmar: patrones y procesos en las escalas de paisaje y de parche. Tesis de Maestría. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Argentina.
- Rolhauser, A. G., and W. B. Batista. 2014. From pattern to process: estimating expansion rates of a forest tree species in a protected palm savanna. Landscape Ecology 29:919-931. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0029-8>.
- Rolhauser, A. G., E. J. Chaneton, and W. B. Batista. 2011. Influence of conspecific and heterospecific adults on riparian tree species establishment during encroachment of a humid palm savanna. Oecologia 167:141-148. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1957-5>.
- Ruiz Selmo, F. E., P. G. Minotti, A. Scopel, and M. Parimbelli. 2007. Análisis de la heterogeneidad fisonómico-funcional de la vegetación del Parque Nacional El Palmar y su relación con la invasión por leñosas exóticas. In Teledetección-Hacia un mejor entendimiento de la dinámica global y regional. Ed. Martin.
- Rudnick, D., P. Beier, S. Cushman, F. Dieffenbach, C. W. Epps, L. Gerber, et al. 2012. The Role of Landscape Connectivity in Planning and Implementing Conservation and Restoration Priorities. Issues in Ecology. Report No. 16. Ecological Society of America. Washington, DC.
- Sankaran, M., J. Ratnam, and N. Hanan. 2008. Woody cover in African savannas: the role of resources, fire and herbivory. Global Ecology and Biogeography 17:236-245. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00360.x>.
- Sarquis, J. A., J. A. Valetti, A. R. Giraudo, and A. Berduc. 2017. First records of *Calidris canutus* Linnaeus, 1758 (Charadriiformes, Scolopacidae) and *Trogon surrucura* Vieillot, 1817 (Trogoniformes, Trogonidae) for Entre Ríos province (Argentina), and noteworthy reports of other birds in protected areas. Pensoft Publishers Check List 13: 1067-1073. <https://doi.org/10.15560/13.6.1067>.
- Soriano, A., R. J. C. León, O. E. Sala, R. S. Lavado, V. A. Deregis, et al. 1992. Río de la Plata grasslands. Pp. 367-407 en R. T. Coupland and D. W. Goodall (eds.). Natural grasslands: introduction and western hemisphere. Amsterdam: Elsevier.
- Van Dyke, F. 2008. Conservation biology: foundations, concepts, applications. Springer Science, Business Media.
- Velázquez, M. S., F. Biganzoli, and M. N. Cabello. 2010. Arbuscular mycorrhizal fungi in El Palmar National Park (Entre Ríos Province, Argentina) – a protected reserve. Sydowia -Horn- 62(1):149-163.
- Velázquez, M. S., and M. N. Cabello. 2011. Occurrence and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in trap cultures from El Palmar National Park soils. European Journal of Soil Biology 47:230-235 <http://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2011.05.002>.
- Velázquez, M. S., M. N. Cabello, and M. Barrera. 2013. Composition and structure of arbuscular-mycorrhizal communities in El Palmar National Park, Argentina. Mycologia 105:509-520. <http://doi.org/10.3852/11-353>.
- Young, T. P. 2000. Restoration ecology and conservation biology. Biological conservation 92:73-83. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00057-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00057-9).

## MATERIAL SUPLEMENTARIO

**Figura S1.** Mapa fisiográfico, principales unidades geomorfológicas en el paisaje del Parque Nacional El Palmar. IP, interfluvio primario; IS, interfluvio secundario; A, afloramiento de arena masiva; R, afloramientos de rodados o de arenisca; TA, terraza superior; TB, terraza inferior; C, planicie aluvial sin cauce definido; V, planicies aluviales con cauce definido (Batista et al. 2014).

**Figure S1.** Physiographic map, main geomorphological units in the landscape of El Palmar National Park. IP, primary interfluvium; IS, secondary interfluvium; A, massive sand outcrop; R, outcrops of boulders or sandstone; TA, upper terrace; TB, lower terrace; C, alluvial plain without defined channel; V, alluvial plains with a defined channel (Batista et al. 2014).





**Figura S2.** Clasificación no supervisada de la imagen multitemporal multiespectral (Ruiz Selmo et al. 2007).

**Figure S2.** Unsupervised classification of the multispectral multitemporal image (Ruiz Selmo et al. 2007).

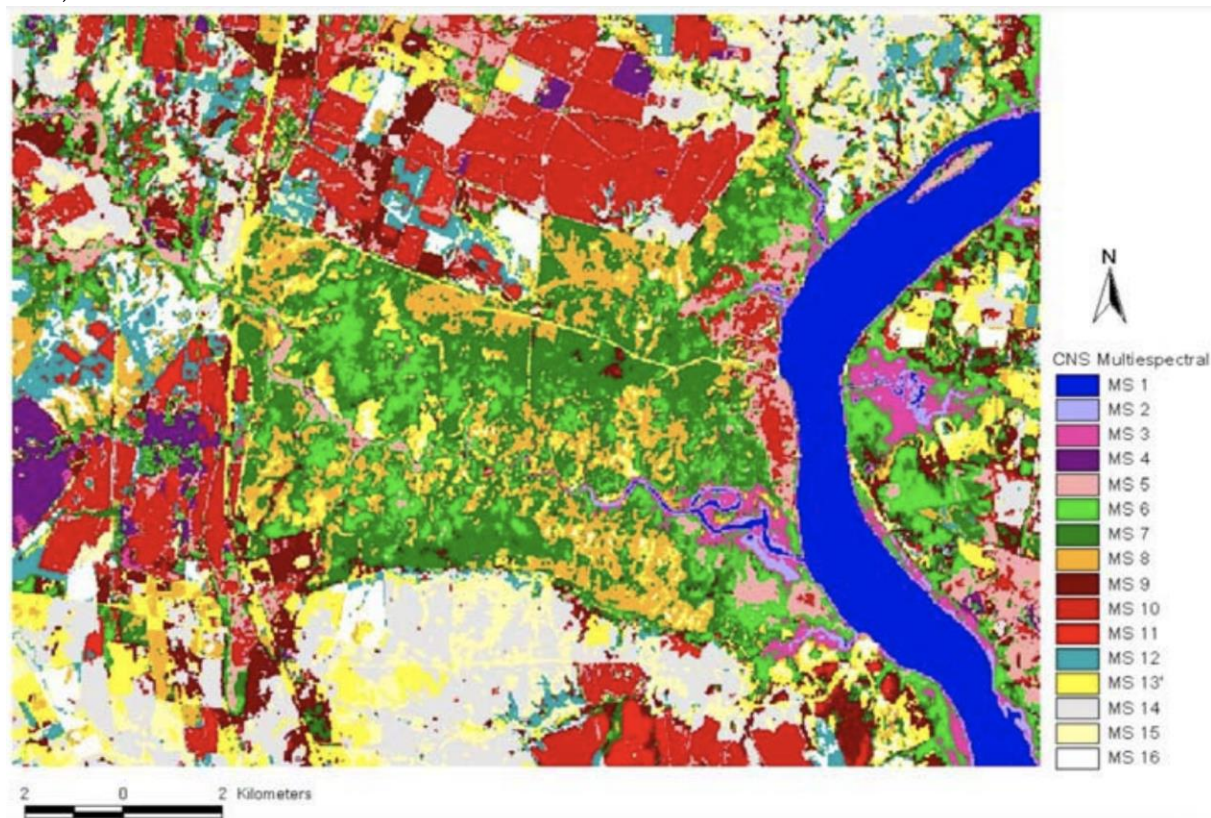


Figura S3. Mapa de vegetación (Movia and Menvielle 1991).

Figure S3. Vegetation map (Movia and Menvielle 1991).

