

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES



**Estructura de la flora de la
Reserva El Destino (Buenos Aires): caracterización de los
ensambles florísticos y análisis del bosque xerofítico**

Tesis presentada para optar al título de Doctora de la Universidad de Buenos Aires
en el área de las Ciencias Biológicas

Autora:

ALEJANDRA M. RIBICHICH

Directora:

MARTA B. COLLANTES

Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, Facultad de Ciencias
Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires

Buenos Aires, 2007

Ribichich AM. 2007. Estructura de la flora de la Reserva El Destino (Buenos Aires): caracterización de los ensambles florísticos y análisis del bosque xerofítico; tesis doctoral; Facultad de Ciencias Exactas y Naturales; Universidad de Buenos Aires; Buenos Aires.

NOMBRE DEL JURADO	FIRMA	CALIFICACIÓN

Ribichich AM. 2007. Estructura de la flora de la Reserva El Destino (Buenos Aires): caracterización de los ensambles florísticos y análisis del bosque xerofítico; tesis doctoral; Facultad de Ciencias Exactas y Naturales; Universidad de Buenos Aires; Buenos Aires.

RESUMEN

La Reserva El Destino abarca 1.854 hectáreas representativas de la biota de la Reserva de Biosfera Parque Costero del Sur, en la costa argentina del Río de la Plata. Se destaca por sus bosques xerofíticos o “talaes”. Estudio la estructura de la flora de El Destino a través de distintos niveles:

- Regional. Propongo una alternativa a la aplicación de los modelos fitogeográficos tradicionales. Mediante un modelo nulo, examiné la independencia de las distribuciones de las especies, las que contrasté con un modelo operativo construido con herramientas panbiogeográficas. La flora de El Destino representa alrededor del 10 por ciento de la flora bonaerense y muestra una estructura regional no azarosa, con preponderancia de elementos tropicales e incidencia de elementos australes y andinos o de transición.
- Local. Ensayo una reconstrucción del ensamblaje de las comunidades aplicando las teorías modernas mediante modelos nulos y parsimonia cladística. Reconocí tres paisajes: estepa alta, estepa baja–bosque xerofítico y pantano costero. En los dos últimos, distintas pruebas de independencia sugieren que cada paisaje está ensamblado a partir de un mismo fondo regional de especies y que sus ensambles se estructuraron no–azarosamente. Los árboles de máxima parsimonia de ensamblaje de estos dos paisajes muestran tendencias que podrían relacionarse con un cambio climático holocénico. Señalo a las especies potencialmente afectadas por restricciones ambientales o bióticas.
- Comunitario. Comparo estadísticamente la estructura de stand de talaes longevos y post–talados, bajo las teorías de ensamblaje de bosques. Distinguí tres stands longevos: uno costero de *Scutia buxifolia* y dos interiores de *S. buxifolia*–*Celtis tala*. Tras treinta años sin corte, un stand costero alcanzó similar densidad, área basal y ramificación que su contraparte longeva, mientras un stand interior alcanzó similar densidad y área basal que sus contrapartes longevas, pero no su complejidad estructural. La segregación de la dominancia podría estar condicionada por el aumento de stress edáfico hacia el río. El control del invasor *Ligustrum lucidum* es prioritario para la conservación.
- Poblacional. Investigo los efectos de las características edáficas de dos talaes distintos sobre el establecimiento de *C. tala*, mediante un experimento en el que manipulé origen y disturbio del suelo. Analicé estadísticamente la emergencia, la expansión cotiledonar y la supervivencia de plántulas. La emergencia fue alta y homogénea en cuatro tratamientos. La expansión cotiledonar y la supervivencia fueron mayores en suelo costero que en suelo interno. La primera también fue más alta en suelo inalterado que en suelo perturbado. Las características de los suelos de talar costero no limitarían el reclutamiento de *C. tala* y no permitirían explicar la distribución de los adultos. Sugiero hipótesis alternativas.

Palabras clave: área protegida, Fitogeografía, Ecología de Comunidades de Plantas, “talaes”, *Celtis tala*

Ribichich AM. 2007. The flora structure of the Reserve El Destino (Buenos Aires): characterization of the floristic assemblies and analysis of the xerofitic forest; doctoral dissertation; Faculty of Natural and Exact Sciences; University of Buenos Aires; Buenos Aires.

ABSTRACT

The Reserve El Destino comprises 1,854 hectares that represent the biota of the Biosphere Reserve Parque Costero del Sur, in the Argentine coast of the Río de La Plata river. It highlights on account of its xerophytic forests or “talaes”. I study the flora structure of El Destino through distinct levels:

- Region. I propose an alternative to the application of the traditional phytogeographic models. By means of a null model, I examined the independence of species distributions, which I contrasted with an operative model constructed by panbiogeographical tools. The flora of El Destino represents about 10 per cent of the flora of Province of Buenos Aires and shows a non-random regional structure, with a preponderance of tropical elements and an incidence of austral and andean or transitional elements.
- Locality. I assay a reconstruction of the community assembly by applying modern theories through null models and cladistic parsimony. I recognized three landscapes: high steppe, low steppe-xerophytic forest and coastal wetland. In these last two, distinct independence tests suggest that each landscape is assembled from a common regional species pool and that their assemblages are non-randomly structured. The most parsimonious assembly trees of these two landscapes show trends that could relate to a holocenic climatic change. I signal the species that could be affected by environmental or biotic constraints.
- Community. I statistically compare the stand structure of old and post-cut talaes, under the theories of forest assembly. I distinguished three old stands: a coastal one dominated by *Scutia buxifolia* and two inner ones dominated by *S. buxifolia*–*Celtis tala*. After thirty years without cut, a coastal stand reached similar density, basal area and branching as its old counterpart, while an inner stand did reach similar density and basal area as its old counterparts, but did not reach their structural complexity. The dominance segregation could be conditioned by the increase of edaphic stress towards the river. The control of the invader *Ligustrum lucidum* is a priority for conservation.
- Population. I investigate the effects of the edaphic features of two distinct talaes on *C. tala* establishment, by an experiment in which I manipulated soil provenance and disturbance. I statistically analysed the emergence, the cotyledonar expansion and the survivorship of seedlings. The emergence was high and homogeneous through four treatments. The cotyledonar expansion and the survivorship were higher in coastal soil than in inner soil. The former also was higher in undisturbed soil than in disturbed soil. The soil features of coastal talar would not limit *C. tala* recruitment and they would not apply to explain the distribution of adults. I suggest alternative hypotheses.

Key words: protected area, Phytogeography, Plant Community Ecology, “talaes”, *Celtis tala*

Numerosos colegas me apoyaron de diversas maneras para la realización de esta tesis: me ayudaron en el campo, me dieron auxilio en temas de estadística, me enseñaron a usar programas de análisis de datos, me prestaron materiales y equipo, criticaron mis manuscritos o me dieron distintas clases de apoyo intelectual y moral. Muchos son los nombres para que pueda listarlos sin olvidar a alguien. Espero que la mayoría haya percibido mi gratitud y que todos ellos se sientan incluidos en este reconocimiento. En particular, agradezco en forma explícita a Marta Collantes, mi directora de tesis, y a Susana Martínez, quien fue por un período mi consejera de estudios de doctorado. También expreso mi agradecimiento particular a todos y a cada uno de los integrantes de los grupos de investigación en Sistemática de Plantas Vasculares –dirigido por Ramón Palacios– y Ecología de Comunidades de Desierto –dirigido por Javier López de Casenave–, y a María Luisa Bolkovic y Myriam Mermoz quienes me ayudaron en esta empresa día tras día, todos los días, desde el principio al fin.

Agradezco a la Fundación Elsa Shaw de Pearson y a los propietarios de la Reserva de Flora y Fauna Autóctonas El Destino los permisos otorgados para realizar visitas y toma de muestras en el predio de la reserva.

Agradezco también al personal de mi facultad, a los trabajadores de El Destino y a un considerable número de bibliotecarios, empleados públicos y de diversas instituciones que colaboraron conmigo de muy variados modos.

Probablemente, las hipótesis que más frecuentemente son puestas a prueba durante el desarrollo de una tesis son las que suponen que las personas allegadas al doctorando lo aprecian, le tendrán infinita paciencia y colaborarán con él. Sobre el final, yo agradezco a mis seres queridos –familiares, pareja, amigos y compañeros de trabajo– que me brindaron su apoyo significativo para refutar las correspondientes hipótesis nulas. A mi familia y a la república les agradezco también la oportunidad primera que me dieron de formarme en el conocimiento, un haber que intento prohiar como un preciado tesoro, aun con mis límites y frustraciones intelectuales, que son legión.

AM Ribichich

A la niña que fui

Hablar en público, pensar en soledad, leer y oír, preguntar, y responder preguntas,
eso es el negocio de un académico

S Johnson

Estructura de la flora de la Reserva El Destino (Buenos Aires): caracterización de los ensambles florísticos y análisis del bosque xerofítico

ÍNDICE

Resumen	pág.	1
Abstract	pág.	3
Prólogo: presentación del problema	pág.	13
Referencias	pág.	18
Primera parte: caracterización de los ensambles florísticos	pág.	21
Capítulo 1: estructura regional	pág.	21
Introducción	pág.	21
Materiales y métodos	pág.	27
Resultados y discusión	pág.	30
Referencias	pág.	37
Capítulo 2: estructura local	pág.	41
Introducción	pág.	41
Materiales y métodos	pág.	44
Resultados y discusión	pág.	48
Referencias	pág.	67
Segunda parte: análisis del bosque xerofítico	pág.	71
Capítulo 3: estructura de stand	pág.	71
Introducción	pág.	71
Materiales y métodos	pág.	73
Resultados	pág.	77
Discusión	pág.	85
Referencias	pág.	90
Capítulo 4: establecimiento de <i>Celtis tala</i> Planchon	pág.	95
Introducción	pág.	95
Materiales y métodos	pág.	98
Resultados	pág.	100
Discusión	pág.	103
Referencias	pág.	106
Epílogo: alcances de esta tesis	pág.	111
Referencias	pág.	114
Apéndice 1: trazos geográficos de las especies (ver los capítulos 1 y 2)	pág.	117
Apéndice 2: acrónimos utilizados para las especies (ver el capítulo 2)	pág.	139

ESTRUCTURA DE LA FLORA DE LA RESERVA EL DESTINO

PRÓLOGO: PRESENTACIÓN DEL PROBLEMA

La Reserva de Flora y Fauna Autóctonas El Destino ($35^{\circ} 8' S$, $57^{\circ} 23' O$) abarca un predio privado de 1.854 hectáreas situado en el centro–este del partido de Magdalena, provincia de Buenos Aires, sobre la ribera argentina del Río de la Plata (Figura 1). El área se enclava en el borde norte de la Provincia Geológica Cuenca del Río Salado (Cavallotto 1996, 2002), en el centro de la Región Costera Río de la Plata (Barragán Muñoz et al. 2003), sobre el límite noreste de la unidad fisonómica de la Pampa Deprimida (Figura 2a), que se caracteriza como una llanura altamente nivelada, con algunos bajos y resaltos, dominada por pastizales y con escasos bosques (Voorst 1967; León, Burkart y Movia 1979; León, Rusch y Oesterheld 1984; Soriano et al. 1992). El registro estratigráfico de la zona se inicia con un basamento de edad estimada premesozoica, formado por rocas metamórficas, plutónicas ácidas y efusivas básicas. Sobre este basamento se encuentran, en secuencia ascendente, en primer lugar sedimentos de edades estimadas cretácica y terciaria, de origen continental y marino, y finalmente una sucesión de sedimentos de edad estimada plio–cuaternaria (Frenguelli 1950, Cavallotto 1996, 2002). El clima

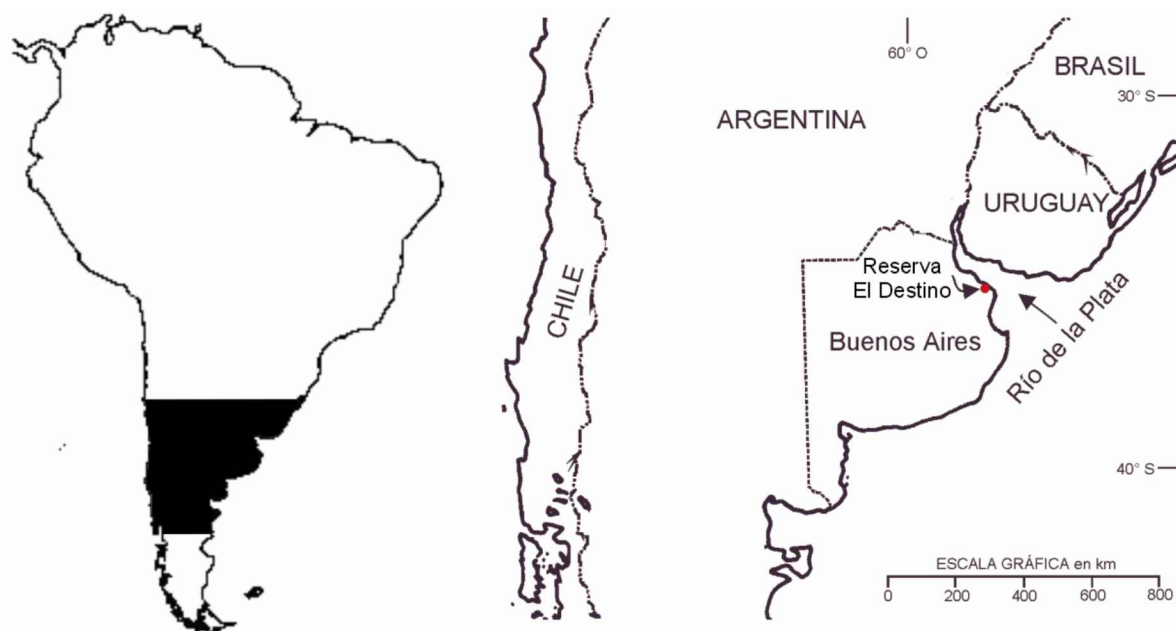


Figura 1. Ubicación geográfica de la Reserva El Destino.

actual del área puede calificarse como cálido–templado, siempre húmedo, con notable variación estacional de temperatura pero con estación fría poco o nada notable (clima tipo V de Walter y Lieth 1961, Voorst 1967). La temperatura media anual es de alrededor de $15^{\circ}C$, el promedio de las mínimas más bajas está por debajo de $10^{\circ}C$ (el mes más frío es agosto) y el promedio de las máximas más altas excede $22^{\circ}C$ (el mes más cálido es enero). La precipitación anual promedia los 970 mm, con dos mínimos de aproximadamente 60 mm a fines del invierno y mediados del verano (Voorst 1967). Por su parte, la evapotranspiración potencial es de

alrededor de 775 mm anuales, de manera que, en promedio, cabría esperar un exceso de agua de almacenaje en el suelo como balance anual. Sin embargo, en tanto que los distintos tipos de suelos del área pueden estar saturados de agua durante mayor o menor tiempo entre invierno y primavera, la combinación de altas temperaturas y bajas precipitaciones puede producir durante el verano distintos períodos de déficit de agua en el horizonte superficial de la mayoría de los suelos (Burgos 1968, Sánchez et al. 1976). Por otra parte, la Pampa Deprimida está globalmente determinada al bajo escurrimiento de agua debido a su escasa pendiente hacia el litoral fluvio-marino, a la baja permeabilidad de su subsuelo en general y a su hundimiento relativo a las áreas pampeanas adyacentes (Voorst 1967, Sánchez et al. 1976). Adicionalmente, se produce en el área una alternancia entre años muy húmedos y años de fuertes sequías que se repite en ciclos de 4 a 7 años. En consecuencia, en los años de fuertes lluvias locales, la región sufre inundaciones y anegamiento (Voorst 1967).

Las condiciones ambientales marcaron la historia de las actividades humanas en la pampa deprimida. Habitada en tiempos precoloniales por querandíes que practicaban la caza nómada de venados y ñandúes, pronto tras la conquista la región se transformó en el escenario de pugna entre blancos y araucanos. El motivo de los enfrentamientos fue la apropiación del ganado cimarrón, que se desarrolló por una extraordinaria reproducción en condiciones silvestres de ejemplares escapados de los rebaños domésticos traídos por los españoles. A partir de 1779, con el levantamiento de los primeros fortines, la porción noreste de la región, incluida la totalidad de los actuales partidos de Magdalena y Punta Indio, quedó definitivamente bajo el dominio de poblaciones coloniales, aunque periódicamente sometida, aún por largo tiempo, a incursiones violentas y repentinas –los llamados malones– de araucanos. Durante todo ese tiempo y hasta principios del siglo diecinueve, el fuego provocado por humanos fue un disturbio regular en los campos de la zona. Las quemas fueron primero utilizadas para acorralar al ganado cimarrón durante las cacerías y, más tarde, para inducir el rebrote de los pastos con el fin de alimentar al ganado doméstico que se comenzó a criar en las estancias. En 1820 se produjo un incendio que llegó a los alrededores de la ciudad de Buenos Aires y, como consecuencia, la quema intencional de campos fue prohibida al norte del Río Salado (Voorst 1967). Durante el resto del siglo diecinueve, la actividad preponderante en el área fue la ganadería extensiva. En el siglo veinte, bajo la influencia de los inmigrantes europeos, se consolidó la práctica de la ganadería y la agricultura intensivas, pero solo en los campos aptos de las zonas más altas. Los campos ribereños, más bajos, con extensas áreas pantanosas, permanecieron destinados a la ganadería extensiva o se comenzó, desde la segunda mitad del siglo veinte, a destinarlos parcialmente a la forestación comercial (Voorst 1967, Fundación Centro de Estudios y Proyectos del Ambiente –Fundación CEPA– 1989). La extracción de leña de los bosques y la de material calcáreo del subsuelo fueron las actividades secundarias de explotación que se intensificaron hacia fines del siglo diecinueve y comienzos del veinte (Fundación CEPA 1989).

Desde una valoración ecológica, el área ribereña del noreste bonaerense al sur de las grandes ciudades comprende un conjunto de paisajes que, con escaso potencial agrícola, módica aptitud para la ganadería extensiva y condiciones silvestres en un considerable buen estado de conservación, conforman un patrimonio natural significativo. Adicionalmente, el dominio de la ganadería extensiva ha condicionado

un pobre crecimiento de la infraestructura de transporte y comunicación del área en relación con el progreso observable en las zonas agrícolas vecinas. Esto ha contribuido a consolidar este territorio como un reducto de cultura gauchesca tradicional, con importantes hitos y referencias históricas y manifestaciones costumbristas que le agregan un notable valor como patrimonio cultural (Fundación CEPA 1989). En conjunto, la región ofrece un importante potencial para cubrir las cualidades actualmente esperadas en las áreas de reserva de biodiversidad abiertas a la sociedad humana (ver Conferencia de las Naciones Unidas sobre el Medio Ambiente y el Desarrollo 1992, Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura –UNESCO– 1996): méritos para la conservación, coexistencia armónica y sinérgica de las actividades humanas locales y los procesos de la naturaleza que forma la base de un uso sustentable, oportunidades para la investigación científica y la educación ambiental, posibilidades de recreación y esparcimiento para el público en general. Estas características están internacionalmente reconocidas bajo el Programa el Hombre y la Biosfera de la UNESCO: en 1984, una importante zona costera de los actuales partidos de Magdalena y Punta Indio fue designada Reserva de Biosfera Parque Costero del Sur (International Co-ordinating Council of the Programme on Man and the Biosphere 1985, ver Fundación CEPA 1989). Este territorio ha sido además recientemente calificado como Área Valiosa de Pastizal del Río de la Plata (Bilenca y Miñarro 2004) y como Área de Importancia para la Conservación de las Aves (Di Giacomo 2005). El Parque Costero del Sur abarca 26.581 hectáreas ribereñas del noreste bonaerense, incluida la casi totalidad del área de la Reserva El Destino (Figura 2b).

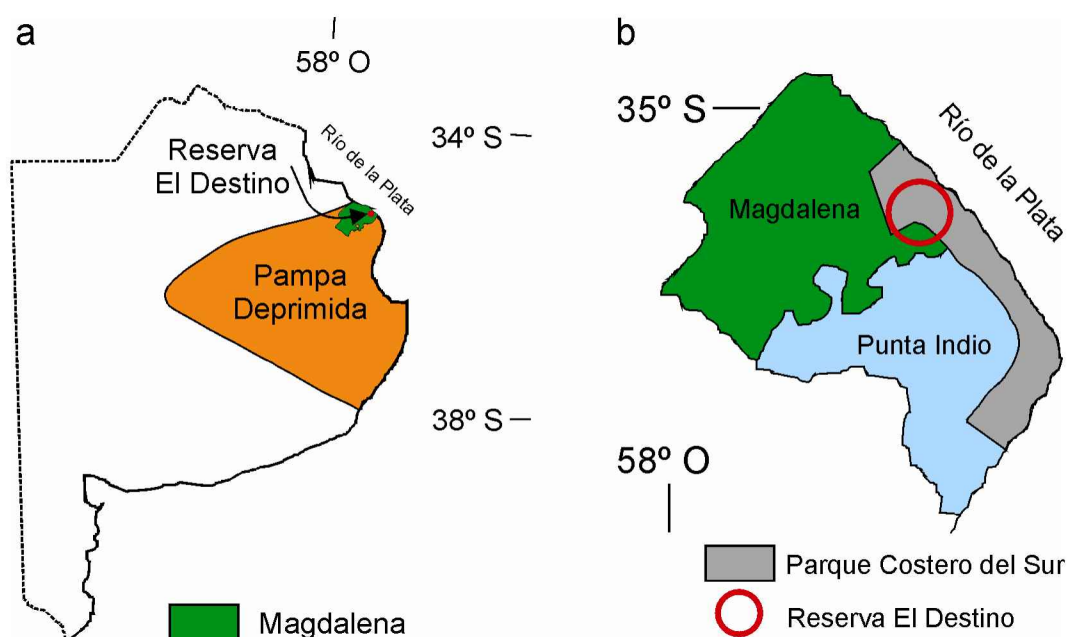


Figura 2. Localización de la Reserva El Destino en la provincia de Buenos Aires.

La Reserva El Destino abarca una variedad de comunidades de plantas, animales y microorganismos asociados. En sus orígenes coloniales, el predio de El Destino fue destinado a la ganadería extensiva y, más tarde, a la ganadería y a la explotación de forestaciones de exóticas. Hacia mediados del siglo veinte, sus propietarios, el matrimonio formado por Elsa Shaw y Ricardo Pearson, decidieron dedicar alrededor

de 500 hectáreas prístinas, con predominio de bosque nativo, exclusivamente a la investigación científica y la educación ambiental. Esta iniciativa se consolidó en 1979 con la creación de la Fundación Elsa Shaw de Pearson para la gestión de la reserva. Aunque El Destino efectivamente se destaca y es privilegiada por la extensión y estado de conservación de sus bosques nativos (Fundación CEPA 1989; Stupino, Arturi y Frangi 2004), actualmente toda su área es concebida como una reserva abierta representativa de los paisajes y la biota del área costera fluvial de la pampa deprimida. En este contexto, la Reserva El Destino ofrece un caso de interés para la investigación básica y aplicada en Biogeografía, Ecología y Biología de la Conservación y, de hecho, ha sido escenario de varios estudios en ese sentido (ver, por ejemplo, Tubaro, Segura y Handford 1993; Cueto 1996; Cueto y Lopez de Casenave 2000, 2002; Udrizar Sauthier et al. 2005).

El objetivo general de esta tesis es describir e interpretar la estructura de la flora de la Reserva El Destino, con especial atención sobre sus bosques nativos. El área presenta una configuración compleja de paisajes que incluyen diversas comunidades. Atento a la fisonomía dominante de la vegetación, esas comunidades comprenden ensambles de hierbas, de arbustos y de árboles con variantes hidrofíticas, mesofíticas y xerofíticas. La organización de esta flora puede vislumbrarse fuertemente condicionada por la historia física y biótica de su espacio regional, la sucesión de eventos geomorfológicos y pedogenéticos que dieron origen a un mosaico local de distintos ambientes, la posición costera del área, que determina un gradiente en la influencia del Río de la Plata, y el conjunto de interacciones bióticas y acciones humanas más o menos recientes que se intrincan con esa matriz (ver Vervoorst 1967; Cabrera 1968, 1976; León, Burkart y Movia 1979, Perelman, León y Oesterheld 2001; Chaneton, Perelman y León 2005). A lo largo de esta tesis, describo la estructura de la flora de la Reserva El Destino y desarrollo esta hipótesis sobre su organización a través de una justificación comprensiva de la misma en la que aplico la teoría ecológica moderna; el análisis de datos empíricos, que utilizo para el ajuste de los supuestos más generales, y la puesta a prueba de parte de las predicciones derivadas.

En un marco teórico moderno (ver Zobel 1992, 1997; Ricklefs y Schluter 1993; Parker y Pickett 1998; Hirao, Murakami y Onoyama 2005), la estructura de una flora en cualquier unidad ecológica –una región, un paisaje o un ensamble local– se considera modelada por influencias externas y por procesos internos actuando en forma conjunta y secuencial a través de un rango de escalas espacio–temporales. La organización en el nivel regional se entiende mayormente condicionada por la disponibilidad de especies y las restricciones geográficas. El nivel regional y el nivel local suelen articularse a través de la configuración del paisaje y las condiciones ambientales. Las características de la historia de vida de las especies que logran traspasar el filtro ambiental suelen determinar el resultado del ensamblaje local de acuerdo a sus respuestas a los factores abióticos y a las interacciones bióticas. A su vez, distintos factores estocásticos pueden influenciar y aun condicionar crucialmente el ensamblaje en cualquier nivel. Teniendo en cuenta estas consideraciones, presento mi disertación en un arreglo de partes y capítulos que reflejan una aproximación al problema de interés a través de sucesivas escalas espaciales.

En la primera parte de esta tesis, realizo una caracterización de la estructura de los ensambles florísticos de la Reserva El Destino en general. En el capítulo uno, primero reviso y comparo tres modelos biogeográficos, dos tradicionales y uno reciente, que pueden utilizarse para la diagnosis fitogeográfica de El Destino. A continuación, señalo los problemas que surgen de la aplicación de estos modelos al área de interés. Finalmente, presento una caracterización fitogeográfica alternativa, para la que utilizo conceptos y herramientas de análisis biogeográfico, los que aplico a las distribuciones regionales de las especies de plantas presentes en toda el área de estudio. Completo la caracterización con un análisis de la representatividad regional de la flora de la reserva. En el capítulo dos, en primer lugar describo e interpreto narrativamente la estructura del paisaje de El Destino, para lo que integro información sobre la geomorfología, la pedogénesis y la vegetación del área, con el fin de delimitar conjuntos de ensambles locales de plantas plausiblemente relacionados por una organización conjunta. La falta de independencia de las ocurrencias de las especies en cada conjunto propuesto sugiere que otros factores, además de posibles eventos estocásticos, condicionaron la organización de los ensambles de plantas observados localmente. Para terminar, ensayo una aplicación novedosa de conceptos y técnicas formales usados en el análisis de la organización jerárquica de unidades y exploro su potencial para la construcción de hipótesis operativas sobre el ensamblaje de las comunidades de plantas de El Destino.

En la segunda parte de esta tesis, realizo un análisis de la estructura del bosque xerofítico de la Reserva El Destino con énfasis sobre una de las especies dominantes. En el capítulo tres, inicialmente expongo la situación de los bosques xerofíticos bonaerenses, tradicionalmente considerados como comunidades edáficas, sometidos desde antaño a distintos disturbios de origen humano, escasamente protegidos en las reservas del país y excepcionalmente representados en El Destino. A continuación, presento una comparación formal de las estructuras de stand de un fragmento de bosque longevo y dos fracciones de bosque con crecimiento post-corte pertenecientes a la reserva. Finalizo el capítulo con una interpretación de la organización del bosque en la que relaciono las estrategias de vida de los árboles, las propiedades de los suelos y las historias de disturbio. Adicionalmente examino la utilidad de la información generada para el diseño de acciones de manejo. En el capítulo cuatro, primeramente señalo que el análisis de estructura de stand muestra que los adultos de *Celtis tala* Planchon, una de las especies dominantes del bosque, presentan una distribución diferenciada, con menor densidad en sitios relativamente cercanos a la costa del Río de la Plata que en sitios tierra adentro. Luego –teniendo en cuenta que la densidad total de árboles es la misma en ambas situaciones, que la estructura no muestra indicios de cambio y que no hay limitaciones a la dispersión de propágulos– presento un experimento llevado a cabo en invernáculo para poner a prueba que las características edáficas de los bosques cercanos al río podrían tener efectos negativos directos o indirectos sobre el reclutamiento inicial de *C. tala*.

Para finalizar esta tesis, presento un epílogo en el que destaco los alcances de este trabajo de investigación en las áreas básica y aplicable del conocimiento, y como formador en mi carrera doctoral.

REFERENCIAS

- Barragán Muñoz JM et al. 2003. Preliminary basis for an integrated management program for the coastal zone of Argentina. *Coastal Management* 31: 55-77.
- Bilenca D y Miñarro F. 2004. Identificación de áreas valiosas de pastizal en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Programa Pastizales; Fundación Vida Silvestre Argentina; Buenos Aires.
- Burgos JJ. 1968. El clima de la provincia de Buenos Aires. En: Cabrera ÁL (Ed) "Flora de la provincia de Buenos Aires". Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria; Tomo 4; Parte 1; INTA; Buenos Aires.
- Cabrera ÁL. 1968. Vegetación de la provincia de Buenos Aires. En: Cabrera ÁL (Ed) "Flora de la provincia de Buenos Aires". Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria; Tomo 4; Parte 1; INTA; Buenos Aires.
- Cabrera ÁL. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. En: Kugler WF (Ed) "Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería"; Tomo 2; Fascículo 1; Segunda edición; Acme; Buenos Aires.
- Cavallotto JL. 1996. Estratigrafía del Holoceno de la llanura costera del margen sur del Río de la Plata. XIII Congreso Geológico Argentino; Actas IV: 51-68.
- Cavallotto JL. 2002. Evolución holocena de la llanura costera del margen sur del Río de la Plata. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 57: 376-388.
- Chaneton EJ, Perelman S y León RJC. 2005. Floristic heterogeneity of Flooding Pampa grasslands: a multiscale análisis. *Plant Biosystems* 139: 245-254.
- Conferencia de las Naciones Unidas sobre el Medio Ambiente y el Desarrollo. 1992. Agenda 21. Organización de las Naciones Unidas; Río de Janeiro.
- Cueto VR y Lopez de Casenave J. 2000. Seasonal changes in bird assemblages of coastal woodlands in east-central Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 35:173-177.
- Cueto VR y Lopez de Casenave J. 2002. Foraging behavior and microhabitat use of birds inhabiting coastal woodlands in east-central Argentina. *Wilson Bulletin* 114:342-348.
- Di Giacomo A. 2005. Áreas importantes para la conservación de las aves en la Argentina. Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad. *Temas de Naturaleza y Conservación* 5; Aves Argentinas-Asociación Ornitológica del Plata; Buenos Aires.
- Frenguelli J. 1950, Rasgos generales de la morfología y la geología de la provincia de Buenos Aires. *Anales de Laboratorio de Ensayo de Materiales e Investigación Tecnológica*; Serie 2; Número 33: 1-72.
- Fundación Centro de Estudios y Proyectos del Ambiente. 1989. Naturaleza y cultura pampeana en el mapa del mundo: Parque Costero del Sur. Comité de Argentina del Programa el Hombre y la Biosfera de la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura; La Plata.
- Hirao T, Murakami M y Onoyama K. 2005. Review of factors affecting patterns and processes of community assembly. *Japanese Journal of Ecology* 55: 29-50.
- International Co-ordinating Council of the Programme on Man and the Biosphere. 1985. Eight session, 3-8 December 1984. Final report. MAB Report Series N° 58; UNESCO; París.
- León RJC, Burkart SE y Movia CP. 1979. Relevamiento fitosociológico del pastizal del norte de la Depresión del Salado (partidos de Magdalena y Brandsen, Provincia de Buenos Aires). Serie Fitogeográfica 17; Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria; Buenos Aires.
- León RJC, Rusch GM y Oesterheld M. 1984. Patizales pampeanos – impacto agropecuario. *Phytocoenologia* 12: 201-218.
- Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura. 1996. Reservas de biosfera: la Estrategia de Sevilla y el Marco Estatutario de la Red Mundial. UNESCO; París.
- Parker VT y Pickett STA. 1998. Historical contingency and multiple scales of dynamics within plant communities. En: Peterson DL y Parker VT (Eds) "Ecological scale. Theory and applications"; Columbia University; pp. 171-191.
- Perelman SB, León RJC y Oesterheld M. 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* 89: 562-577.
- Ricklefs RE y Schluter D. 1993. Species diversity: regional and historical influences. En:

Ricklefs RE y Schluter D (Eds) "Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives"; The University of Chicago Press; pp. 350–363.

Sánchez O et al. 1976. Estudio pedológico integral de los partidos de Magdalena y Brandsen (Prov. de Bs. As.). Anales de Laboratorio de Ensayo de Materiales e Investigación Tecnológica; Serie 2; Número 310: 1-119.

Soriano A et al. 1992. Río de la Plata grasslands. En: Coupland RT (Ed) "Ecosystems of the world 8A. Natural grasslands"; Elsevier; pp. 367–407.

Stupino SA, Arturi MF y Frangi JL. 2004. Estructura del paisaje y conservación de los bosques de *Celtis tala* Gill ex Planch del NE de la provincia de Buenos Aires. Revista de la Facultad de Agronomía 105 (2): 37–45.

Tubaro PL, Segura ET y Handford P. 1993. Geographic variation in the song of the Rufous-

collared Sparrow in eastern Argentina. Condor 95: 588–595

Udrizar Sauthier DE et al. 2005. Ingreso de micromamíferos brasílicos en la provincia de Buenos Aires, Argentina. Mastozoología Neotropical, 12: 91–95.

Vervoorst F. 1967. Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires). Serie Fitogeográfica 7; Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria; Buenos Aires.

Walter H y Lieth H. 1961. Klimadiagramm–Weltatlas. Gustav Fischer; Jena.

Zobel M. 1992. Plant species coexistence –the role of historical, evolutionary and ecological factors. Oikos 65: 314–320.

Zobel M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? Trends in Ecology and Evolution 12: 266–269.

PRIMERA PARTE: CARACTERIZACIÓN DE LOS ENSAMBLES FLORÍSTICOS

CAPÍTULO 1: ESTRUCTURA REGIONAL *

INTRODUCCIÓN

La vida evoluciona a través del tiempo y el espacio físico y las distribuciones regionales de los seres vivos representan indicios de su historia y geografía evolutiva. Estas estructuras biogeográficas y los procesos que les dan origen plausiblemente condicionan las estructuras y los procesos ecológicos de poblaciones y comunidades locales (Grehn 1991, Ricklefs y Schluter 1993, Brown 1995). En este marco conceptual, la caracterización de los arreglos regionales de los elementos florísticos de una flora local es necesaria para entender su evolución espacio-temporal y es potencialmente relevante para la comprensión de su organización ecológica y para su conservación.

La evaluación biogeográfica de la flora de la Reserva El Destino (ver el prólogo de esta tesis) está encuadrada dentro de tres análisis preexistentes de importancia mayor: el sistema de Cabrera (1976), el sistema de Takhtajan (1986), y el sistema de Morrone (1999, 2001, 2002a, 2004a, 2004b). A continuación, describo, comparo y evalúo brevemente estos sistemas, en particular en lo que atañe a la caracterización fitogeográfica de la Reserva El Destino.

El sistema de Cabrera

Basado en el esquema mundial de Engler (1936) luego modificado por Mattick (1964), Ángel Cabrera propone

durante la segunda mitad del siglo veinte un sistema fitogeográfico para Argentina (Cabrera 1951, 1953, 1958, 1971, 1976, 1994) que pronto resulta ampliamente aceptado y establecido en la región (Figura 1). Casi paralelamente, Cabrera, junto con Willink (Cabrera y Willink 1973, 1980), extiende su propuesta en una caracterización biogeográfica para América Latina. Para desarrollar su sistema, Cabrera combina supuestos teóricos sobre la distribución y la ocupación del espacio por los seres

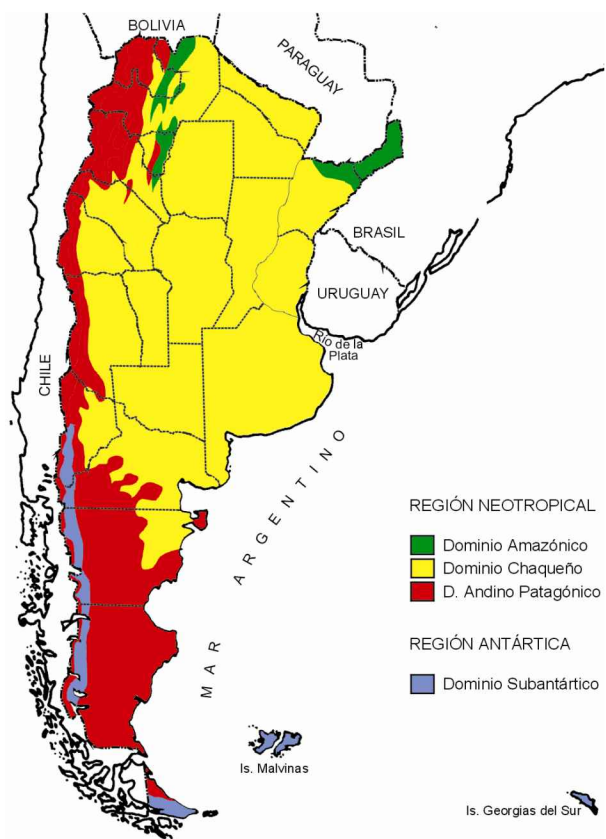


Figura 1. Clasificación cartográfica de dominios fitogeográficos argentinos según Cabrera (1976, 1994).

vivos, en especial las plantas, con evidencia empírica. Los supuestos teóricos pueden ser rastreados hasta la teoría de comunidades sucesionales (Clements 1916), los postulados de lo que Engler (1899) llamó Fitogeografía Histórico-Evolutiva, y la teoría migracionista (Darwin 1859). En particular, Cabrera asume que: 1) la ocupación del espacio por una nueva especie se inicia en un centro de dispersión primario que es el centro de origen, en tanto que la ampliación del área geográfica se produce por migración; 2) las características geográficas constituyen factores de gran importancia en la distribución de los organismos, ya sea como caminos o como barreras para la migración; 3) muchos organismos presentan áreas geográficas aproximadamente iguales debido a la similitud de sus exigencias ecológicas y su similar evolución sobre la Tierra; 4) las comunidades vegetales cambian, pero alcanzan un estado final estable, sobre suelo maduro, que se denomina comunidad clímax, determinado por las condiciones climáticas de la región; 5) las comunidades clímax pueden agruparse en territorios de categorías gradualmente más amplias, hasta llegar a las grandes regiones fitogeográficas, de acuerdo con las relaciones de parentesco –genéticas– de los taxones que las componen; 6) las áreas fitogeográficas son territorios reales. La evidencia empírica que completa el sistema consiste de menciones sobre la presencia de especies o taxones superiores de plantas (y animales), sin precisiones sobre las fuentes de información y la naturaleza de los datos. Básicamente, el sistema de Cabrera puede ser analizado como un modelo general sobre patrones y procesos de distribución de plantas en el territorio argentino. Más allá de haber sido concebido bajo paradigmas enérgicamente cuestionados desde mediados del siglo veinte, como la teoría de comunidades sucesionales (ver Chesson y

Case 1986) y la teoría migracionista (ver Morrone 2002b), el análisis del sistema pone de manifiesto imprecisiones, ambigüedades e incompatibilidades entre algunas de las hipótesis parciales que componen el modelo global. En consecuencia, la aplicación, el ajuste o la puesta a prueba de este modelo resultan siquiera dificultosos para algunas situaciones, incluida el área de interés para este estudio.

El encuadre del área de la Reserva El Destino dentro del sistema de Cabrera es especialmente complicado. Por una parte, existen incongruencias entre las clasificaciones cartográficas de las distintas versiones del trabajo de Cabrera que comprometen, entre otras, el área norte de la provincia de Buenos Aires. Por otra parte, la caracterización fitogeográfica que Cabrera hace del territorio bonaerense y sus aledaños es particularmente compleja y problemática (cf. Cabrera 1951, 1953, 1958, 1968, 1971, 1976, 1994). Aún así, una interpretación discrecional del modelo en su conjunto permite ensayar una diagnosis fitogeográfica del área de la Reserva El Destino acorde al sistema de Cabrera. Según esa interpretación, la reserva comprendería un mosaico de comunidades asignables a: el Distrito Pampeano Oriental de la Provincia Pampeana (Dominio Chaqueño, Región Neotropical), el Subdistrito del Tala del Distrito del Algarrobo de la Provincia del Espinal (Dominio Chaqueño, Región Neotropical) y, eventualmente, los distritos de las Selvas Mixtas y de los Campos de la Provincia Paranaense (Dominio Amazónico, Región Neotropical). Sin embargo, es particularmente relevante tener en cuenta que en la caracterización de su Provincia Pampeana, Cabrera (1976, 1994; Cabrera y Willink 1973, 1980) destaca la presencia de elementos florísticos originales del Dominio Andino Patagónico (Región Neotropical) y

también la ocurrencia de elementos del Dominio Amazónico y de la Región Antártica, llegando por otra parte a sugerir que acaso el área pampeana debería ser clasificada en un dominio fitogeográfico independiente (Cabrera 1958). En este contexto, la clasificación ensayada más arriba ofrece un etiquetado fitogeográfico relativamente sencillo del área de interés, pero de significado confuso.

El sistema de Takhtajan

Armen Takhtajan comienza a desarrollar su sistema fitogeográfico mundial en 1969. En 1986, publica una versión liminar (ver Figura 2) cuya clasificación territorial es frecuentemente aplicada en la actualidad. Siguiendo esta tendencia, uno de los más importantes emprendimientos internacionales para la fijación de pautas en el estudio de la biodiversidad —el International Working Group on Taxonomic Databases de la International Union for Biological Sciences— recomienda la utilización de este sistema como estándar mundial (Brummitt 2001). Takhtajan sigue los lineamientos clasificatorios de los fitogeógrafos mundiales con mayor renombre en la primera mitad del siglo veinte, tales como Engler, Mattick, Good, Schmithüsen y Tolmatchev. Con ellos y otros importantes biogeógrafos de la época —por ejemplo, Darlington— también comparte, en principio, la concepción migracionista (Darwin 1859) para explicar las distribuciones de los seres vivos sobre la Tierra. En este sentido, sin embargo, Takhtajan (1986) además atribuye gran importancia a la tectónica continental, una idea sembrada por Wegener en 1915, revisada y reivindicada a comienzos de los '60 (Crisci 2001). Con todo, el interés principal de Takhtajan (1986) es la sistematización de las áreas florísticas mundiales. Para el autor, las distribucio



Figura 2. Fracción argentina de la clasificación cartográfica de regiones florísticas mundiales según Takhtajan (1986).

nes de las plantas y las coincidencias de sus límites forman la base de la clasificación fitogeográfica. Ésta es entendida como un ordenamiento jerárquico de territorios florísticos o coriones cuyas categorías se corresponden con las categorías taxonómicas de los taxones endémicos utilizados para la delimitación. Los taxones son considerados la base de la clasificación por ser las unidades de la Sistemática Evolutiva, una concepción acorde a la Fitogeografía Histórico-Evolutiva de Engler (1899); las comunidades de plantas son consideradas solo como buenos indicadores fisonómicos para el diagnóstico de los coriones. Takhtajan (1986) concibe los territorios fitogeográficos como entidades probabilísticas y reales. El autor sostiene que: 1) todo sistema fitogeográfico regional debe ser relativo a un sistema mundial; 2) la delimitación de áreas fitogeográficas es

una simplificación en gran grado arbitraria de las verdaderas relaciones florísticas, que describe los patrones gruesos o promedios de las distribuciones de muchos diferentes taxones; 3) las áreas de transición no ameritan ser cartografiadas en forma diferencial; 4) un sistema fitogeográfico es un modelo en el estudio de la distribución geográfica de las plantas, en el sentido de servir como tipo que permite contrastar desviaciones eventuales. A pesar de ser el modelo fitogeográfico con más aceptación mundial en el presente, en una evaluación reciente Cox (2001) destaca la existencia de incongruencias metodológicas, la ausencia de análisis sistemáticos de los datos y algunas anomalías en el sistema de Takhtajan que ponen en duda su adecuación.

En el sistema de Takhtajan, la flora de la Reserva El Destino puede interpretarse como completamente comprendida en la Provincia Pampeana (Región Chileno-Patagónica, Reino Holantártico) limitada al oeste y al sur por la Provincia Patagónica, de la misma región, y al norte por la Provincia Paranaense (Región Brasileña, Reino Neotropical) (ver Figura 2). La diagnosis no es categórica porque solo las regiones están delimitadas en un mapa, no así las provincias, y porque la delimitación en el texto es ambigua. Takhtajan (1986) expresa que su Provincia Pampeana "incluye el extremo sureño de Brasil (partes sureñas del estado de Rio Grande do Sul), todo Uruguay, y considerable territorio de las áreas nororientales y centrales de Argentina; hacia el sur se extiende hasta Montevideo"; en tanto que su Provincia Patagónica "incluye el ondulante *plateau* que descende desde los Andes sureños (donde promedia sólo alrededor de 800 a 1000 msnm) hasta el Océano Atlántico. En el norte alcanza las márgenes izquierdas del curso medio e inferior del Río Negro y avanza hasta el curso

medio del Río Colorado". Es importante señalar aquí que Cox (2001) cuestiona particularmente la inclusión de las áreas pampeanas y desérticas del sur de Sudamérica en el Reino Holantártico, que implica afinidades fitogeográficas australes. Cox (2001) delinea una hipótesis más cercana a la de Cabrera (1976, 1994) que incluye suponer que la flora del área regional de la Reserva El Destino comprende afinidades fitogeográficas exclusivamente tropicales, pero tampoco presenta un análisis significativo de datos que sustente su propuesta.

El sistema de Morrone

En 1999, Juan Morrone presenta un nuevo esquema biogeográfico preliminar para América del Sur. El autor explica que delimita regiones, subregiones y provincias aplicando criterios históricos, y comenta, "es decir, distribuciones de taxones endémicos o relacionados filogenéticamente". Morrone (1999) agrega que para delimitar sus provincias utiliza también criterios ecológicos, y aclara, "es decir que representan conjuntos de comunidades naturales". En 2001, Morrone modifica, expande y formaliza su sistema biogeográfico para América Latina y el Caribe, y en 2002 (Morrone 2002a), como repuesta a Cox (2001), presenta un sistema mundial basado en diversos análisis, propios y ajenos, realizados con distintos métodos y técnicas de Biogeografía Histórica, aplicados a diferentes taxones. En una última actualización, Morrone (2004a) propone un sistema biogeográfico para América Latina y el Caribe según el cual América del Sur queda comprendida en dos reinos, el Holotropical y el Austral, y una Zona de Transición Sudamericana (Figura 3). Para la formulación de este sistema, el autor (Morrone 2001, 2004a) toma explícitamente los postulados conceptuales y metodológicos de la panbiogeografía (Croizat 1958;

Henderson 1989; Craw 1989; Morrone y Crisci 1990; Grehan 1991, 2000; Craw, Grehan y Heads 1999). En la panbiogeografía, la tectónica de placas, en el nivel planetario, y los procesos de fragmentación poblacional, en general, cobran una importancia crucial en la explicación de las distribuciones de los organismos. Los seres vivos son percibidos agrupados en biotas que evolucionan junto con la Tierra y el espacio físico es concebido como una dimensión clave de la evolución de la biodiversidad. Los panbiogeógrafos asumen que: 1) inicialmente, los organismos son móviles y se expanden activamente para ocupar el mayor espacio posible; 2) posteriormente, las distribuciones se estabilizan y, si aparecen barreras o fracturas dentro del espacio colonizado originalmente, las biotas se fragmentan con diferenciación

de nuevas especies; 3) las distribuciones regionales de distintos taxones forman patrones generales; 4) un patrón general de distribución representa una biota con historia común; 5) la yuxtaposición de patrones generales indica fragmentación –vicarianza– de una biota con historia remota común o contacto de biotas con historias distintas.

En el sistema de Morrone, la flora de la Reserva El Destino queda completamente comprendida en la Provincia Pampa (que abarca el centro oeste de Argentina entre los 30° LS y los 39° LS, Uruguay y el extremo sureste de Brasil dentro de la Subregión Chaqueña de la Región Neotropical del Reino Holotropical) lo que supone afinidades fitogeográficas tropicales (ver Figura 3).

Comparación de los sistemas: el problema de la aplicación

Las aplicaciones de los tres sistemas analizados producen, en términos generales, dos hipótesis contrapuestas sobre la organización histórico-geográfica de la flora de El Destino. El sistema de Cabrera (1976, 1994) y el de Morrone (2004a) implican afinidades tropicales en tanto que el sistema de Takhtajan (1986) implica afinidades australes (ver Figura 4). En este contexto, la comprensión de la fitogeografía de El Destino queda atrapada en un viejo problema con vigencia permanente: el deslinde de las biotas tropicales y australes de América del Sur. Fue Joseph Hooker (1853) quien primero advirtió la existencia de afinidades fitogeográficas entre el cono sur americano y el resto de las distantes masas continentales e islas australes. Casi simultáneamente, Hooker (1866) confrontó la teoría migracionista de Darwin (1859) con las ideas sobre la extensión continental de Forbes (1845). La consideración de las ideas de

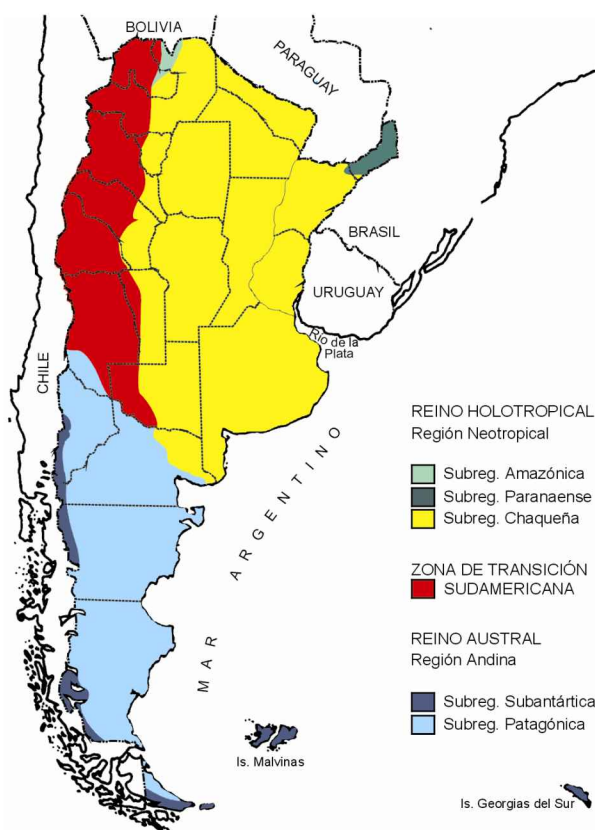


Figura 3. Fracción argentina de la clasificación cartográfica de sub-regiones biogeográficas latinoamericanas según Morrone (2001, 2004a).

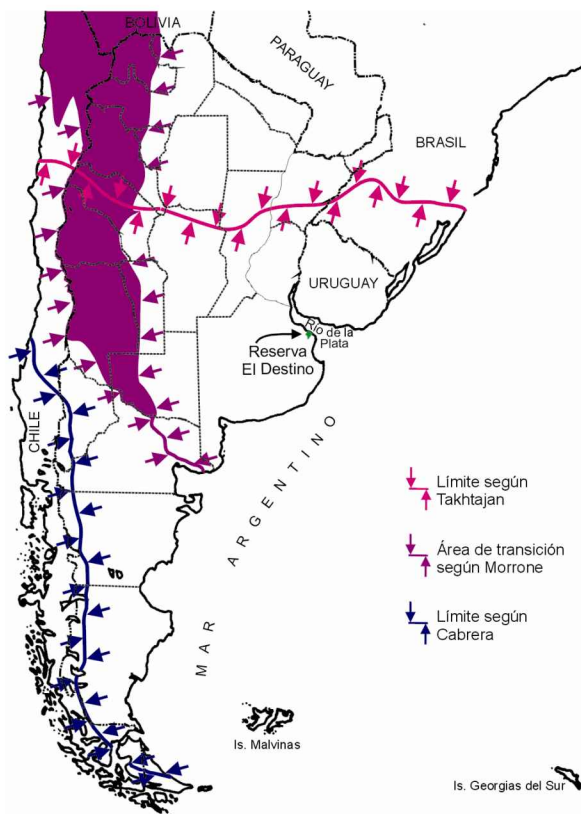


Figura 4. Deslinde de las biotas tropical y austral en el territorio argentino según los modelos biogeográficos de Cabrera (1976, 1994), Takhtajan (1986) y Morrone (2001, 2004a). Ver las figuras 1, 2 y 3.

Forbes, aunque pobres ante la potente explicación que ofrece la tectónica de placas (Crisci 2001), permitió a Hooker imaginar el proceso de fragmentación de biotas antiguas como una alternativa al proceso migracionista imaginado por Darwin para explicar las distribuciones de los seres vivos. Después de Hooker, con mayor o menor atención en el proceso causal, numerosos investigadores buscaron el límite entre las biotas tropicales y australes en Sudamérica (Morrone 2004b). En la actualidad, Morrone (2004a, 2004b) da un salto conceptual al proponer una zona de transición en lugar de un límite lineal. Los cambios en el estado del conocimiento de las floras y faunas, las distintas concepciones del problema, los diferentes taxones considerados y las diversas aproximaciones metodológicas posiblemente son algunos de los

factores causales de las muy distintas propuestas que dejan en una situación ambigua a la biota de interés para este estudio (ver Figura 4).

Una aproximación alternativa

Acorde a la evolución conceptual y el desarrollo teórico y metodológico que se han producido en los últimos veinte años en la Biogeografía (Crisci 2001), la aplicación categórica de cualquier sistema biogeográfico general para resolver un problema particular es objetable. A lo largo de más de cien años, los hallazgos de la investigación biogeográfica fueron usualmente evaluados más como verdad cristalizada que como conocimiento provisional. Los biogeógrafos clásicos del siglo veinte incluso favorecieron esta tendencia al narrar sus propuestas con preponderancia de oraciones indicativas, sin ahondar en justificaciones ni detalles metodológicos (ver Sánchez Osés y Pérez-Hernández 1998, Cox 2001). En el escenario actual, los sistemas biogeográficos deben ser conceptuados como modelos en el sentido de casos aplicados de una teoría (cf. Takhtajan 1986) cuyas hipótesis parciales, en particular las referidas a patrones, pueden ser sometidas a prueba.

Teniendo en cuenta la síntesis precedente, en este capítulo practico a continuación una caracterización fitogeográfica de El Destino partiendo de los siguientes supuestos: 1) los factores evolutivos, ambientales y ecológicos condicionan decisivamente las distribuciones espaciales de los seres vivos en el nivel regional; 2) los condicionantes regionales de la ocupación del espacio operan con influencias drásticas sobre los taxones de una biota provocando mayoritariamente respuestas categóricas conjuntas de taxones, pero también respuestas aisladas; 3) las respuestas

conjuntas de los taxones se expresan como patrones espaciales de distribución regional; 4) los taxones de un área tienen un número finito y definen patrones espaciales que pueden ser inferidos a partir de muestras con distinta representatividad; 5) el método panbiogeográfico ofrece una aproximación formal pertinente para detectar posibles patrones de distribución espacial y distribuciones aisladas; 6) el modelo de Morrone (2004a), congruente con los supuestos anteriores, es, a la fecha, la hipótesis general más robusta sobre los patrones espaciales de la biota sudamericana; 7) la aplicación del modelo de Morrone predice que los taxones que forman la flora de El Destino corresponden mayoritariamente a un patrón tropical de distribución espacial, pero no permite descartar correspondencias con otros patrones espaciales ni distribuciones aisladas; 8) un modelo más preciso de la organización geográfica de la flora de El Destino y su representatividad regional en términos de biodiversidad puede alcanzarse combinando la información existente con análisis panbiogeográficos y herramientas de estadística descriptiva.

MATERIALES Y MÉTODOS

Construcción de un modelo fitogeográfico regional operativo

Partí del concepto panbiogeográfico de trazo generalizado para construir un modelo que permitiera el análisis de la representatividad regional de la flora de la reserva y la diagnosis del patrón de distribución de cada uno de los elementos específicos de la misma. La panbiogeografía (Croizat 1958) es en origen una síntesis teórica, conceptual y metodológica. Sin embargo, varias técnicas de la amalgama metodológica

que abarca en la actualidad (Craw, Grehan y Heads 1999) son útiles para rebelar patrones de distribución de taxones, independientemente de supuestos sobre procesos causales. Un trazo generalizado es una línea que representa el patrón de distribución de una biota o conjunto de taxones con una historia o condicionamiento ambiental común. En la técnica más básica, los trazos generalizados se encuentran mediante la congruencia topológica de trazos individuales. Un trazo individual es una línea que conecta los lugares en los que se encuentra presente un taxón determinado formando un árbol de distribución. El criterio habitual para el trazado es unir los puntos más cercanos entre sí. En general, estos son los criterios utilizados por Morrone (2001, 2004a) para el desarrollo de su sistema.

En la construcción de este modelo, ensayé la búsqueda de trazos generalizados de nivel regional mediante criterios espaciales y estadísticos. Tomé las provincias argentinas y los países limítrofes como unidades de distribución. Determiné tramos generalizados de distribución de especies en la forma de conexiones más probables entre provincias contiguas a partir del orden decreciente de la relación presencias compartidas a presencias no compartidas de especies. Para el cálculo, utilicé datos preexistentes (Zuloaga, Morrone y Rodríguez 1999) sobre el número de especies por provincia y número de especies compartidas entre provincias para un conjunto considerado exhaustivo de 9.689 especies de plantas vasculares presentes en Argentina, incluyendo exóticas. Para las uniones a los países limítrofes, tomé como criterio de prioridad de conexión el orden decreciente de la relación presencias compartidas a presencias no compartidas de géneros –sobre la base de 1206 géneros de dicotiledóneas autóctonas de Argentina, para los cuales compilé

datos de Zuloaga y Morrone (1999)—entre los países limítrofes y las provincias argentinas contiguas. Representé los trazos generalizados en un mapa base de Argentina con división de sus provincias políticas y países limítrofes mediante el enlazamiento no redundante de las unidades de distribución a través de los tramos generalizados de mayor valor. Juzgué la adecuación de este modelo regional mediante su coherencia con el modelo subcontinental de Morrone (2004a).

Determinación de la flora de la reserva y su representatividad regional

Hice recorridas a pie de las tres grandes unidades de paisaje reconocidas en el área: estepa de llanura alta, complejo estepa de llanura baja—bosque xerofítico de banco y pantano de planicie costera. En 22 ensambles locales, que fueron reconocidos y delimitados mediante su fisonomía (ver el capítulo dos de esta tesis), se colectaron individuos de todas las plantas encontradas. Como unidades de muestra, se utilizaron parcelas de 10x10 metros en los ensambles dominados por hierbas y parcelas de 25x25 metros en los ensambles dominados por plantas leñosas. El tamaño de las muestras y la ubicación de las unidades de muestra fueron decididos subjetivamente, teniendo en cuenta la extensión total, la accesibilidad y los riesgos (por ejemplo, presencia de víboras) que ofrecía cada sitio. Las muestras fueron tomadas en tres períodos anuales consecutivos, durante los meses de agosto a marzo. Los ejemplares fueron herborizados y determinados en laboratorio mediante la Flora de la Provincia de Buenos Aires (Cabrera 1963–70) y el Manual de la Flora de la Provincia de Buenos Aires (Cabrera y Zardini 1978). Actualicé la taxonomía siguiendo el criterio de los

catálogos de flora argentina de Zuloaga y Morrone (1996, 1999) y Zuloaga et al. (1994).

Para cada especie de plantas autóctonas encontrada, anoté la presencia por provincia argentina y por país limítrofe, de acuerdo a los registros de datos de Zuloaga y Morrone (1996, 1999) y Zuloaga et al. (1994). Como descriptor de la representatividad regional de la flora de la reserva, elaboré un mapa con los valores de la relación entre el número de especies autóctonas encontradas en El Destino presentes en una provincia y el número de especies totales de la provincia (según Zuloaga, Morrone y Rodríguez 1999), para Argentina, y los valores del número de especies autóctonas encontradas en El Destino presentes en cada país, para los países limítrofes.

Análisis de independencia de las distribuciones de las especies de la reserva en el nivel regional

Construí una matriz de ocurrencias de especies por unidad política —provincia argentina o país limítrofe—, con valores de entrada 1 y 0 representando respectivamente presencia y ausencia de cada especie en cada unidad (ver Apéndice 1). Para poner a prueba la aleatoriedad de las ocurrencias apliqué un modelo nulo (Gotelli 2000). El procedimiento se inicia midiendo la segregación de los taxones en las unidades políticas. En este caso, utilicé el índice C score (Stone y Roberts 1990):

$$C \text{ score} = \frac{\sum_{i=1}^{R-1} \sum_{k=i+1}^R (S_i - Q_{i,k})(S_k - Q_{i,k})}{((R)(R-1)/2)}$$

R = número de filas (taxones), S_x = total de la fila x, $Q_{i,k}$ = número de columnas (unidades) en las cuales ambos taxones del par comparado están presentes.

Luego se sortean al azar las entradas de la matriz observada. Aquí utilicé el algoritmo de Manly (1995) modificado por Gotelli (2000) para producir 5000 matrices simuladas según un modelo nulo –análogo de nivel regional del modelo para comunidades locales de Connor y Simberloff (1979)– que mantiene la riqueza observada en las unidades políticas y la frecuencia observada de los taxones. Finalmente, se calcula el índice de segregación elegido para cada matriz resultante. El rango abarcado por los índices simulados es el de los valores esperados para el índice observado siempre que la hipótesis nula sea verdadera. El criterio convencional es refutar la hipótesis de aleatoriedad de las ocurrencias cuando la probabilidad del índice observado bajo la distribución de frecuencias relativas de los índices simulados es menor que 0.05. Desarrollé todo el procedimiento mediante el módulo de co-ocurrencia del programa EcoSim (Gotelli y Entsminger 2001). Ocurrencias azarosas de las especies indicarían predominio de migración independiente, en tanto que ocurrencias no al azar podrían indicar preponderancia de procesos vicariantes, que tienden a favorecer o a limitar la co-ocurrencia de especies en un área. En todo caso, el rechazo de la hipótesis nula señala la existencia de patrones de distribución. El uso de modelos nulos para poner a prueba la existencia de patrones tiene una larga aunque controversial historia en el campo de la Ecología de Comunidades (Gotelli 2001). En Biogeografía, la utilización de estos modelos es reciente, se han practicado aplicaciones diversas (Mast y Nyffeler 2003, Hausdorf y Hennig 2003) y aún no hay una evaluación profunda de los beneficios en este ámbito. La combinación índice–modelo nulo–algoritmo de sorteo que utilicé aquí es altamente confiable de no producir falsos resultados significativos y no significativos (errores estadísticos Tipo I

y Tipo II respectivamente) y puede rebelar patrones de ocurrencias de taxones coherentes con co-ocurrencia y segregación mediadas por factores históricos o ambientales.

Descripción de las distribuciones regionales de las especies de la reserva

Para cada especie elaboré una carta de distribución regional sobre un mapa base de Argentina con división de sus provincias políticas y países limítrofes. Representé las presencias de la especie mediante puntos centrados en las unidades políticas correspondientes. Inicé un análisis panbiogeográfico construyendo los trazos individuales de todas las especies estudiadas. Para ello, enlacé unidades de presencia contiguas, de manera no redundante, siguiendo el orden decreciente de los valores de los tramos generalizados obtenidos en la construcción del modelo regional. Los trazos individuales pueden ser orientados o no, siguiendo distintos criterios (Morrone y Crisci 1990). Orienté los trazos de las especies de dicotiledóneas de la reserva pertenecientes a géneros con más de una especie en Argentina utilizando el criterio de centro de masas. Como centro de masas de cada trazo individual, tomé a la unidad de distribución –provincia argentina o país limítrofe– con mayor número de especies argentinas del género correspondiente al trazo en cuestión. El uso del criterio de centro de masas en la orientación de los trazos está cuestionado (Morrone 2004a). Sin embargo, considero que los centros de masas identificados en este estudio dan indicios de posibles áreas de especiación e interpreto la orientación de cada trazo individual como una hipótesis gráfica sobre la localización de un evento de fragmentación de una población ancestral y el sentido de

expansión de la población resultante bajo análisis. No orienté los trazos del resto de las especies presentes en la reserva por falta de datos. Finalicé el análisis diagnosticando el patrón de distribución de cada trazo individual de acuerdo al modelo regional de trazos generalizados explicado más arriba.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Modelo fitogeográfico regional

Los valores obtenidos para la relación presencias compartidas a presencias no compartidas de especies entre provincias contiguas y los obtenidos para la relación presencias compartidas a presencias no compartidas de géneros entre los países limítrofes y las provincias argentinas contiguas se muestran en orden decreciente en la Tabla 1, a y b. Estos valores definen los tramos generalizados a partir de los cuales determiné tres trazos generalizados para la flora argentina (Figura 5). Elegí el valor límite para el enlace entre tramos generalizados teniendo en cuenta el ajuste del modelo resultante con el sistema de Morrone. También en coherencia con este sistema (cf. Figura 3 y Figura 5) interpreto los trazos generalizados que obtuve como: 1) trazo tropical: enlaza Buenos Aires, Chaco, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Misiones, Santa Fe, Brasil, Paraguay y Uruguay; 2) trazo andino: enlaza Catamarca, Jujuy, La Rioja, Mendoza, Salta, San Juan, Tucumán y Bolivia; 3) trazo austral: enlaza Chubut, Neuquén, Río Negro, Santa Cruz, Tierra del Fuego y Chile. Estos trazos se corresponden respectivamente con las porciones argentinas de los territorios Neotropical (Holotropical), de Transición Sudamericana, y Andino (Austral) del sistema de Morrone (2004a). En el

modelo delineado aquí, las floras de las provincias de Córdoba, La Pampa, San Luis y Santiago del Estero quedan, al nivel crítico de enlace considerado, desconectadas de los trazos generalizados. Tratándose de provincias que no presentan alto número de endemismos específicos (Zuloaga, Morrone y Rodríguez 1999), esto indica que las conexiones florísticas entre estas áreas y sus contiguas son débiles y difusas comparadas con las que enlazan las unidades de las áreas adyacentes. En consecuencia, las floras de estas provincias pueden interpretarse como transicionales o sus áreas pueden ser entendidas como nodales, en el sentido panbiogeográfico de ser áreas complejas, en las que la convergencia de trazos generalizados expresa el contacto de biotas con historias distintas (Morrone y Crisci, 1990).

Flora de la reserva y representatividad regional

Se reconocieron 221 especies autóctonas en 153 géneros y 50 familias y 53 especies exóticas silvestres en 44 géneros y 22 familias de plantas vasculares, casi excluyentemente angiospermas (Tabla 2). Estos valores indican una contribución de especies exóticas apenas superior al 19 % de la flora total de la reserva. Este porcentaje es ligeramente inferior al 21 % encontrado para la flora de los pastizales de la Pampa Deprimida tomada en su conjunto (Chaneton et al. 2002; Chaneton, Perelman y León 2005), al 23 % informado para la flora de los alrededores de Buenos Aires (Söyrinki 1991) y al 25 % estimado para la flora de la provincia de Buenos Aires (Rapoport 1996). La familia más representada tanto entre las autóctonas como entre las exóticas es Poaceae con 57 y 12 especies respectivamente. Entre las nativas, las familias más repre-

Tabla 1. a: Conexiones florísticas más probables entre provincias argentinas contiguas de acuerdo con el orden decreciente de la relación presencias compartidas a presencias no compartidas de especies en un conjunto de 9.689 especies de plantas vasculares presentes en Argentina. b: Conexiones florísticas entre provincias argentinas y países limítrofes contiguos basadas en el orden decreciente de la relación presencias compartidas a presencias no compartidas de géneros en un conjunto de 1206 géneros de dicotiledóneas autóctonas de Argentina. Los datos de base fueron tomados de Zuloaga, Morrone y Rodríguez (1999).

b	
ÍNDICE de CONEXIÓN	PARES de PROVINCIA - PAÍS CONTIGUOS
3.392	Misiones - Brasil
3.312	Entre Ríos - Uruguay
3.267	Misiones - Paraguay
2.965	Jujuy - Bolivia
2.815	Corrientes - Brasil
2.773	Salta - Bolivia
2.673	Corrientes - Paraguay
1.798	Formosa - Paraguay
1.793	Corrientes - Uruguay
1.782	Chaco - Paraguay
1.751	Buenos Aires - Uruguay
1.434	Neuquén - Chile
1.384	Río Negro - Chile
1.169	Chubut - Chile
1.028	Salta - Paraguay
0.906	Mendoza - Chile
0.902	Santa Cruz - Chile
0.697	San Juan - Chile
0.569	Tierra del Fuego - Chile
0.541	La Rioja - Chile
0.519	Catamarca - Chile
0.410	Jujuy - Chile
0.375	Salta - Chile

a	
ÍNDICE de CONEXIÓN	PARES de PROVINCIAS CONTIGUAS
1.488	Jujuy - Salta
1.254	Chaco - Formosa
1.165	Neuquén - Río Negro
1.099	Salta - Tucumán
0.986	Chubut - Río Negro
0.915	Buenos Aires - Entre Ríos
0.895	Corrientes - Misiones
0.876	Catamarca - Tucumán
0.842	Chubut - Santa Cruz
0.832	Corrientes - Entre Ríos
0.781	Córdoba - San Luis
0.778	Chaco - Santa Fe
0.748	Catamarca - La Rioja
0.693	Chaco - Corrientes
0.680	Entre Ríos - Santa Fe
0.678	Mendoza - San Juan
0.625	Catamarca - Salta
0.621	Santa Cruz - Tierra del Fuego
0.607	La Rioja - San Juan
0.563	Catamarca - Córdoba
0.546	Buenos Aires - Córdoba
0.521	Córdoba - Santiago del Estero
0.487	Corrientes - Santa Fe
0.480	Buenos Aires - Santa Fe
0.477	Buenos Aires - La Pampa
0.469	La Pampa - San Luis
0.453	La Rioja - San Luis
0.434	Córdoba - La Pampa
0.429	Córdoba - Santa Fe
0.402	Mendoza - Neuquén
0.398	Mendoza - Río Negro
0.390	Córdoba - La Rioja
0.377	La Pampa - Mendoza
0.375	Santiago del Estero - Santa Fe
0.347	San Juan - San Luis
0.344	Catamarca - Santiago del Estero
0.341	Chaco - Santiago del Estero
0.333	Santiago del Estero - Tucumán
0.332	La Pampa - Río Negro
0.326	Mendoza - San Luis
0.284	Chaco - Salta
0.265	Buenos Aires - Río Negro
0.260	Formosa - Salta
0.252	Santiago del Estero - Salta
0.166	La Pampa - Neuquén

sentadas en el nivel de especie después de las gramíneas son Asteraceae (36), Cyperaceae (16) y Apiacea y Solanaceae (9). Entre las exóticas, a continuación de los pastos predominan las especies de Fabaceae (8) y Asteraceae (7).

Las floras provinciales mejor representadas en El Destino son, en general, las enlazadas en el trazo regional tropical y las de las áreas nodales del centro del país (Figura 6). En principio, llama la atención que la flora de Santa Fe esté mejor representada en la reserva que la propia de la provincia de Buenos Aires. Esto puede ser atribuido, en parte, a

que Santa Fe es una provincia relativamente más pobre en riqueza de especies, pero con amplio solapamiento de su flora con la de Buenos Aires (Zuloaga, Morrone y Rodríguez 1999). Por otra parte, no puede desestimarse un posible efecto de heterogeneidad de la flora bonaerense. Además de heterogeneidad ambiental y ecológica, Buenos Aires; la provincia más extensa del país; presenta marcadas variaciones geológicas, un importante gradiente longitudinal de humedad y un considerable gradiente latitudinal de temperatura, de manera que podría sostener significativa heterogeneidad fitogeográfica (cf. Cabrera 1968). En conjunto,

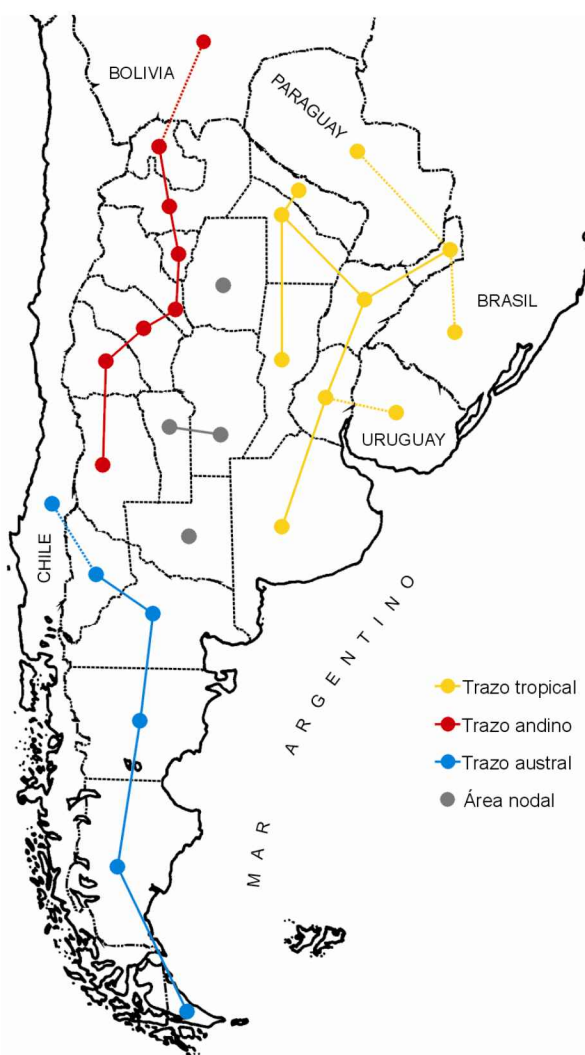


Figura 5. Trazos generalizados y áreas nodales identificados para la flora argentina de acuerdo con los índices de conexión de la Tabla 1.

estas características actuarían debilitando la representatividad de la flora de El Destino para esta provincia tomada como un todo. En tercero y cuarto lugar quedan representadas en la reserva las floras unidas por el trazo regional andino y el trazo regional austral, respectivamente (Figura 6).

Análisis de independencia de las distribuciones de las especies de la reserva en el nivel regional

La hipótesis de distribución mutuamente independiente de las ocurrencias de las especies de la reserva en las provincias argentinas y los países limítrofes no se

sostiene con la prueba realizada ($C\ score_{obs} = 14,485$; $C\ score_{sim\ promedio} = 12,994$; varianza de $C\ score_{sim} = 0,003$; y $p(C\ score_{obs} \text{ hipótesis nula}) < 0,050$). Esto significa que aparece una segregación significativa de estas especies en el espacio regional o, dicho de otra forma, que las especies se ordenan en dos o más patrones espaciales, cuya diagnosis desarrollo en la siguiente sección.

Distribuciones regionales de las especies de la reserva

Las distribuciones regionales de las 221 especies de plantas nativas que se encuentran en El Destino se muestran en forma de trazos individuales en los mapas del Apéndice 1. Cuarenta y un trazos individuales se corresponden en lo general con el trazo generalizado tropical puro (ver Figura 5), aunque se pueden reconocer diferencias de orientación y al menos tres variantes estructurales en las distribuciones individuales. Entre estos trazos, aquellos que no incluyen presencia en la provincia de Misiones pueden interpretarse como trazos pampeanos (ver Figura 7), homologables a los que definen la Provincia Pampa de Morrone (2004a). Veintiún trazos individuales conforman un trazo compuesto tropical-andino, con dos variantes estructurales. Teniendo en cuenta que las floras de los extremos orientales de las provincias andinas podrían enlazarse en un trazo generalizado chaqueño (el que define la Subregión Chaqueña del sistema de Morrone) más que en uno andino (cf. Figura 3 y Figura 5), los trazos tropicales y tropical-andinos que no incluyen presencia en la provincia de Misiones podrían interpretarse como trazos chaqueños puros más que como trazos compuestos, en especial aquellos que tocan las provincias andinas del norte (ver Figura 7). Siguiendo esta

Tabla 2. Familias y especies de plantas vasculares presentes en la Reserva El Destino.

FAMILIA	ESPECIES NATIVAS	FAMILIA	ESPECIES NATIVAS
ACANTHACEAE	<i>Dicliptera tweediana</i> Nees	CARYOPHYLLACEAE	<i>Spergula laevis</i> (Cambess.) D. Dietr.
ALISMATACEAE	<i>Echinodorus grandiflorus</i> (Cham. & Schlttdl.) Micheli subsp. <i>grandiflorus</i>		<i>Spergula ramosa</i> (Cambess.) D. Dietr. subsp. <i>ramosa</i>
AMARANTHACEAE	<i>Sagittaria montevidensis</i> Cham. & Schlttdl.	CELTIDACEAE	<i>Celtis tala</i> Gillies ex Planch.
ANACARDIACEAE	<i>Alternanthera philoxeroides</i> (Mart.) Griseb. f. <i>philoxeroides</i>	COMMELINACEAE	<i>Commelina erecta</i> L.
APIACEAE	<i>Schinus longifolia</i> (Lindl.) Speg. var. <i>longifolia</i>	CONVOLVULACEAE	<i>Tripogandra diuretica</i> (Mart.) Handlos
	<i>Apium commersonii</i> DC.		<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br. var. <i>americana</i> (Sims) Kitag.
	<i>Apium sellowianum</i> H. Wolff		<i>Dichondra microcalyx</i> (Hallier f.) Fabris
	<i>Cyclosporum leptophyllum</i> (Pers.) Sprague		<i>Ipomoea alba</i> L.
	<i>Eryngium cabreræ</i> Pontiroli		<i>Ipomoea cairica</i> (L.) Sweet
	<i>Eryngium ebracteatum</i> Lam. var. <i>ebracteatum</i>	CUCURBITACEAE	<i>Cayaponia bonariensis</i> (Mill.) Mart. Crov.
	<i>Eryngium echinatum</i> Urb.		<i>Cayaponia podantha</i> Cogn.
	<i>Eryngium pandanifolium</i> Cham. & Schlttdl.	CYPERACEAE	<i>Carex bonariensis</i> Desf. ex Poir. var. <i>bonariensis</i>
	<i>Hydrocotyle bonariensis</i> Lam.		<i>Carex praegracilis</i> W. Boott
	<i>Lilaeopsis carolinensis</i> J.M. Coult. & Rose		<i>Carex riparia</i> Curt. var. <i>chilensis</i> (Brongn. ex Duperrey) Kük.
ASCLEPIADACEAE	<i>Asclepias mellodora</i> A. St.-Hil.		<i>Cyperus eragrostis</i> Lam.
	<i>Metastelma diffusum</i> (Gillies ex Hook.) Decne.		<i>Cyperus reflexus</i> Vahl
	<i>Oxypetalum arenicola</i> Hauman ex Lillo		<i>Cyperus rigens</i> J. Presl & C. Presl subsp. <i>rigens</i> var. <i>rigens</i>
	<i>Oxypetalum solanoides</i> Hook. & Arn.		<i>Cyperus rotundus</i> L.
ASTERACEAE	<i>Achyrocline alata</i> (Kunth) DC.		<i>Eleocharis bonariensis</i> Nees
	<i>Acmella decumbens</i> (Sm.) R.K. Jansen var. <i>decumbens</i>		<i>Eleocharis haumaniana</i> Barros
	<i>Ambrosia tenuifolia</i> Spreng.		<i>Eleocharis maculosa</i> (Vahl) R. Br.
	<i>Aspilia pascalioides</i> Griseb.		<i>Eleocharis montevidensis</i> Kunth
	<i>Aster squamatus</i> (Spreng.) Hieron.		<i>Eleocharis viridans</i> Kük. ex Osten
	<i>Baccharis notoserigila</i> Griseb.		<i>Kyllinga vaginata</i> Lam.
	<i>Baccharis pingraea</i> DC.		<i>Schoenoplectus californicus</i> (C.A. Meyer) Soják var. <i>californicus</i>
	<i>Baccharis punctulata</i> DC.		<i>Schoenoplectus pungens</i> (Vahl) Palla var. <i>badius</i> (J. Presl & C. Presl) S.G. Smith
	<i>Baccharis spicata</i> (Lam.) Baill.		<i>Scirpus giganteus</i> Kunth
	<i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.	EUPHORBIACEAE	<i>Euphorbia portulacoides</i> L. var. <i>portulacoides</i>
	<i>Bidens laevis</i> (L.) Britton, Sterns & Poggenb.	FABACEAE	<i>Adesmia bicolor</i> (Poir.) DC.
	<i>Chaptalia arechavaletae</i> Arechav.		<i>Erythrina crista-galli</i> L.
	<i>Conyza blakei</i> (Cabrera) Cabrera		<i>Sesbania punicea</i> (Cav.) Benth.
	<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist var. <i>bonariensis</i>		<i>Vicia graminea</i> Sm. var. <i>graminea</i>
	<i>Conyza monorchis</i> (Griseb.) Cabrera		<i>Vigna luteola</i> (Jacq.) Benth.
	<i>Eupatorium inulifolium</i> Kunth.	HALORAGACEAE	<i>Myriophyllum aquaticum</i> (Vell.) Verdc.
	<i>Gaillardia megapota</i> (Spreng.) Baker	IRIDACEAE	<i>Cypella herbertii</i> (Lindl.) Herb. subsp. <i>herbertii</i>
	<i>Gamochaeta coarctata</i> (Willd.) Kerguelen		<i>Sisyrinchium chilense</i> Hook.
	<i>Gamochaeta simplicicaulis</i> (Willd. ex Spreng.) Cabrera		<i>Sisyrinchium minus</i> Engelm. & Gray
	<i>Grindelia discoidea</i> Hook. & Arn.		<i>Sisyrinchium platense</i> I.M. Johnst.
	<i>Gymnocoronis spilanthoides</i> (Hook. & Arn.) DC.		<i>Trifurcia lahue</i> (Molina) Goldblatt subsp. <i>amoena</i> (Griseb.) Goldblatt
	<i>Holocheilus hieracioides</i> (D. Don) Cabrera	JUNCACEAE	<i>Juncus arcticus</i> Willd. var. <i>andicola</i> (Hook.) Balslev
	<i>Hypochaeris chilensis</i> (Kunth) Hieron.		<i>Juncus capillaceus</i> Lam.
	<i>Hypochaeris microcephala</i> (Sch. Bip.) Cabrera		<i>Juncus imbricatus</i> Laharpe
	<i>Hypochaeris pampasica</i> Cabrera		<i>Juncus microcephalus</i> H.B.K.
	<i>Jaegeria hirta</i> (Lag.) Less.		<i>Triglochin striata</i> Ruiz & Pav.
	<i>Mikania cordifolia</i> (L. f.) Willd.	JUNCAGINACEAE	<i>Teucrium vesicarium</i> Mill.
	<i>Pamphalea bupleurifolia</i> Less.	LAMIACEAE	<i>Nothoscordum bonariense</i> (Pers.) Beauverd
	<i>Picrosia longifolia</i> D. Don	LILIACEAE	<i>Nothoscordum gracile</i> (Dryand. ex Aiton) Stearn var. <i>macrostemum</i> (Kunth) Guagl.
	<i>Pluchea sagittalis</i> (Lam.) Cabrera		<i>Cuphea fruticosa</i> Spreng.
	<i>Pterocaulon balansae</i> Chodat	LYTHRACEAE	<i>Stigmaphyllon bonariense</i> (Hook. & Arn.) C.E. Anderson
	<i>Pterocaulon cordobense</i> Kuntze	MALPIGHIACEAE	
	<i>Senecio bonariensis</i> Hook. & Arn.		<i>Anoda cristata</i> (L.) Schlttdl. var. <i>brachyantha</i> (Rchb.) Hochr.
	<i>Solidago chilensis</i> Meyen var. <i>chilensis</i>		<i>Malvella leprosa</i> (Ortega) Krapov.
	<i>Viguiera anchusaefolia</i> (DC.) Baker		<i>Pavonia sepium</i> A. St.-Hil. subsp. <i>sepium</i>
	<i>Xanthium cavanillesii</i> Schouw		<i>Sida rhombifolia</i> L.
BRASSICACEAE	<i>Lepidium aletes</i> J.F. Macbr. var. <i>alates</i>		
	<i>Lepidium parodii</i> Thell.		
	<i>Lepidium spicatum</i> Desv. var. <i>spicatum</i>		
BROMELIACEAE	<i>Tillandsia aëranthos</i> (Loisel.) L.B. Sm.		
CAPRIFOLIACEAE	<i>Sambucus australis</i> Cham. & Schlttdl.		

Tabla 2. Continuación

FAMILIA	ESPECIES NATIVAS	FAMILIA	ESPECIES NATIVAS
MARSILEACEAE	<i>Marsilea ancylopoda</i> A. Braun	POACEAE	<i>Piptochaetium bicolor</i> (Vahl) Desv.
ONAGRACEAE	<i>Ludwigia elegans</i> (Cambess.) Hara		<i>Piptochaetium stipoides</i> (Trin. & Rupr.) Hack. var.
	<i>Ludwigia longifolia</i> (DC.) Hara		<i>purpurascens</i> (Hack.) Parodi
	<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) P.H. Raven		<i>Puccinellia glaucescens</i> (Phil.) Parodi
	<i>Oenothera mollisima</i> L.		<i>Schizachyrium condensatum</i> (H.B.K.) Nees
ORCHIDACEAE	<i>Chloraea membranacea</i> Lindl.		<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguelen var. <i>parviflora</i>
OXALIDACEAE	<i>Oxalis debilis</i> var. <i>corymbosa</i> (DC.) Lourteig		<i>Setaria vaginata</i> Spreng.
	<i>Oxalis floribunda</i> Lehm. subsp. <i>floribunda</i>		<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.
	<i>Oxalis perdicaria</i> (Molina) Bertero		<i>Sporobolus pyramidatus</i> (Lam.) Hitchc.
PASSIFLORACEAE	<i>Passiflora caerulea</i> L.		<i>Stenotaphrum secundatum</i> (Walter) Kuntze
PHYTOLACCACEAE	<i>Rivina humilis</i> L.		<i>Stipa charruana</i> Arechav.
PLANTAGINACEAE	<i>Plantago australis</i> Lam. subsp. <i>australis</i>		<i>Stipa clarazii</i> Ball
	<i>Plantago myosuroides</i> Lam.		<i>Stipa formicarum</i> Delile
PLUMBAGINACEAE	<i>Limonium brasiliense</i> (Boiss.) Kuntze var. <i>brasiliense</i>		<i>Stipa hyalina</i> Nees
POACEAE	<i>Amphibromus scabrivalvis</i> (Trin.) Swallen var. <i>scabrivalvis</i>		<i>Stipa neesiana</i> Trin. & Rupr. var. <i>neesiana</i>
	<i>Bothriochloa laguroides</i> (DC.) Herter subsp. <i>laguroides</i>		<i>Stipa papposa</i> Nees
	<i>Briza subaristata</i> Lam.		<i>Stipa philippii</i> Steud.
	<i>Bromus catharticus</i> Vahl.	POLYGONACEAE	<i>Zizaniopsis bonariensis</i> (Balansa & Poir.) Speg.
	<i>Cenchrus pauciflorus</i> Benth.		<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i> (Ortega) Meisn.
	<i>Chaetotropis chilensis</i> Kunth		<i>Polygonum hydropiperoides</i> Michx. var. <i>hydropiperoides</i>
	<i>Chaetotropis elongata</i> (H.B.K.) Björkman var. <i>longearistata</i> Nicora		<i>Polygonum punctatum</i> Elliott
	<i>Chloris berroi</i> Arechav.		<i>Rumex argentinus</i> Rech. f.
	<i>Cortaderia selloana</i> (Schult. & Schult.f.) Asch. & Graebn.		<i>Rumex cuneifolius</i> Campd.
	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers. var. <i>dactylon</i>	PONTEDERIACEAE	<i>Pontederia cordata</i> L.
	<i>Danthonia montevidensis</i> Hack. & Arechav.	RANUNCULACEAE	<i>Clematis montevidensis</i> Spreng.
	<i>Deyeuxia viridiflavescens</i> (Poir.) Kunth var. <i>montevidensis</i> (Nees) Cabrera & Rúgolo	RHAMNACEAE	<i>Colletia spinosissima</i> J.F. Gmel.
	<i>Diplachne uninervia</i> (J. Presl) Parodi		<i>Scutia buxifolia</i> Reissek
	<i>Distichlis spicata</i> (L.) Greene var. <i>mendocina</i> (Phil.) Hack.	ROSACEAE	<i>Acaena myriophylla</i> Lindl.
	<i>Echinochloa helodes</i> (Hack.) Parodi	RUBIACEAE	<i>Borreria verticillata</i> (L.) G. Mey.
	<i>Echinochloa polystachya</i> (H.B.K.) Hitchc.		<i>Galium latoramosum</i> Clos
	<i>Eleusine tristachya</i> (Lam.) Lam.	SANTALACEAE	<i>Jodina rhombifolia</i> (Hook. & Arn.) Reissek
	<i>Elymus breviaristatus</i> (Hitchc.) A. Löve subsp. <i>scabrifolius</i> (Döll) A. Löve	SCROPHULARIACEAE	<i>Agalinis communis</i> (Cham. & Schldtl.) D'Arcy
	<i>Eragrostis lugens</i> Nees var. <i>lugens</i>		<i>Bacopa monnieri</i> (L.) Pennell
	<i>Eriochloa montevidensis</i> Griseb.		<i>Gratiola peruviana</i> L.
	<i>Eustachys caribaea</i> (Spreng.) Herter		<i>Mecardonia flagellaris</i> (Cham. & Schldtl.) Rossow subsp. <i>flagellaris</i>
	<i>Festuca pampeana</i> Speg.		<i>Stemodia hyptoides</i> Cham. & Schldtl.
	<i>Glyceria multiflora</i> Steud.		<i>Veronica peregrina</i> L. subsp. <i>xalapensis</i> (Kunth) Pennell
	<i>Hordeum pusillum</i> Nutt.	SOLANACEAE	<i>Cestrum parqui</i> L'Hér.
	<i>Hordeum stenostachys</i> Godr.		<i>Jaborosa integrifolia</i> Lam.
	<i>Luziola peruviana</i> Gmelin		<i>Physalis viscosa</i> L.
	<i>Melica brasiliana</i> Ard.		<i>Salpichroa organifolia</i> (Lam.) Baill.
	<i>Oplismenus hirtellus</i> (L.) P. Beauv. subsp. <i>setarius</i> (Lam.) Mez ex Ekman		<i>Solanum bonariense</i> L.
	<i>Panicum bergii</i> Arechav. var. <i>bergii</i>		<i>Solanum chacoense</i> Bitter subsp. <i>chacoense</i>
	<i>Panicum elephantipes</i> Nees ex Trin.		<i>Solanum deltaicum</i> Cabrera
	<i>Panicum grumosum</i> Nees		<i>Solanum diflorum</i> Vell.
	<i>Panicum hians</i> Elliott		<i>Solanum glaucophyllum</i> Desf.
	<i>Panicum sabulorum</i> Lam.	TROPAEOLACEAE	<i>Tropaeolum pentaphyllum</i> Lam.
	<i>Pappophorum vaginatum</i> Buckley	TYPHACEAE	<i>Typha latifolia</i> L.
	<i>Paspalidium paludivagum</i> (Hitchc. & Chase) Parodi	URTICACEAE	<i>Parietaria debilis</i> G. Forst.
	<i>Paspalum dilatatum</i> Poir.	VERBENACEAE	<i>Glandularia peruviana</i> (L.) Small
	<i>Paspalum lividum</i> Trin. ex Schldl.		<i>Lantana fucata</i> Lindl.
	<i>Paspalum plicatulum</i> Michx. var. <i>plicatulum</i>		<i>Phyla canescens</i> (Kunth) Greene
	<i>Paspalum vaginatum</i> Sw.		<i>Verbena bonariensis</i> L.
	<i>Phalaris angusta</i> Nees ex Trin.		<i>Verbena montevidensis</i> Spreng.
		VITACEAE	<i>Cissus palmata</i> Poir. var. <i>palmata</i>
			<i>Cissus striata</i> Ruiz & Pav. subsp. <i>argentina</i> (Suess.) Lombardi

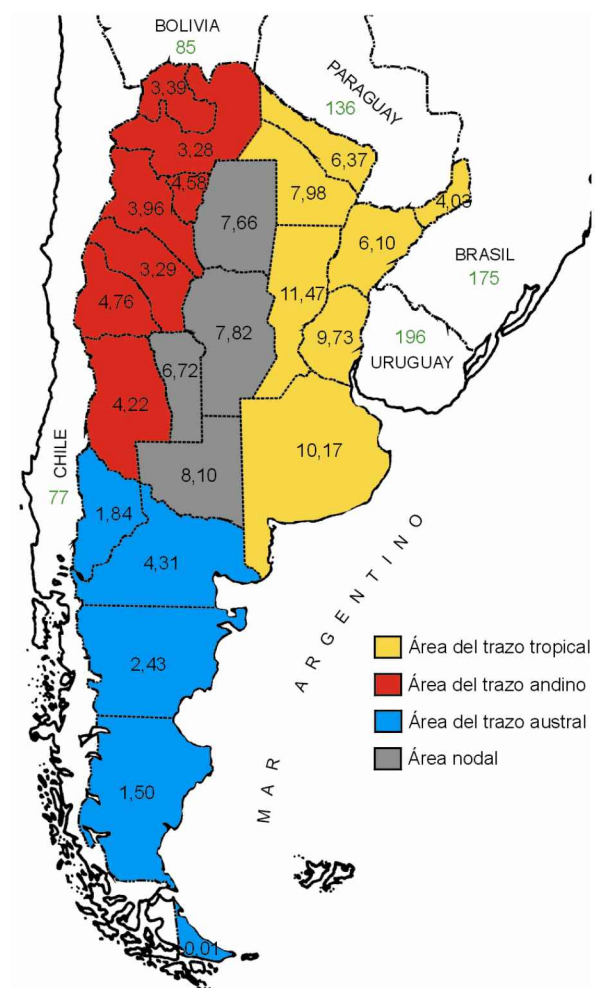
Tabla 2. Final

FAMILIA	ESPECIES EXÓTICAS
APIACEAE	* <i>Torilis nodosa</i> (L.) Gaertn.
ASTERACEAE	* <i>Carduus acanthoides</i> L.
	* <i>Centaurea calcitrapa</i> L.
	* <i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.
	* <i>Cotula coronopifolia</i> L.
	* <i>Cynara cardunculus</i> L.
	* <i>Sonchus oleraceus</i> L.
BORAGINACEAE	* <i>Tragopogon pratensis</i> L.
	* <i>Echium plantagineum</i> L.
BRASSICACEAE	* <i>Brassica rapa</i> L.
	* <i>Rorippa palustris</i> (L.) Besser
CAPRIFOLIACEAE	* <i>Lonicera japonica</i> Thunb.
CARYOPHYLLACEAE	* <i>Silene antirrhina</i> L.
CHENOPODIACEAE	* <i>Sarcocornia perennis</i> (Mill.) A.J. Scott
FABACEAE	* <i>Gleditsia triacanthos</i> L.
	* <i>Lotus glaber</i> Mill.
	* <i>Medicago arabica</i> (L.) Huds.
	* <i>Medicago lupulina</i> L.
	* <i>Medicago polymorpha</i> L. var. <i>polymorpha</i>
	* <i>Melilotus indicus</i> (L.) All.
	* <i>Melilotus officinalis</i> (L.) Lam.
	* <i>Trifolium repens</i> L. f. <i>repens</i>
	* <i>Centaureum pulchellum</i> (Sw.) Druce
	* <i>Geranium dissectum</i> L.
GENTIANACEAE	* <i>Iris pseudacorus</i> L.
GERANIACEAE	* <i>Mentha pulegium</i> L.
IRIDACEAE	* <i>Melia azederach</i> L.
LAMIACEAE	* <i>Ligustrum lucidum</i> W.T. Aiton
OLEACEAE	* <i>Ligustrum sinense</i> Lour.
	* <i>Plantago lanceolata</i> L.
PLANTAGINACEAE	* <i>Plantago major</i> L.
	* <i>Briza minor</i> L.
POACEAE	* <i>Bromus hordeaceus</i> L.
	* <i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.
	* <i>Gaudinia fragilis</i> (L.) P. Beauv.
	* <i>Hordeum murinum</i> L. subsp. <i>leporinum</i> (Link)
	* <i>Lolium multiflorum</i> Lam. var. <i>multiflorum</i>
	* <i>Lolium perenne</i> L.
	* <i>Parapholis incurva</i> (L.) C.E. Hubb.
	* <i>Poa annua</i> L.
	* <i>Polypogon monspeliensis</i> (L.) Desf.
	* <i>Setaria verticillata</i> (L.) P. Beauv.
	* <i>Vulpia bromoides</i> (L.) S. F. Gray
	* <i>Polygonum aviculare</i> L.
	* <i>Polygonum lapathifolium</i> L.
	* <i>Rumex crispus</i> L.
	* <i>Anagallis arvensis</i> L.
POLYGONACEAE	* <i>Ranunculus muricatus</i> L.
PRIMULACEAE	* <i>Ranunculus repens</i> L. var. <i>repens</i>
RANUNCULACEAE	* <i>Duchesnea indica</i> (Andrews) Focke
ROSACEAE	* <i>Galium aparine</i> L.
RUBIACEAE	* <i>Galium palustre</i> L.
URTICACEAE	* <i>Urtica urens</i> L.

racionalidad, los trazos individuales tropicales y tropical-andinos que sí tocan Misiones podrían interpretarse como trazos neotropicales (ver Figura 7), es decir, con amplia distribución en la Región Neotropical en el sentido de Morrone (2004a).

Nueve trazos individuales de plantas de El Destino conforman un trazo

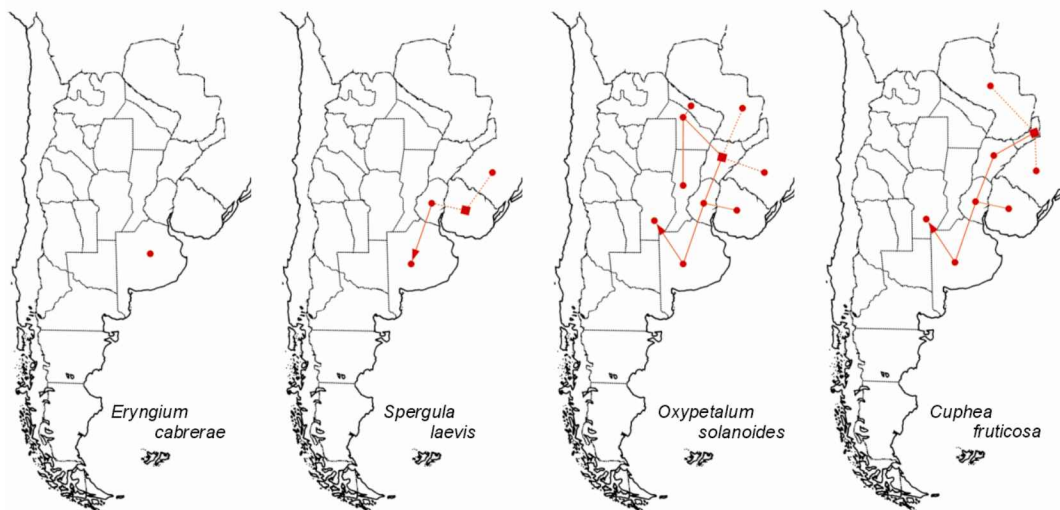
Figura 6. Representatividad regional de la flora de la Reserva El Destino. Los valores corresponden a porcentaje representado de la flora de cada provincia, para Argentina, y a número total de especies representadas de la flora de cada país, para los países limítrofes. Las áreas y colores se corresponden con los trazos generalizados representados en la Figura 5. Los datos de base fueron tomados de Zuloaga, Morrone y Rodríguez (1999).



compuesto andino-tropical, con dos variantes estructurales (ver Figura 7). Adicionalmente, 55 trazos individuales conforman un trazo tropical-andino o andino-tropical, sin orientación. Seis trazos individuales ajustan a un trazo compuesto tropical-austral; dos de los trazos con ese sentido, uno con sentido austral-tropical y tres sin orientación. Nueve trazos individuales constituyen

Figura 7. Trazos individuales ejemplo de los patrones de distribución más importantes de las especies de la flora de la Reserva El Destino. El cuadrado y la flecha indican un centro de masa y la orientación del trazo, respectivamente. Los mapas de los trazos individuales de todas las especies de la flora nativa de la reserva están en el Apéndice 1.

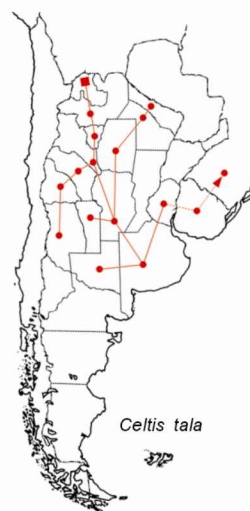
Tropicales



Tropical - andinos



Andino - tropicales



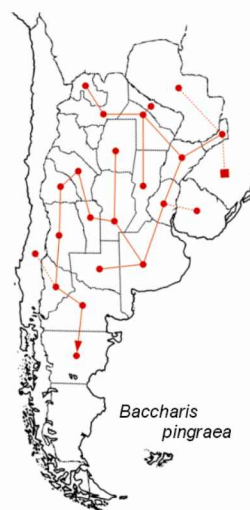
Tropical - austral



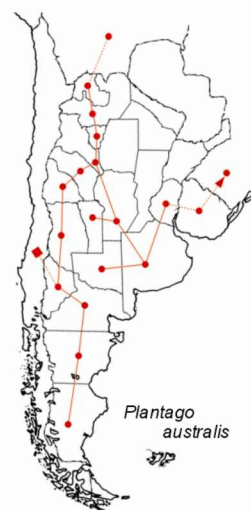
Austral - tropical



Tropical - andino - austral



Austral - andino - tropical



un trazo compuesto tropical–andino–austral y otros tres, un trazo compuesto austral–andino–tropical (ver Figura 7). Adicionalmente, 58 trazos individuales relacionan las tres floras formando estructuras diversas. Morrone (2004b) interpreta que la Zona de Transición Sudamericana a más de sostener una flora xerófila propia –homologable en su porción argentina al trazo generalizado andino de nuestro modelo regional– enlaza elementos florísticos neotropicales y australes que transgredieron sus distribuciones originales como respuestas a los cambios climáticos del terciario y el pleistoceno. Esta interpretación podría involucrar diversos desplazamientos de las especies de manera más o menos irregular, lo que daría cuenta de las variantes en las estructuras de ocupación del espacio y la ausencia de un único patrón de transición entre las biotas tropicales y las australes.

Finalmente, 19 trazos individuales muestran estructuras espaciales más o menos complejas y peculiares, con escaso ajuste al modelo aquí aplicado (ver Figura 7).

Consideraciones finales

Aunque sin constituir una rigurosa puesta a prueba de la sistematización

biogeográfica de Morrone (2004a), el análisis desarrollado aquí ha permitido contrastar con una aproximación formal e independiente la robustez de esa clasificación en lo que corresponde a la flora de la fracción argentina y el ajuste de sus predicciones en el nivel local. Aun con las limitaciones que impone la falta de datos y los cuestionamientos que pueden hacerse al procedimiento –incluido, por ejemplo, el uso de unidades de muestra no naturales ni sistemáticas sino políticas (cf. Márquez, Real y Vargas 2001)–, este contraste es una diferencia significativa con respecto a la aplicación acrítica de cualquier sistema biogeográfico general.

En cuanto al estudio de caso en sí mismo, nuestro análisis revela una estructura regional no azarosa de la flora de la Reserva El Destino y la preponderancia de elementos tropicales en su composición, pero también la incidencia de elementos australes y andinos o de transición. Aunque estos resultados no agotan la comprensión de la organización fitogeográfica de esta área, ponen de manifiesto la complejidad histórica y geográfica del ensamblaje regional de su flora y abren interrogantes sobre su posible repercusión en el nivel de la comunidad y los ensambles locales.

REFERENCIAS

- Brown JH. 1995. *Macroecology*. University of Chicago; Chicago.
- Brummitt RK. 2001. *World geographical scheme for recording plant distributions*. Second edition. Plant taxonomic database standards 2; International Working Group on Taxonomic Databases; Hunt Institute for Botanical Documentation; Pittsburgh.
- Cabrera ÁL. 1951. Territorios fitogeográficos de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 4: 21–65.

- Cabrera ÁL. 1953. Esquema fitogeográfico de la República Argentina. *Revista del Museo Eva Perón, Botánica*, 8: 87–168.
- Cabrera ÁL. 1958. Fitogeografía. En: de Aparicio F y Difrieri HA (Eds) “La Argentina. Suma de geografía”; Tomo 3; Peuser; Buenos Aires; pp. 101–207.
- Cabrera ÁL (Ed). 1963–70. *Flora de la Provincia de Buenos Aires*. Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria; INTA; Buenos Aires.

- Cabrera ÁL. 1968. Vegetación de la provincia de Buenos Aires. En: Cabrera ÁL (Ed) "Flora de la provincia de Buenos Aires". Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria; Tomo 4; Parte 1; INTA; Buenos Aires.
- Cabrera ÁL. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 14: 1–42.
- Cabrera ÁL. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. En: Kugler WF (Ed) "Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería"; Tomo 2; Fascículo 1; Segunda edición; Acme; Buenos Aires.
- Cabrera ÁL. 1994. Regiones fitogeográficas argentinas. En: Kugler WF (Ed) "Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería"; Tomo 2; Fascículo 1; Segunda edición; Primera reimpresión; Acme; Buenos Aires.
- Cabrera ÁL y Willink A. 1973. Biogeografía de América Latina. Monografía 13; Serie de biología; Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos; Washington DC.
- Cabrera ÁL y Willink A. 1980. Biogeografía de América Latina. Segunda edición corregida; Monografía 13; Serie de biología; Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos; Washington DC.
- Cabrera ÁL y Zardini EM. 1978. Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires. Acme; Buenos Aires.
- Chaneton EJ et al. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. Biological Invasions 4: 7–24.
- Chaneton EJ, Perelman S y León RJC. 2005. Floristic heterogeneity of Flooding Pampa grasslands: a multiscale análisis. Plant Biosystems 139: 245–254.
- Chesson PL y Case TJ. 1986. Overview: nonequilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence. En: Diamond J y Case TJ (Eds) "Community Ecology"; Harper & Row; pp. 229–239.
- Clements FE. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Publication 242; Carnegie Institution of Washington; Washington DC.
- Connor EF y Simberloff D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? Ecology 60: 1132–1140.
- Cox CB. 2001. The biogeographic regions reconsidered. Journal of Biogeography 28: 511–523.
- Craw R. 1989. Quantitative panbiogeography: introduction to methods. New Zealand Journal of Zoology 16: 485–494.
- Craw RC, Grehan JR y Heads MJ. 1999. Panbiogeography: tracking the history of life. Oxford Biogeography Series; Number 11; Oxford University Press; Nueva York.
- Crisci JV. 2001. The voice of historical biogeography. Journal of Biogeography 28: 157–168.
- Croizat L. 1958. Panbiogeography. Publicado por el autor; Caracas.
- Darwin C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or, the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray; London.
- Engler A. 1899. Die Entwicklung der Pflanzengeographie in den letzten hundert Jahren und weitere Aufgaben derselben. A von Humboldt Centenarschrift; Gesellschaft für Erdkunde; WH Kühl; Berlin.
- Engler A. 1936. Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde. En: Diels L (Ed) "A Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien"; Elfte Auflage; Gebrüder Borntraeger; Berlin; pp. 374–386.
- Forbes E. 1845. On the geological relations of the existing fauna and flora of the British Isles. Lecture at the British Association meeting at Cambridge.
- Gotelli NJ. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. Ecology 81: 2606–2621.
- Gotelli NJ. 2001. Research frontiers in null model analysis. Global Ecology & Biogeography 10: 337–343.
- Gotelli NJ y Entsminger GL. 2001. EcoSim: null models software for ecology; Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>
- Grehan JR. 1991. Panbiogeography 1981–91: development of an earth/life synthesis. Progress in Physical Geography 15: 331–363.
- Grehan JR. 2000. Panbiogeografía 1981–2000: desarrollo de una síntesis tierra/vida. Anartia 10: 1–42.
- Hausdorf B y Hennig C. 2003. Biotic Element Analysis in Biogeography. Systematic Biology 52: 717–723.
- Henderson IM. 1989. Quantitative panbiogeography: an investigation into concepts and methods. New Zealand Journal of Zoology 16: 495–510.

- Hooker JD. 1853. Introductory essay to the flora of New Zealand. London.
- Hooker JD. 1866. Insular floras. Lecture at the British Association meeting at Nottingham.
- Manly BFJ. 1995. A note on the analysis of species co-occurrences. *Ecology* 76: 1109–1115.
- Márquez AL, Real R y Vargas JM. 2001. Methods for comparison of biotic regionalizations: the case of pteridophytes in the Iberian Peninsula. *Ecography* 24: 659–670.
- Mast AR y Nyffeler R. 2003. Using a null model to recognize significant co-occurrence prior to identifying candidate areas of endemism. *Systematic Biology* 52: 271–280.
- Mattick F. 1964. Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde. En: Melchior H (Ed) "A Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien"; 2 Band; Zwölfte Auflage; Gebrüder Borntraeger; Berlin; pp. 626–629.
- Morrone JJ. 1999. Presentación preliminar de un nuevo esquema biogeográfico de América del Sur. *Biogeographica* 75: 1-16.
- Morrone JJ. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. Manuales y Tesis de la Sociedad Entomológica Aragonesa; Volumen 3; Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo; Oficina Regional de Ciencia y Tecnología para América Latina y el Caribe (UNESCO); Sociedad Entomológica Aragonesa; Zaragoza.
- Morrone JJ. 2002a. Biogeographic regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography* 29: 149-152.
- Morrone JJ. 2002b. El espectro del dispersalismo: de los Centros de Origen a las Áreas Ancestrales. *Revista de la Sociedad Entomológica de Argentina* 61: 1-14.
- Morrone JJ. 2004a. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 48: 149-162.
- Morrone JJ. 2004b. La zona de transición sudamericana: caracterización y relevancia evolutiva. *Acta Entomológica Chilena* 28: 41-50.
- Morrone JJ y Crisci JV. 1990. Panbiogeografía: fundamentos y métodos. *Evolución biológica* 4: 119–140.
- Rapoport EH. 1996. The flora of Buenos Aires: low richness or mass extinction? *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 22: 217–242.
- Ricklefs RE y Schluter D. 1993. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago; Chicago.
- Sánchez Osés C y Pérez-Hernández R. 1998. Revisión histórica de las subdivisiones biogeográficas de la Región Neotropical, con especial énfasis en Suramérica. *Montalbán* 31: 169–210.
- Söyrinki N. 1991. On the alien flora of the province of Buenos Aires, Argentina. *Annales Botanici Fennici* 28: 59–79.
- Stone L y Roberts A. 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85: 74–79.
- Takhtajan A. 1986. Floristic regions of the world. University of California; Berkeley.
- Zuloaga FO y Morrone O (Eds). 1996. Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina I; Pteridophyta, Gymnospermae y Angiospermae (Monocotyledoneae). Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden; Volume 60; Missouri Botanical Garden Press; Saint Louis.
- Zuloaga FO y Morrone O (Eds). 1999. Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina II; Dicotyledoneae. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden; Volume 74; Missouri Botanical Garden Press; Saint Louis.
- Zuloaga FO, Morrone O y Rodríguez D. 1999. Análisis de la biodiversidad en plantas vasculares de la Argentina. *Kurtziana* 27: 17–167.
- Zuloaga FO et al. 1994. Catálogo de la Familia Poaceae en la República Argentina. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden; Volume 47; Missouri Botanical Garden Press; Saint Louis.

* Partes de este capítulo han sido publicadas en:

Cagnoni M, Faggi AM y Ribichich A. 1995. Carta de vegetación de la Reserva El Destino. *Contribuciones Científicas de la Sociedad Argentina de Estudios Geográficos*: 21-28.

Cagnoni M, Faggi AM y Ribichich A. 1996. La vegetación de la Reserva El Destino (partido de Magdalena, provincia de Buenos Aires). *Parodiana* 9: 25–44.

Ribichich AM. 2002. El modelo clásico de la fitogeografía de Argentina: un análisis crítico. *Interciencia* 27: 669-675, 715-716.

PRIMERA PARTE: CARACTERIZACIÓN DE LOS ENSAMBLES FLORÍSTICOS

CAPÍTULO 2: ESTRUCTURA LOCAL *

INTRODUCCIÓN

Un modelo conceptual de dinámica comunitaria

De acuerdo con una noción común, aunque controvertida (McCoy y Shrader-Frechette 1994), una comunidad de plantas puede ser definida como el conjunto de especies co-ocurrentes en espacio y tiempo. La dinámica comunitaria puede ser entendida como el cambio en las estructuras de ocurrencias específicas de los ensambles de especies a través del tiempo en una variedad de escalas locales, entre el nivel de paisaje y los niveles menores (Parker y Pickett 1998). En consecuencia, se puede suponer que los cambios estructurales –las discontinuidades espaciales y temporales en la presencia de las especies– reflejan los procesos subyacentes. En términos generales, las ideas más o menos tradicionales sobre el enlace entre estructuras y procesos de la organización comunitaria de plantas se asientan en una de dos concepciones extremas, cuyos rudimentos son: 1) los diversos fragmentos del ambiente local son colonizados por diferentes acervos de especies que diversifican sus nichos a través de la competencia y forman diferentes ensambles saturados, en equilibrio; 2) cada ambiente regional es ocupado por un acervo de especies que localmente se establecen por azar y forman diferentes ensambles insaturados, en no-equilibrio (Crawley 1986; Wilson 1990).

Componiendo las posiciones más radicales, la estructuración comunitaria puede ser concebida a partir de una comunidad nula (Zobel 1992), una comunidad hipotética inalterada que ocupa un ambiente homogéneo y contiene un acervo completo de especies de la región. El concepto de comunidad nula connota una abstracción espacio-temporal sobre la dinámica comunitaria según la cual los acervos locales y los ensambles locales observados se estructuran a partir del acervo regional inicial de especies mediante procesos de ensamblaje (Zobel 1992, 1997). Esta noción revierte la exigencia clásica de explicar cómo se mantienen la riqueza y la coexistencia de especies (Wilson 1990) a la necesidad de elucidar cómo se reduce la riqueza en el nivel local (Zobel 1992). Los procesos de ensamblaje pueden ser considerados como análogos de los procesos evolutivos (Keddy 1992, Schluter y Ricklefs 1993) que afectan las estructuras comunitarias en lugar de las estructuras poblacionales y la composición de especies en lugar de la distribución de caracteres. En principio, se atribuyó importancia fundamental a los factores determinísticos –análogos de la selección natural– como la exclusión competitiva (Diamond 1975) y las restricciones ambientales (Keddy 1992), en tanto que se asignó un rol débil al azar (Diamond 1975). A tono con el aumento de los cuestionamientos a los paradigmas basados en la noción de equilibrio, los factores no determinísticos –análogos de la deriva genética– como los eventos históricos

azarosos independientes comenzaron a ser tenidos en cuenta como fuerzas importantes en la dinámica comunitaria (Connor y Simberloff 1979, Schluter y Ricklefs 1993, Samuels y Drake 1997). Recientemente, una noción de contingencia histórica, entendida como el impacto acumulado de diversos procesos a varias escalas espaciales a través del tiempo (Parker y Pickett 1998), fue desarrollada dentro de una concepción más comprensiva de la dinámica comunitaria, que es percibida como la resultante de diversos procesos de ensamblaje, tanto determinísticos como no-determinísticos, anidados secuencialmente. De acuerdo con este marco teórico, la única característica relevante que un factor debe tener para afectar el ensamblaje comunitario es una influencia diferencial sobre las especies del acervo original. Este supuesto implica que los procesos de ensamblaje determinan la organización comunitaria a través de respuestas conjuntas de elencos de especies con similares susceptibilidades a distintos factores. Las respuestas más simples y extremas que pueden esperarse de las especies son las exclusiones y los reclutamientos. La contingencia histórica implica que las especies se organizan una y otra vez a través del tiempo en orden a sus tolerancias diferenciales a los impactos de los sucesivos factores.

El estudio de las comunidades reales

Para las comunidades reales de plantas, una dinámica de eventos de ensamblaje acumulados supone una estructura espacio-temporal de ensambles transitorios de especies reordenándose desde el acervo común inicial hasta una suite de ensambles comunitarios observables en el presente. La caracterización de la estructura de las co-ocurrencias específicas en la suite de ensambles observados es entonces un

primer paso lógico hacia la comprensión de la organización comunitaria en el nivel local (Gotelli and McCabe 2002). La primera dificultad práctica consiste en decidir qué grupo de ensambles presumiblemente forma una suite, en el sentido de ser un conjunto de unidades plausiblemente relacionadas por una organización común. Los análisis más tradicionales de co-ocurrencias de especies están hechos sobre archipiélagos, tomando el conjunto de islas. En hábitat continental, más o menos continuo, no parece haber un criterio general y sencillo para la delimitación, sino evaluaciones de caso. En cuanto al análisis de la estructura de las co-ocurrencias en sí, existe en la actualidad una importante batería de modelos nulos que pueden ser usados para poner a prueba la aleatoriedad de las presencias de las especies en ensambles comunitarios. El uso de modelos nulos para este tipo de análisis ciertamente tiene una vieja historia de controversias, que abarcan cuestionamientos de índole tanto filosófica como estadística. Actualmente, la polémica persiste principalmente en torno a los detalles de construcción de los modelos, pero el concepto de modelo nulo en sí y los algoritmos bien evaluados son ahora normalmente vistos como herramientas útiles para revelar patrones en las comunidades naturales (Gotelli 2001). En los ensambles reales, la independencia de las ocurrencias específicas sugiere una colonización aleatoria de las especies desde el acervo original. En cambio, la co-ocurrencia no-azarosa de las especies sugiere que otras restricciones más allá del azar tendieron a limitar que algunas especies se encuentren juntas (Gotelli 2000). En este caso, el siguiente paso lógico es dar cuenta de la organización observada, es decir, formular hipótesis de trabajo acerca de cómo fue formada la estructura y cuáles restricciones actuaron. Desafortunadamente, para las comuni-

dades reales inferir hacia el pasado para implicar las causas de las estructuras observadas puede ser tan difícil como predecir los resultados de secuencias de ensamblaje. Los procesos cuyos resultados son predecibles en experimentos altamente controlados o en razón de la teoría se vuelven erráticos cuando co-actúan con la miríada de factores que operan en la naturaleza (Samuels y Drake 1997). En este escenario, ¿cómo operar sobre la brecha que se produce entre la detección de una estructura comunitaria no-azarosa y la formulación de hipótesis operativas sobre el ensamblaje de las especies?

Una propuesta metodológica

La cladística es una aproximación general a la organización jerárquica de unidades relacionadas por un origen común y caracterizadas por atributos comparables. La metodología cladística es principalmente usada en Biología Evolutiva, Sistemática y Biogeografía, pero también ha sido aplicada en otras disciplinas (Scotland 1992), incluyendo la Ecología de Comunidades (Lambshead y Paterson 1986; Bellan-Santini, Dauvin y Bellan 1994; Nel et al. 1998). El corazón filosófico de la cladística, su distinción con respecto a las aproximaciones por similitud global, reside en la idea de que el origen compartido es la explicación más simple para la similitud entre unidades. En consecuencia, el análisis de parsimonia, la técnica cladística más utilizada, asigna significado informativo solamente a los cambios conjuntos en los estados de los atributos, es decir, aquellos cambios que son exclusivamente compartidos por un conjunto de unidades. A su turno, estos cambios son entendidos como signos de origen común o monofilia. La parsimonia encuentra las estructuras jerárquicas de

relaciones de similitud por origen que requieren los mínimos cambios de estado en los atributos, desde el ancestro común hasta las unidades terminales. De esta forma, la parsimonia muestra aquellas hipótesis de relaciones entre los descendientes de un ancestro que son menos contradichas por la distribución de los estados de los atributos encontrados en las unidades observadas. Este análisis no requiere información o supuestos específicos sobre los mecanismos de cambio. Por ejemplo, cuando la parsimonia es aplicada en Biología Evolutiva, los supuestos implícitos reflejan solo amplias propiedades de los procesos evolutivos, los mismos no conciernen a mecanismos evolutivos particulares o a tasas de cambio (Sober 1983, Kluge 1984). De acuerdo con estas características, la parsimonia cladística filosóficamente y metodológicamente ajusta con los supuestos del modelo de organización comunitaria presentado más arriba, que en síntesis fusiona: 1) la noción de comunidad nula como acervo primario putativo de especies; 2) la idea de que los procesos de ensamblaje comunitario operan mediante cambios conjuntos de ocurrencias de las especies a través del tiempo; 3) la inferencia de que tal dinámica comunitaria genera una estructura espacio-temporal de ensambles transitorios caracterizados por sus elencos de especies; y 4) la percepción de cada suite observada de ensambles comunitarios como la suite de unidades terminales actuales de tal estructura de ensamblaje. En consecuencia, propongo que la parsimonia cladística es útil para reconstruir la estructura de ensamblaje e inferir los eventos cruciales de ensamblaje de cualquier suite de ensambles comunitarios reales relacionados por un acervo común de especies. Por eventos cruciales, defino a aquellos cambios que efectivamente han dejado una marca en la estructura actual. Como corolario,

entiendo que el análisis de parsimonia puede proveer una base adecuada para formular hipótesis operativas sobre la organización comunitaria.

En este capítulo, analizo la estructura de los ensamblajes comunitarios de plantas de la Reserva El Destino (ver el prólogo de esta tesis) a través de la aplicación de las ideas desarrolladas arriba. Como punto de partida, ensayo una caracterización general de la estructura de paisaje de la reserva, dirigida a delimitar conjuntos de ensamblajes plausiblemente relacionados por una organización conjunta. En segundo lugar, pongo a prueba la independencia de las ocurrencias de las especies en cada conjunto. Finalmente, conforme se detecta co-ocurrencia no-azarosa de las especies, exploro posibles reconstrucciones parsimoniosas del ensamblaje comunitario.

MATERIALES Y MÉTODOS

Análisis de la estructura del paisaje de la reserva

El concepto moderno de paisaje refiere a conjuntos de mosaicos bióticos cuya estabilidad puede variar en el tiempo y el espacio. Bajo la percepción actual, la historia, las condiciones ambientales, los disturbios y las características de las vecindades operan selectivamente sobre el paisaje y, como resultado, generan una estructura heterogénea de fragmentos bióticos que presentan distintos grados de relación estructural e interacción funcional (de Blois, Domon y Bouchard 2002). La más sencilla aproximación operativa a la estructura de un paisaje consiste en clasificar y cartografiar sus unidades. Este procedimiento suele asociarse a la idea tradicional según la cual se espera que

ambientes similares sostengan ensamblajes bióticos similares y que los cambios en la riqueza y la composición de especies se deban a cambios en las condiciones ambientales. Esto puede ocurrir, pero no necesariamente es así y, en particular cuando el sistema está sometido a alto disturbio, las configuraciones pueden resultar muy complejas. También puede ocurrir que la diferencia de historias, las interacciones de efectos y los impactos acumulados condicionen diferencialmente las estructuras de distintos fragmentos bióticos sobre la misma base abiótica. Aun así, esta aproximación permite el reconocimiento específico de entidades ecológicas como características espaciales del paisaje y constituye un buen primer paso en la comprensión de las interrelaciones entre la estructura del paisaje y los procesos ecológicos (de Blois, Domon y Bouchard 2002).

Para clasificar y caracterizar el paisaje de El Destino, combiné información preexistente sobre la geología (Frenguelli 1957, Tricart 1973, Cavallotto 1996, 2002), la fisiografía (León, Burkart y Movia 1979), los suelos (Sánchez et al. 1976) y la vegetación de la zona (Vervoort 1967; León, Burkart y Movia 1979) con la observación de fotografías aéreas del lugar con escala 1:50.000, tomadas por el Servicio Nacional de Hidrografía Naval, y la exploración a pie de toda el área. Integré esta información con el criterio de delimitar unidades plausiblemente organizadas a partir de un acervo inicial de especies en común. A modo de puesta a prueba de las hipótesis resultantes, apliqué una prueba por simulación al azar de χ^2 -cuadrado de independencia (Gotelli y Entsminger 2001a) entre los ensamblajes comunitarios (ver apartado siguiente) comprendidos en cada unidad y los patrones de distribución geográfica de las especies que los componen (ver el capítulo uno

de esta tesis), para lo cual clasifiqué sus trazos geográficos en 26 variantes estructurales (ver el apéndice 1). La hipótesis de independencia equivale a suponer que las relaciones de frecuencias de los distintos tipos de trazos geográficos (filas) son las mismas en los distintos ensambles (columnas), es decir, que el acervo fitogeográfico es el mismo para los diferentes ensambles. Bajo esta hipótesis nula, los valores esperados en cada celda de la matriz resultan del producto de los totales marginales correspondientes dividido el total de observaciones. El procedimiento de la prueba consiste en realizar un número de simulaciones; en este caso hice 1000; en cada una de las cuales las observaciones son distribuidas por sorteo aleatorio e independiente en las celdas de la matriz, atribuyendo a cada celda ij una probabilidad $p_{ij} = (R_i)(C_j)/N^2$ de recibir una observación, donde R_i es el total de la fila i , C_j es el total de la columna j y N es el total de observaciones. De esta forma, el promedio de observaciones simuladas para cada celda de la matriz es igual al valor esperado para la celda bajo la hipótesis nula. Para establecer la significación del ajuste, se calculan y comparan un estadístico chi-cuadrado de desviación entre los valores observados y los valores esperados bajo la hipótesis nula, CSD_{obs} , y un estadístico chi-cuadrado de desviación entre los valores simulados y los valores esperados bajo la hipótesis nula, CSD_{sim} , para cada matriz simulada.

$$CSD_{obs} = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^s ((obs_{ij} - esp_{ij})^2 / esp_{ij})$$

n = número de filas (tipos de trazos geográficos) en la matriz, s = número de columnas (ensambles comunitarios), obs_{ij} = frecuencia observada del trazo i en el ensamble j , esp_{ij} = frecuencia

esperada del trazo i en el ensamble j bajo la hipótesis nula.

El ajuste a la hipótesis nula radica en la probabilidad del CSD_{obs} bajo la distribución de los CSD_{sim} . Si el CSD_{obs} es significativamente mayor que los valores de los CSD_{sim} , las desviaciones de los datos observados respecto a los esperados son mayores que las que pueden explicarse por azar solamente. Si el CSD_{obs} es significativamente pequeño, las desviaciones de los datos observados respecto a los esperados son menores que las que pueden esperarse por efecto del azar. Si el CSD_{obs} no está en ninguno de los extremos de la distribución de los CSD_{sim} , las desviaciones de los datos observados respecto a los esperados son del orden de las que pueden esperarse por azar. Esta prueba tiene dos ventajas sobre la prueba convencional estadística de chi-cuadrado de independencia (Sokal y Rohlf 1995): no es sensible a valores esperados pequeños y no requiere especificación de grados de libertad (Gotelli y Entsminger 2001a). Desarrollé todo el procedimiento mediante el módulo de pruebas estándar del programa EcoSim (Gotelli y Entsminger 2001b).

Determinación de los ensambles comunitarios

Los fragmentos de vegetación con fisonomía homogénea fueron estudiados y agrupados en ensambles comunitarios mediante la aplicación de la técnica fitosociológica (Braun-Blanquet 1979). Como unidades de muestra, se utilizaron parcelas de 10x10 metros en los fragmentos dominados por hierbas y parcelas de 25x25 metros en los dominados por plantas leñosas. El tamaño de las muestras y la ubicación de las unidades de muestra fueron decididos subjetivamente, teniendo en

cuenta la extensión total, la accesibilidad y los riesgos (por ejemplo, presencia de víboras) que ofrecía cada sitio. Las muestras de plantas y los datos de abundancia fueron tomados en tres períodos anuales consecutivos, durante los meses de agosto a marzo. Los ejemplares fueron herborizados y determinados en laboratorio mediante la Flora de la Provincia de Buenos Aires (Cabrera 1963–70) y el Manual de la Flora de la Provincia de Buenos Aires (Cabrera y Zardini 1978). Actualicé la taxonomía (ver el capítulo uno de esta tesis) siguiendo el criterio de los catálogos de flora argentina de Zuloaga y Morrone (1996, 1999) y Zuloaga et al. (1994).

Análisis de independencia de las ocurrencias de las especies en los ensambles

Para cada conjunto de ensambles comunitarios plausiblemente relacionados por una organización conjunta, construí una matriz de ocurrencias de especies (filas) por ensamble (columnas), con valores de entrada 1 y 0 representando respectivamente presencia y ausencia de cada especie en cada ensamble. Para poner a prueba la aleatoriedad de las ocurrencias apliqué un modelo nulo (Gotelli 2000). El procedimiento se inicia midiendo la segregación de las especies en los ensambles observados. En este caso, utilicé el índice C score (Stone y Roberts 1990):

$$C \text{ score} = \frac{\sum_{i=1}^{R-1} \sum_{k=i+1}^R (S_i - Q_{i,k})(S_k - Q_{i,k})}{((R)(R-1)/2)}$$

R = número de filas (especies) en la matriz, S_x = total de la fila x, $Q_{i,k}$ = número de ensambles comunitarios en los cuales ambas especies del par comparado están presentes.

Luego se sortean al azar las entradas de la matriz observada. Aquí utilicé el algoritmo de Manly (1995) modificado por Gotelli (2000) para producir 5000 matrices simuladas según el modelo nulo de Connor y Simberloff (1979) que mantiene la riqueza observada en los ensambles y la frecuencia observada de las especies. Finalmente, se calcula el índice de segregación elegido para cada matriz resultante. El rango abarcado por los índices simulados es el de los valores esperados para el índice observado siempre que la hipótesis nula sea verdadera. El criterio convencional es refutar la hipótesis de aleatoriedad de las ocurrencias cuando la probabilidad del índice observado o mayor bajo la distribución de frecuencias relativas de los índices simulados es menor que 0,05. Desarrollé todo el procedimiento mediante el módulo de co-ocurrencia del programa EcoSim (Gotelli y Entsminger 2001b). La combinación índice–modelo nulo–algoritmo de sorteo que utilicé aquí es altamente confiable de no producir falsos resultados significativos y no significativos (errores estadísticos Tipo I y Tipo II respectivamente) y puede rebelar patrones de ocurrencias de especies coherentes con co-ocurrencia y segregación mediadas por competencia, factores ambientales o históricos (Gotelli 2000, Gotelli y McCabe 2002).

Análisis de parsimonia de las ocurrencias de las especies

Uno de los criterios más simples de parsimonia es la llamada parsimonia de Fitch (Kitching 1992). Esta técnica opera sobre atributos codificados en estados discretos, medidos en cada unidad de un conjunto que comparte un origen común. Cuando la parsimonia de Fitch es usada con atributos binarios, con estados 0 y 1, se permite que los estados cambien de 0 a 1 o viceversa.

El procedimiento permite hallar los cladogramas más parsimoniosos, es decir, los diagramas de ramas que describen la distribución observada de los estados de los atributos relacionando las unidades estudiadas mediante la mínima cantidad necesaria de cambios a partir de predecesores hipotéticos. La dirección general de cambio debe ser determinada de manera que las secuencias de ramificación de los cladogramas queden ordenadas temporalmente o polarizadas. El criterio más aceptado para determinar la dirección general de cambio es la comparación con grupos externos (Kitching 1992). El procedimiento consiste en agregar al análisis unidades terminales (en Biología Evolutiva, taxones) que no son parte del grupo estudiado, llamado el grupo interno, pero con las que se supone verosímilmente que éste tiene una relación bastante próxima, tanto como para asumir un ancestro común cercano. Los árboles son polarizados mediante el enraizado en el predecesor común hipotético de los grupos externos y el grupo interno, siempre que el grupo interno resulte realmente monofilético (Goloboff 1998). Otro criterio de polarización consiste en usar modelos a priori de cambios de estado (Kitching 1992). Operativamente, una combinación de ambos criterios se puede aplicar usando solo un grupo externo hipotético, suponiendo que éste presenta cada atributo en estado primitivo, y tomando esta unidad hipotética en sí misma como raíz de los árboles. Una vez que las topologías de los árboles más parsimoniosos son encontradas y enraizadas, los arreglos más parsimoniosos de cambios de estado de los atributos pueden ser dispuestos sobre los árboles mediante un procedimiento de optimización que define los estados de los atributos de los predecesores hipotéticos, ubicados en los nodos de los árboles (Kitching 1992). En la

aplicación de este procedimiento pueden aparecer ambigüedades pero, siempre que la raíz de los árboles posea el estado primitivo putativo para cada atributo, las mismas pueden ser resueltas. Esto se logra asumiendo un predominio ya sea de aquellos cambios que pueden ser considerados como basales, acelerados o consecutivos o bien de los cambios que pueden ser considerados como distales, retrasados o paralelos (en Biología Evolutiva, reversiones y paralelismos, respectivamente).

Para cada conjunto de ensamblajes comunitarios plausiblemente relacionados por una organización conjunta, construí una matriz de ocurrencias de especies (columnas) por ensamble (filas), con valores de entrada 1 y 0 representando respectivamente presencia y ausencia de cada especie en cada ensamble, a la que le agregué una fila para representar una comunidad externa hipotética y una columna para representar la composición de especies correspondiente. Consideré que todas las especies presentes en cada conjunto de ensamblajes observados estaban presentes en esa comunidad hipotética. Apliqué parsimonia de Fitch a cada matriz, tomando la comunidad hipotética como raíz de los cladogramas. La racionalidad de este proceder fue configurar el supuesto acervo original de especies en común del grupo interno en estudio como su comunidad nula putativa, en el sentido de Zobel (1992, 1997). Realicé el análisis mediante el programa NONA (Goloboff 1999) abierto a través del programa WinClada (Nixon 1999–2002). Los árboles con las topologías más parsimoniosas fueron buscados por el método heurístico de intercambio de ramas por bisección y reconexión, comenzando con 50 árboles creados a través de secuencias azarosas de adición de unidades y manteniendo en la memoria 20 árboles en

cada réplica. Los arreglos más parsimoniosos de las ocurrencias de las especies fueron buscados aplicando una optimización.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Estructura del paisaje y ensambles comunitarios de la reserva

La configuración de paisajes naturales de la Reserva El Destino puede entenderse como un arreglo sucesivo de unidades desde la tierra interior hacia la ribera del Río de la Plata. En este sentido, y teniendo en cuenta la posible organización a partir de un acervo inicial de especies en común, propongo tres grandes unidades de paisaje: estepa de llanura alta, complejo estepa de llanura baja-bosque xerofítico de banco y pantano de planicie costera (Figura 1), que caracterizo a continuación. Adicionalmente, el conjunto de forestaciones y construcciones humanas que aparecen dispuestas en forma más o menos continua entre el complejo estepa de llanura baja-bosque xerofítico de banco y el pantano de planicie costera (Figura 1) puede ser considerado otra unidad del paisaje de El Destino. Por tratarse de una unidad radicalmente modificada por las actividades humanas, no la caracterizo, ni la analizo.

Estepa de llanura alta

Corresponde a la unidad de paisaje “llanura ondulada” de León, Burkart y Movia (1979). Comprende dos subunidades.

Estepa de llanura interior – Esta subunidad fisiográfica ocupa la franja tierra adentro de la Reserva El Destino que supera la cota de 7,5 metros. Está asentada sobre sedimentos limosos de

origen continental depositados en el Pleistoceno (formación Ensenada; Cavallotto 1996). Corresponde a la unidad fisiográfica “cumbres planoconvexas de la divisoria principal” de León, Burkart y Movia (1979). Su suelo es un Vertisol (International Society of Soil Science, International Soil Reference and Information Centre y Food and Agriculture Organization of the United Nations –ISSS, ISRIC y FAO– 1998) y queda comprendido en la unidad cartográfica de suelos generados sobre depósitos de origen continental “C2” de Sánchez et al. (1976). El perfil típico de esta unidad de suelo muestra un fuerte desarrollo, con secuencia dominante de horizontes A₁, B_{2t}, B₃, C. El horizonte A₁ es gris muy oscuro, tiene entre 10 y 20 cm de espesor, estructura en bloques subangulares, textura arcillo-limosa, reacción moderada a ligeramente ácida, alta capacidad de intercambio catiónico, alto grado de saturación con bases y alto contenido de materia orgánica. El horizonte B_{2t} es gris oscuro con permeabilidad lenta a muy lenta, estructura prismática, textura arcillosa, reacción ligeramente ácida a neutra, muy alta capacidad de intercambio catiónico y alto grado de saturación con bases. El horizonte C es pardo claro, aparece entre los 110 y los 150 cm, tiene estructura masiva con abundantes concreciones calcáreas y textura franco-arcillosa a arcilloso-limosa. Este suelo drena imperfectamente y presenta agrietamientos desde su superficie, especialmente en verano. Tiene muy baja salinidad. En esta subunidad se pueden reconocer dos comunidades o ensambles locales de plantas (Tabla 1). La vegetación dominante es de estepa, más o menos densa, de hierbas altas y robustas. En algunos sitios codominan algunos arbustos bajos y la estepa aparece más abierta. El disturbio más importante es el pastoreo de ganado.

Estepa de llanura intermedia – Esta subunidad fisiográfica ocupa la franja de la Reserva El Destino comprendida entre las cotas de 7,5 y 5 metros aproximadamente. Está asentada fundamentalmente sobre sedimentos limosos de origen continental depositados en el Pleistoceno (formación Ensenada; Cavallotto 1996). Corresponde, en partes, a las unidades fisiográficas “cumbres plano-convexas de la divisoria principal” y “laderas al norte de la divisoria principal formando una explanada, sobre conchilla consolidada, de pendiente muy suave hacia el Río de la Plata” de León, Burkart y Movia (1979 – ver el mapa fisiográfico y confrontarlo con la página 27 del texto). Su suelo es un Solonetz (ISSS, ISRIC y FAO 1998) y queda comprendido en la unidad cartográfica “C3” de Sánchez et al. (1976). El perfil típico de esta unidad de suelo muestra un fuerte a muy fuerte desarrollo, con secuencia de horizontes A₁, B_{2t}, B₃, C, aunque frecuentemente con un A₂. Los horizontes superficiales son pardos grisáceos, tienen entre 5 y 25 cm de espesor, estructura en bloques subangulares, textura franco-limosa a franco-arcillosa, reacción ligeramente ácida a moderadamente alcalina, moderadamente alta a alta capacidad de intercambio catiónico, alto grado de saturación con bases y un contenido moderadamente alto de materia orgánica. El horizonte B_{2t} es gris muy oscuro con permeabilidad lenta, estructura columnar, textura franco-arcillo-limosa a arcillosa, reacción moderada a fuertemente alcalina, alta a muy alta capacidad de intercambio catiónico y alto grado de saturación con bases. En este horizonte es común la presencia de cutanes, moteados y concreciones de hierro-manganeso. El horizonte C es pardo claro, aparece entre los 80 y los 140 cm, tiene estructura masiva con abundantes concreciones calcáreas y textura franco-limosa. Este suelo tiene

baja a alta salinidad. En esta subunidad se pueden reconocer dos comunidades (Tabla 1). La vegetación dominante es de pradera o estepa densa de hierbas halófilas. El disturbio más importante es el pastoreo de ganado.

Estepa de llanura baja – Bosque xerofítico de banco

Estepa de llanura baja – Esta subunidad fisiográfica ocupa la franja de la Reserva El Destino comprendida entre las cotas de 5 y 2,5 metros aproximadamente. Está asentada sobre limos arenoso-arcillosos de origen marino, depositados entre el Holoceno inferior y el Holoceno superior (formaciones Arroyo Espinillo y Las Escobas, Cavallotto 1996). Esta subunidad ocupa la mayor fracción de área de la reserva (Figura 1). Comprende una llanura continua, que nace en la cota de 5 m, y se disgrega, hacia la cota de 2,5 m, en fragmentos elongados subparalelos a la ribera del Río de la Plata. El conjunto puede ser interpretado como la zona intermareal y las líneas secuenciales de costa que habrían sido generadas en un ambiente litoral mixohalino por una transgresión máxima del mar sobre el continente seguida de regresión con intensa erosión durante el Holoceno (Cavallotto 1996, 2002). La llanura continua corresponde a la unidad de paisaje “antigua albufera” de León, Burkart y Movia (1979) y el conjunto de fragmentos de llanura corresponde a parte de la unidad fisiográfica “complejo de cordones de conchillas poco consolidada”, de la unidad de paisaje “litoral estuárico” de León, Burkart y Movia (1979). El suelo predominante de la llanura continua es un Solonetz (ISSS, ISRIC y FAO 1998) y queda comprendido en la unidad cartográfica de suelos generados sobre depósitos de origen marino “M3” de Sánchez et al. (1976). El perfil típico de esta unidad de suelo muestra un fuerte a muy fuerte

desarrollo, con secuencia de horizontes A₁, B_{2t}, B₃, C. El horizonte superficial es pardo grisáceo, tiene entre 5 y 15 cm de espesor, estructura en bloques subangulares, textura franco-limosa a franco-arcillosa, reacción neutra, alta capacidad de intercambio catiónico, alto grado de saturación con bases y alto contenido de materia orgánica. El horizonte B_{2t} es pardo grisáceo oscuro, tiene entre 50 y 70 cm de espesor, estructura columnar incipiente, textura arcillo-limosa a arcillosa, reacción fuertemente alcalina, muy alta capacidad de intercambio catiónico, alto grado de saturación con bases y alto contenido de materia orgánica. En este horizonte es característica la presencia de cutanes y moteados. El horizonte C presenta concreciones de hierro-manganeso y abundantes moteados. Gradualmente, este Solonetz es reemplazado por un Gleysol (ISSS, ISRIC y FAO 1998) que aparece en la zona más baja de la llanura y en los fragmentos proximales. Este suelo se caracteriza por un perfil de escaso desarrollo, con secuencia de horizontes A1 C, condicionado por la cercanía a la superficie de la napa freática. En conjunto, los suelos de esta subunidad se caracterizan por su alto contenido de sodio intercambiable y sales solubles que los definen como suelos sódico-salinos (Sánchez et al. 1976). En esta subunidad se pueden reconocer siete ensambles locales (Tabla 2). La vegetación dominante es de pradera o estepa de hierbas halófilas. El disturbio más importante es el pastoreo de ganado.

Bosque xerofítico de banco – Esta subunidad fisiográfica abarca un conjunto fragmentado de cordones convexos y alargados que aparecen discontinuadamente en una franja de la Reserva El Destino comprendida por debajo de la cota de 5 metros hasta la cota de 2,5 metros aproximadamente. Los cordones están formados por

depósitos en forma de bancos de restos de conchillas y arenas marinas del Holoceno superior (Facies Cerro de la Gloria, Formación Las Escobas; Cavallotto 1996). Tres tipos de bancos ocupan niveles topográficos descendentes hacia el río: 1) bancos de coquinas en matriz arenosa: son los bancos más internos formados por un conglomerado calcáreo de conchillas, gravas de tosca y arena cementadas por carbonato de calcio intercaladas con horizontes de conchillas o de arena, 2) bancos de conchillas: son los bancos intermedios formados por un agregado suelto de valvas desarticuladas, fragmentos de valvas y gravas de tosca, y 3) bancos de arena con conchillas: son los más externos. El conjunto puede interpretarse como un complejo de depósitos discontinuos que habrían sido generados por olas de tormenta predominantes del sureste con el mar en descenso relativo, en un ambiente de aguas mixohalinas, durante el Holoceno superior. La diferente composición de los bancos parece estar relacionada con la disponibilidad de materiales y la progresiva disminución de la energía de ola (Cavallotto 1996, 2002). Esta subunidad corresponde a parte de la unidad fisiográfica “complejo de cordones de conchillas poco consolidada” de la unidad de paisaje “litoral estuárico” de León, Burkart y Movia (1979). El suelo que cubre los bancos es un Leptosol (ISSS, ISRIC y FAO 1998) y queda comprendido en la unidad cartográfica “M1” de Sánchez et al. (1976). El perfil típico de esta unidad de suelo muestra secuencia de horizontes A1, AC, C. El horizonte superficial es gris oscuro, tiene entre 20 y 30 cm de espesor, estructura granular o migajosa, textura franco-arenosa a arenosa, reacción ligeramente a moderadamente alcalina, media a baja capacidad de intercambio catiónico, alto grado de saturación con bases y alto contenido de materia orgánica. Este

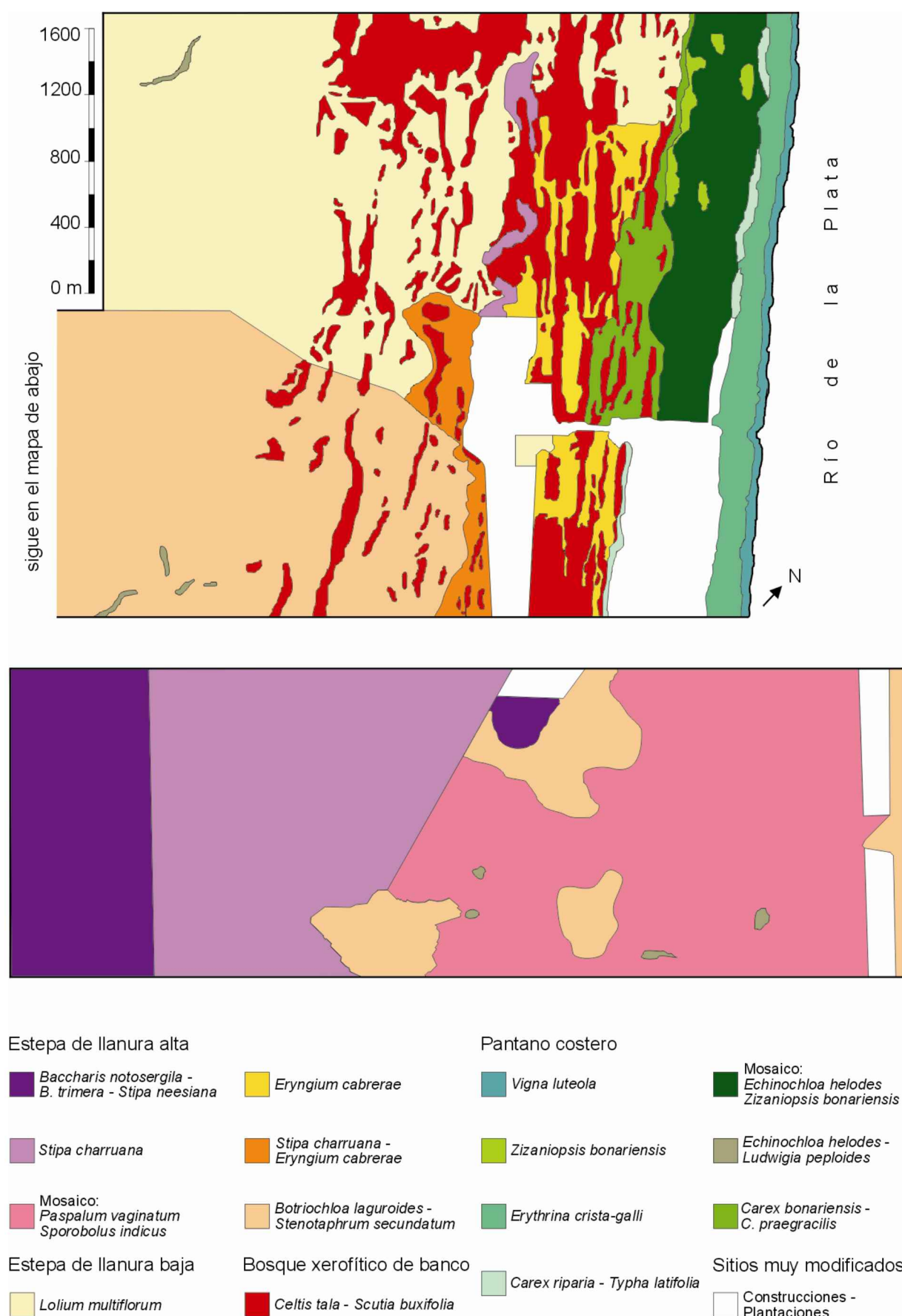
horizonte se caracteriza por la presencia de rodados calcáreos y detritos de conchillas. El horizonte AC presenta débil estructura en bloques y precipitación en superficie de carbonato de calcio. El horizonte C está compactado y dominado por fragmentos de conchillas. Gradualmente, hacia los bancos externos, el horizonte A1 disminuye su espesor y el horizonte AC tiende a desaparecer. Este suelo tiene muy baja salinidad y buen drenaje. En esta subunidad se puede reconocer una comunidad (Tabla 2). La vegetación dominante es de bosque xerofítico. El disturbio más importante ha sido la extracción intensiva de madera, pero la incidencia de la actividad en el conjunto del bosque es altamente heterogénea.

Pantano de planicie costera

Esta unidad ocupa la franja ribereña de la Reserva El Destino entre la cota de 2,5 metros aproximadamente y el Río de la Plata (Figura 1). Está asentada parcialmente sobre los sedimentos finos de los fragmentos deprimidos que aparecen entre los últimos bancos de arena depositados durante el Holoceno superior (sistema IV, Facie Cerro de la Gloria, Formación Las Escobas; Cavallotto 1996; Cavallotto, Violante y Parker 2004) y parcialmente sobre las arcillas, gravas de tosca y limos de edad reciente (Facie Arcillosa, Formación Río Santiago; Cavallotto 1996) que cubren la franja distal. Esta última porción puede ser interpretada como la continuación sedimentaria subaérea del Delta del Río Paraná que habría evolucionado como una llanura de fango en condiciones de equilibrio con el medio actual en el estuario del río. La finalización del retroceso del mar holocénico en conjunto con un aumento del aporte hídrico y la carga sedimentaria del Río Paraná habrían generado depósitos de grano decreciente hacia la boca del río, por floculación de las arci-

llas en suspensión, al contactar el agua dulce con el agua salada (Cavallotto 1996, 2002). Todos los depósitos de la unidad están afectados por la dinámica del río, ya que son alcanzados por las mareas de sicigia y extraordinarias (Cavallotto 1996; Cavallotto, Violante y Parker 2004). Esta unidad corresponde a la unidad fisiográfica “llano costero reciente y actual” de la unidad de paisaje “litoral estuárico” de León, Burkart y Movia (1979). El suelo de esta planicie es un Fluvisol (ISSS, ISRIC y FAO 1998) y queda comprendido en la unidad cartográfica “C7/M” de Sánchez et al. (1976). El perfil típico de esta unidad de suelo muestra un desarrollo incipiente, con secuencia de horizontes C1 C2, determinado por la influencia del río. El horizonte superficial es pardo oscuro, tiene entre 6 y 10 cm de espesor, estructura masiva, textura arcillosa, reacción neutra a alcalina, alta capacidad de intercambio catiónico, alto grado de saturación con bases y alto contenido de materia orgánica. El horizonte C2 es pardo grisáceo oscuro, tiene estructura masiva y textura arcillosa. Este suelo está afectado por la presencia de la napa freática cercana a la superficie. Puede aparecer saturado de agua todo o parte del año. Su alta concentración de sodio intercambiable y la alta conductividad específica del extracto acuoso lo determinan como suelo sódico-salino (Sánchez et al. 1976). En esta unidad se pueden reconocer 10 comunidades (Tabla 3). La vegetación dominante es de pantano de hierbas hidrófilas más o menos robustas. También hay un bosque hidrófilo. El disturbio general más importante en esta unidad es la inundación periódica por las mareas del Río de la Plata. El bosque está invadido por leñosas exóticas maderables. Aparentemente, éstas provienen de escapes desde la forestación que en la actualidad ocupa gran parte de la que parece haber sido el área original del bosque nativo.

Figura 1. Mapa de los ensambles florísticos de la Reserva El Destino –solo los representables a esta escala– denotados por sus especies dominantes (ver las tablas 1, 2 y 3).



La estepa de llanura alta de El Destino aparece como una expresión marginal de una posible unidad organizacional con máximo desarrollo hacia el interior de la provincia: el “flechillar” o pastizal dominado por especies del género *Stipa*, caracterizado en el partido de Magdalena por la presencia de *Stipa charruana*, y su variante caracterizada por la presencia de *Stipa papposa* (ver Tabla 1 y cf. Vervoorst 1967; León, Burkart y Movia 1979). Por su parte, el complejo estepa de llanura baja–bosque xerofítico de banco y el pantano de planicie costera se presentan como muestras representativas de unidades completas que se prolongan hacia el sur, en fajas paralelas a la costa del Río de la Plata, caracterizando en gran parte el paisaje del Parque Costero del Sur (Fundación Centro de Estudios y Proyectos del Ambiente 1989, Goya et al. 1992, ver la introducción de esta tesis). Teniendo en cuenta los posibles eventos geológicos (Cavallotto 1996, 2002) y pedogenéticos (Sánchez et al. 1976) que parecen haber dado origen a la base abiótica de ambas unidades de paisaje, considero que las mismas son plausibles unidades de organización. Las pruebas de chi–cuadrado de independencia entre los ensambles comunitarios comprendidos en cada unidad y los trazos geográficos de las especies que los componen dieron como resultado $p=0,997$ para los $CSD_{sim} \geq CSD_{obs}$ en el caso del complejo estepa de llanura baja – bosque xerofítico de banco y $p=0,992$ para los $CSD_{sim} \geq CSD_{obs}$ en el caso del pantano de planicie costera. Esto significa que, en cada unidad, las relaciones de frecuencias de los distintos trazos geográficos no difieren entre los ensambles más que lo esperado por azar, es decir que en principio puede asumirse una organización común de cada unidad, a partir de un mismo acervo regional de especies.

Análisis de independencia de las ocurrencias de las especies en los ensambles

Ambas matrices originales de especies por ensamble, la correspondiente al complejo estepa de llanura baja–bosque xerofítico de banco (Tabla 2) y la correspondiente al pantano de planicie costera (Tabla 3), mostraron una segregación significativa de las co–ocurrencias de las especies. Los valores de los estadísticos de la prueba de independencia resultaron: $C\ score_{obs} = 1,56609$; $C\ score_{sim}$ promedio = 1,51452; varianza de $C\ score_{sim} = 0,00016$; y $p(C\ score_{obs} \text{ hipótesis nula}) < 0,00001$; para el complejo estepa de llanura baja–bosque xerofítico de banco; y $C\ score_{obs} = 2,10991$; $C\ score_{sim}$ promedio = 2,01686; varianza de $C\ score_{sim} = 0,00042$; y $p(C\ score_{obs}, \text{ hipótesis nula}) = 0,00180$; para el pantano de planicie costera. Esto implica que, en ambos casos, las ocurrencias de las especies no son mutuamente independientes y, específicamente, que algunas especies son encontradas juntas menos a menudo de lo que se esperaría por el solo efecto del azar. En otras palabras, estos resultados sugieren que cada uno de estos conjuntos de ensambles comunitarios fueron estructurados no–azarosamente por procesos de ensamblaje.

Análisis de parsimonia de las ocurrencias de las especies

Estepa de llanura baja – Bosque xerofítico de banco

El análisis de parsimonia encontró un árbol con topología más parsimoniosa, de 392 pasos de longitud y con índice de retención $RI=38$ (Figura 2). La longitud es el parámetro minimizado en la búsqueda del árbol más parsimonioso. Esta cantidad da cuenta del

mínimo número de cambios requeridos para explicar los datos en el árbol (Siebert 1992). El índice de retención (Farris 1989) mide el porcentaje de coincidencias en estados nuevos (no-primitivos) de caracteres que pueden ser genuinamente atribuidos a un origen común inmediato. Aquellas coincidencias de estados nuevos que no son atribuibles a un origen común inmediato,

tales como reversiones y paralelismos, reducen el poder explicativo de los cladogramas. En la ecología de las comunidades, un RI bajo podría indicar fuerte influencia de eventos azarosos no estructurantes en la organización comunitaria. Esta inferencia estaría justificada en el marco conceptual de los modelos de no-equilibrio y se asentaría en el conjunto de hipótesis contingentes

Tabla 1. Ocurrencias de especies en la estepa de llanura alta de la Reserva El Destino. Las especies están denotadas por acrónimos –las exóticas por asteriscos– (ver los nombres completos en el Apéndice 2); los ensambles, por sus especies dominantes. Llanura interior: BS = estepa de *Baccharis notoserigila*–*Baccharis trimera*–*Stipa neesiana*; Sc = estepa de *Stipa charruana*; llanura intermedia: Pv = estepa de *Paspalum vaginatum*, Si = estepa de *Sporobolus indicus*.

ENSAMBLE ESPECIE	BS	Sc	Pv	Si
Acmdec	0	1	1	1
Agacom	0	0	0	1
Altphi	0	0	1	0
Ambten	1	1	1	1
Astsqu	1	1	1	1
Bacnot	1	1	0	0
Bactri	1	1	1	1
Botlag	1	1	1	1
*Brimin	1	1	0	0
Brocat	1	1	0	0
*Caraca	1	1	0	0
Carbon	1	1	0	0
Celtal	0	1	0	0
*Cencal	0	0	0	1
*Cenpul	1	1	0	0
Chachi	1	1	0	0
Chlber	0	0	0	1
*Cirvul	1	1	0	1
Conbla	0	0	0	1
Conbon	0	0	0	1
Conmon	1	0	0	0
Cupfru	0	0	0	1
Cyclep	1	1	0	1
*Cinchar	0	1	0	1
Cyndac	1	1	0	1
Cypher	1	1	1	1
Cypref	1	0	1	1
Cyprig	0	0	1	1
Danmon	1	1	0	0
Dicmic	0	0	0	1
*Digsan	0	0	1	0
Dipuni	0	0	0	1
Disspi	0	1	0	1
Echhel	0	0	1	1
Elebon	0	0	1	1
Eletri	0	0	0	1
Elybre	1	0	0	0
Eralug	0	0	0	1
Erimon	0	0	0	1
Erycab	0	1	0	1
Eryebr	0	0	1	1
Eryech	1	1	1	1
Fespam	1	0	0	0
*Gaufra	1	0	0	0
Gamsim	1	1	0	0
Glaper	1	0	0	0
Gridis	0	0	0	1
Hydbon	0	1	0	0
Hypchi	1	1	0	0
Hypmic	0	1	0	0

ENSAMBLE ESPECIE	BS	Sc	Pv	Si
Jaehir	1	1	1	1
Junimb	1	1	1	1
Junmic	1	1	1	1
Lepale	0	0	0	1
*Lolmul	1	1	0	1
*Lolper	1	1	0	0
*Lotgla	1	1	0	1
Mallep	0	0	1	0
Maranc	0	0	0	1
Mecfla	0	0	1	0
Melbra	1	1	0	0
*Meloff	0	1	0	0
Notbon	0	0	1	1
Notgra	0	1	1	0
Oxadeb	0	0	0	1
Oxaper	0	1	1	1
Panber	0	0	1	1
Panhia	1	0	1	1
Pansab	0	0	1	0
Papvag	0	0	0	1
Pasdil	1	1	1	1
Pasliv	0	0	1	1
Paspli	0	1	0	0
Pasvag	0	0	1	1
Pican	1	1	1	1
Pipsti	1	1	0	1
Plaaus	0	1	0	0
Plamyo	1	1	0	0
Plusag	0	0	0	1
*Polavi	0	0	0	1
*Polmon	0	1	0	0
Ptecor	0	0	0	1
Salori	0	1	0	0
Setpar	0	1	1	1
Sidrho	0	1	0	0
Solchi	1	0	0	0
Solgla	0	0	1	1
*Sonole	0	0	0	1
Speram	0	0	0	1
Spoidn	0	0	0	1
Spopyr	0	0	0	1
Stesec	1	1	1	1
Sticha	0	1	0	0
Stifor	0	1	0	0
Stihya	0	0	0	1
Stinee	1	0	0	0
Stipap	1	1	0	1
Trilah	0	1	0	0
*Trirep	0	1	1	0
Vernon	0	0	1	1

sobre cambios independientes. Sin embargo, si, como en este caso, se detecta segregación significativa de las ocurrencias de las especies y se encuentra un único árbol con topología más parsimoniosa, entonces el significado del valor de RI debe ser evaluado con precaución. El árbol de la Figura 2 modela una hipótesis sobre las relaciones y la secuencia de ensamblaje de los ensambles comunitarios del complejo estepa de llanura baja – bosque xerofítico de banco de la Reserva El Destino. Esta hipótesis no explica por sí misma cómo la riqueza de especies se fue reduciendo a partir del acervo original, pero maximiza el número de similitudes entre ensambles comunitarios que pueden ser explicadas suponiendo que los ensambles comparten un acervo común de especies.

La Figura 2 también ilustra una interpretación de una reconstrucción de máxima parsimonia de los cambios cruciales de composición específica a través del árbol de relaciones de ensamblaje. Para definir las ambigüedades en los estados de ocurrencia de las especies en las comunidades hipotéticas nodales, apliqué una optimización rápida, es decir, supuse prevalencia de cambios basales. Elegí esta opción teniendo en cuenta que los ensambles comunitarios del complejo estepa de llanura baja – bosque xerofítico de banco plausiblemente se desarrollaron como consecuencia de expansiones del rango de distribución de las especies del acervo regional, con posterioridad a la retracción del mar holocénico. Por lo tanto, es posible que una aceleración de la dinámica haya afectado las fases tempranas (es decir, los estadios que están representados en la base del cladograma) de la organización comunitaria (Eriksson 1996). Según esta reconstrucción hipotética, noventa y tres cambios cruciales ocurrieron entre la raíz, es decir la comunidad nula, y el

primer nodo del árbol. Este filtrado de 93 especies (Tabla 2) es leído como el primer evento de ensamblaje, que redujo la membresía de las especies desde el acervo regional original putativo al acervo local inicial hipotético. Entre estas 93 especies, 74 colonizaron posteriormente por única vez alguno de seis de los ensambles terminales observados (Tabla 2). Estos reclutamientos aparecen como 74 autapo-ocurrencias cuando el análisis de parsimonia es realizado con el hipotético acervo local inicial de especies como raíz (árboles de 299 pasos de longitud, RI=54). Por analogía con la Biología Evolutiva, llamo autapo-ocurrencia a un cambio único (uno que no revierte ni aparece en paralelo) en el estado de ocurrencia de una especie, que hipotéticamente tuvo lugar en un ensamble comunitario observado. De manera similar, llamaré sinapo-ocurrencia genuina a un cambio único (uno que no revierte ni aparece en paralelo) en el estado de ocurrencia de una especie, que hipotéticamente ocurrió en la más cercana comunidad predecesora común de un grupo de ensambles comunitarios, los cuales comparten este cambio como consecuencia de su origen común. Entonces, las 74 colonizaciones mencionadas antes pueden ser entendidas como nuevos reclutamientos dentro de ensambles únicos o autapo-presencias y podrían indicar flujos poblacionales desde la región hacia la localidad con dinámicas poblacionales de tipo fuente-sumidero (Eriksson 1996), al menos en los comienzos de la colonización comunitaria. Estos arribos específicos podrían estar señalando diferencias ambientales más o menos sutiles entre el ensamble colonizado y su ensamble o grupo hermano. También podrían constituir pistas sobre las reglas de coexistencia dentro del ensamble colonizado o una peculiaridad histórica. Los casos más destacables en esta reconstrucción hipotética del ensamblaje

Tabla 2. Ocurrencias de especies en el complejo estepa de llanura baja–bosque de banco de la Reserva El Destino. Las especies están denotadas por acrónimos –las exóticas con asteriscos– (ver los nombres completos en el Apéndice 2); los ensambles, por sus especies dominantes. Llanura baja: Lm= estepa de **Lolium multiflorum*, Ec=estepa de *Eryngium cabrerae*, Sh=estepa de *Stipa hyalina*, SE= estepa de *Stipa charruana–Eryngium cabrerae*; Hp= estepa de *Hordeum pusillum*, BS= estepa de *Bothriochloa laguroides–Stenotaphrum secundatum*; Sp= estepa de *Stipa philippii*. Banco: CS= bosque xerofítico de *Celtis tala–Scutia buxifolia*. Exclusiones y Reclutamientos: pérdidas y ganancias hipotéticas de especies, basadas en la reconstrucción del ensamblaje representada en la Figura 2; EH1–7: ensambles hipotéticos correspondientes a los nodos 1–7 del árbol de la Figura 2.

ENSAMBLE ESPECIE	Lm	Ec	Sh	SE	CS	Hp	BS	Sp	EXCLUSIONES	RECLUTAMIENTOS
Acamyr	0	0	1	0	0	0	0	0	EH1	Sh
Achala	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Acmdec	1	1	1	1	0	1	1	1	CS	
Adebic	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Agacom	0	0	0	0	0	0	1	0	EH1	BS
Altphi	1	1	1	0	0	0	0	0	EH4	
Ambten	1	1	1	1	1	1	1	1		
Ampsca	1	1	0	0	0	0	1	1	EH3	EH7
Anocri	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Ascmel	1	0	0	0	0	0	0	1	EH2	Sp
Astsqu	0	1	0	0	0	0	1	0	EH1	Ec, BS
Bacmon	0	1	0	1	0	0	0	0	EH1	Ec, SE
Bacnot	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Bacspi	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Bactri	0	1	1	0	0	0	1	0	EH4, Lm	BS
Borver	0	1	1	1	0	0	0	0	EH5, Lm	
Botlag	0	1	1	1	0	0	1	0	EH5, Lm	BS
*Brarap	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
*Brimin	0	0	1	0	0	0	0	0	EH1	Sh
Brisub	0	0	1	0	0	0	0	0	EH1	Sh
Brocat	1	1	1	1	1	0	0	0	EH6	
*Brohor	1	0	1	0	0	0	0	0	EH2	Sh
*Caraca	1	1	1	1	1	0	0	0	EH6	
Carbon	1	1	1	0	0	0	1	1	EH4	EH7
Caybon	0	0	1	0	1	0	0	0	EH1	Sh, CS
Caypod	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Celtal	0	0	1	0	1	0	0	0	EH1	Sh, CS
Cenpau	0	1	1	0	0	0	0	0	EH4, Lm	
*Cenpul	0	1	1	1	0	1	0	0	EH5, Lm	Hp
Cespar	0	0	1	0	0	0	0	0	EH1	Sh
Chaare	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Chachi	1	0	1	0	0	1	0	1	EH2, BS	EH6, Sh
Chlber	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Chlmem	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
*Cirvul	1	1	1	1	1	0	0	0	EH6	
Cispal	0	0	1	0	0	0	0	0	EH1	Sh
Cisstr	0	1	0	0	1	0	0	0	EH1	Ec, CS
Clemon	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Colspi	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Comere	0	1	0	0	1	0	0	0	EH1	Ec, CS
Conmon	0	1	0	1	1	0	0	0	EH6, Lm, Sh	
Cyclep	0	1	1	0	0	0	0	0	EH4, Lm	
Cyndac	0	1	0	1	1	1	1	0	Lm, Sh, Sp	
Cypera	1	0	1	0	0	0	0	0	EH2	Sh
Cyppher	1	1	0	1	0	1	1	1	Sh, CS	
Cypref	1	1	1	1	0	0	1	1	EH5	EH7
Cyprot	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Danmon	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Deyvir	1	1	1	1	0	0	0	0	EH5	
Dicmic	0	1	0	1	1	1	0	0	EH7, Lm, Sh	
Dictwe	0	1	0	0	1	0	0	0	EH1	Ec, CS
*Digsan	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Disspi	1	0	0	0	0	1	0	0	EH2	Hp
*Ducind	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Echhel	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
*Echpla	0	1	1	0	0	0	0	0	EH4, Lm	
Elebon	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Elehau	1	1	0	0	0	0	0	0	EH3	
Elemon	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Eralug	0	0	0	0	0	0	1	0	EH1	BS
Erimon	1	1	0	0	0	0	0	0	EH3	
Erycab	1	1	1	1	1	0	0	0	EH6	
Erycri	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Eryebr	1	0	0	0	0	0	1	0	EH2	BS
Eryech	0	0	0	0	0	0	1	0	EH1	BS

Tabla 2. Continuación

ENSAMBLE ESPECIE	Lm	Ec	Sh	SE	CS	Hp	BS	Sp	EXCLUSIONES	RECLUTAMIENTOS
Eupinu	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Euppor	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Euscar	0	0	0	0	0	1	0	0	EH1	Hp
Gaimeg	0	0	1	0	0	0	0	0	EH1	Sh
*Galapa	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Gallat	0	0	1	0	1	0	0	0	EH1	Sh, CS
Gamcoa	0	1	1	0	0	0	0	0	EH4, Lm	
Gamsim	1	1	0	0	0	1	0	1	EH3, BS	EH6
*Gaufra	1	1	0	0	1	1	0	1	EH3, BS	EH5
*Gerdis	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Glaper	0	0	1	0	0	0	0	0	EH1	Sh
*Gletri	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Glymul	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Graper	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Hohie	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
*Hormur	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Horpus	1	1	0	0	0	1	0	0	EH3	Hp
Horste	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Hydbon	1	1	1	1	0	0	0	0	EH5	
Hypchi	1	1	1	1	1	1	0	0	EH7	
Hypmic	0	1	0	1	0	0	0	1	EH1	Ec, SE, Sp
Hyppam	1	0	0	0	0	0	0	1	EH2	Sp
*Iripse	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Jabint	1	1	0	0	0	0	0	1	EH3	Sp
Jaehir	1	1	0	1	0	0	1	0	EH3	SE, BS
Jodrho	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Junarc	0	1	0	1	1	0	0	0	EH6, Lm, Sh	
Juncap	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Junimb	1	1	1	1	1	0	1	1	Hp	
Junmic	1	1	1	0	0	0	1	0	EH4	BS
Lanfuc	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Lepale	0	0	0	0	0	1	0	0	EH1	Hp
Leppar	0	0	0	0	0	1	0	0	EH1	Hp
Lepsi	0	0	1	0	0	0	0	0	EH1	Sh
*Ligluc	0	0	1	0	1	0	0	0	EH1	Sh, CS
*Ligsin	0	0	1	0	1	0	0	0	EH1	Sh, CS
*Lolmul	1	1	1	1	0	1	1	1	CS	
*Lolper	1	0	0	0	0	0	0	1	EH2,	Sp
*Lotgla	1	1	0	1	0	1	0	1	Sh, CS, BS	
Mallep	1	0	0	0	0	0	1	1	EH2	EH7
*Medara	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
*Medlup	0	1	0	1	1	0	0	0	EH6, Lm, Sh	
*Medpol	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
*Melaze	0	0	1	0	1	0	0	0	EH1	Sh, CS
Melbra	0	1	1	0	0	0	0	0	EH4, Lm	
*Melind	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
*Meloff	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
*Menpul	1	0	0	0	0	0	0	1	EH2	Sp
Metdif	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Muesag	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Notbon	1	0	0	0	0	0	1	0	EH2	BS
Notgra	1	1	0	1	0	0	0	0	EH3	SE
Oenmol	0	0	1	0	0	0	0	0	EH1	Sh
Oplhir	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Oxadeb	1	0	1	0	0	0	0	0	EH2	Sh
Oxaflo	0	1	0	0	1	0	0	0	EH1	Ec, CS
Oxyare	0	0	1	0	0	0	0	0	EH1	Sh
Oxysol	0	0	0	1	0	0	0	0	EH1	SE
Pambup	1	1	0	0	0	0	0	1	EH3	Sp
Panhia	1	1	0	0	0	0	1	0	EH3	BS
Papvag	0	0	0	0	0	1	0	0	EH1	Hp
Pardeb	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
*Parinc	1	0	0	0	0	1	0	0	EH2	Hp
Pascae	1	0	1	0	1	0	0	0	EH2	Sh, CS
Pasdil	1	1	1	1	0	0	1	1	EH5	EH7

Tabla 2. Final

ENSAMBLE ESPECIE	Lm	Ec	Sh	SE	CS	Hp	BS	Sp	EXCLUSIONES	RECLUTAMIENTOS
Pasvag	1	0	0	0	0	1	0	0	EH2	Hp
Pavsep	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Phycan	1	1	1	0	0	1	0	0	EH4	Hp
Phyvis	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Piclon	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Pipbic	1	0	1	0	0	0	0	0	EH2	Sh
Pipsti	1	1	0	1	1	1	1	0	Sh, Sp	
Plaau	1	0	0	0	1	0	0	0	EH2	CS
*Plalan	0	0	1	0	0	0	0	0	EH1	Sh
*Plamaj	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Plamy	1	1	1	1	0	1	0	0	EH5	Hp
Plusag	1	1	0	0	0	1	0	0	EH3	Hp
*Polmon	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Polpun	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Ptebal	0	0	0	0	0	1	0	0	EH1	Hp
Pucgla	0	0	0	0	0	1	0	0	EH1	Hp
*Ranmur	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Rivhum	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Rumarg	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
*Rumcri	1	1	0	0	0	0	0	0	EH3	
Salori	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Samaus	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
*Sarper	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Schcon	0	0	1	0	0	0	0	0	EH1	Sh
Schlon	0	0	1	0	1	0	0	0	EH1	Sh, CS
Schpun	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Scubux	0	0	1	0	1	0	0	0	EH1	Sh, CS
Setpar	0	1	1	0	1	0	1	0	EH4, Lm	CS, BS
Setvag	0	1	0	0	1	0	0	0	EH1	Ec, CS
*Setver	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Sidrho	0	1	0	0	1	0	0	0	EH1	Ec, CS
*Silant	0	0	1	0	0	0	0	0	EH1	Sh
Sischi	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Sismin	1	0	0	1	0	1	0	0	EH2	SE, Hp
Sispla	1	0	0	0	0	1	0	1	EH2, BS	EH6
Solcha	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Solchi	1	1	1	1	0	0	0	0	EH5	
Soldif	0	0	0	1	1	0	0	0	EH1, EH6	EH4
Solgla	1	1	0	0	0	0	0	0	EH3	
*Sonole	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Spelae	1	0	0	0	0	1	0	0	EH2	Hp
Speram	1	0	0	0	0	1	0	0	EH2	Hp
Spoind	0	0	0	0	1	0	1	0	EH1	CS, BS
Stesec	1	1	1	1	1	1	1	0	Sp	
Sticha	1	1	0	1	1	0	0	0	EH6, Sh	
Sticla	0	0	0	0	0	1	0	0	EH1	Hp
Stifor	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Stihya	1	1	1	0	1	0	0	0	EH4	CS
Stinee	0	1	1	0	0	0	0	0	EH4, Lm	
Stipap	0	0	0	0	0	0	1	0	EH1	BS
Stiphi	1	0	0	0	0	0	0	1	EH2	Sp
Teuves	0	0	1	0	0	0	0	0	EH1	Sh
Tilaer	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
*Tornod	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
*Trapra	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Trilah	1	1	0	1	0	0	0	1	EH3	SE, Sp
*Trirep	1	0	1	1	0	0	0	1	EH5, Ec	Sp
Tropen	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
*Urture	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	CS
Verbon	1	1	0	0	0	0	0	0	EH3	
Vernon	1	1	1	1	0	0	0	0	EH5	
Vicgra	1	1	0	0	0	0	0	0	EH3	
Viganc	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
*Vulbro	1	0	0	1	0	1	0	0	EH2	SE, Hp
Xancav	1	1	0	0	0	0	0	0	EH3	
Zizbon	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec

comunitario son los 32 arribos de especies, 10 de ellas exóticas, al bosque xerofítico de *Celtis tala* – *Scutia buxifolia* (Tabla 2, Figura 2).

Las exclusiones específicas que son compartidas por grupos de ensamblajes reales relacionados por una comunidad predecesora hipotética común o que se producen en un ensamblaje terminal y no revierten ni aparecen en paralelo, es decir las sinapo–ausencias y las autapo–ausencias, parecen indicios clave de eventos de ensamblaje mediados por procesos determinísticos. Estos cambios pueden entenderse como exclusiones locales de especies que presentan una menor o mayor incidencia en el conjunto de ensamblajes antes de la exclusión, y sus posiciones en el árbol de ensamblaje (Figura 2) podrían estar indicando la ubicación espacio–temporal relativa de posibles declives poblacionales de especies persistentes con dinámica de poblaciones remanentes (Eriksson 1996). Las especies involucradas parecen ser las candidatas más razonables para pruebas de hipótesis sobre ensamblaje comunitario mediado por restricciones ambientales o exclusión competitiva. En esta reconstrucción del ensamblaje de esta comunidad, aparecen 36 especies involucradas en sinapo–ausencias y cuatro especies involucradas en autapo–ausencias (Tabla 2, Figura 2).

Por otra parte, los cambios revertidos y los cambios paralelos de ocurrencias de especies podrían indicar en cierta medida la incidencia de eventos azarosos independientes en el ensamblaje de la comunidad observada. Estos cambios bajan el valor del índice de retención en el análisis de parsimonia y relajan la estructura de ensamblaje. La repetición errática de extinciones y reclutamientos de especies es razonablemente atribuible en una primera especulación a flujos poblacionales entre ensamblajes, es

decir, a dinámicas metapoblacionales (Eriksson 1996). Las especies involucradas parecen ser las candidatas más razonables para poner a prueba hipótesis de limitación al reclutamiento o limitación a la dispersión (Eriksson 1996). En esta reconstrucción hipotética del ensamblaje de esta comunidad, aparecen en total 185 reversiones y paralelismos locales de ocurrencias. Entre las especies con mayor número de cambios aparecen *Chaetotropis chilensis* y *Setaria parviflora* var. *parviflora* (Tabla 2, Figura 2).

Pantano de planicie costera

El análisis de parsimonia encontró cuatro árboles con topologías más parsimoniosas, de 232 pasos de longitud y con índice de retención RI=41 (Figura 3). Estos árboles muestran cuatro hipótesis acerca de las relaciones y la secuencia de ensamblaje de los ensamblajes comunitarios del pantano de planicie costera de la Reserva El Destino. Los cuatro árboles podrían ser conjugados en un único árbol de consenso a través de diferentes métodos, con el objetivo de reducir las inconsistencias entre los árboles originales, pero con una inevitable pérdida de información. No hay unanimidad entre los teóricos de la cladística acerca de la pertinencia de los árboles de consenso (Siebert 1992). Aquí, yo propongo el análisis de parsimonia como un medio para desarrollar hipótesis operativas acerca del ensamblaje comunitario. Llamo hipótesis operativa a aquella que puede ser puesta a prueba. El diseño de un experimento para poner a prueba una hipótesis o una parte de ésta es más sencillo cuanto más exhaustiva es la hipótesis. Cualquiera de los árboles originales representa una hipótesis más exhaustiva que lo que cualquier árbol de consenso podría representar. Más aún, en este caso solo cuatro árboles más parsimoniosos

Tabla 3. Ocurrencias de especies en el pantano costero de la Reserva El Destino. Las especies están denotadas por acrónimos –las exóticas con asteriscos– (ver los nombres completos en el Apéndice 2); los ensambles, por sus especies dominantes. VI =marisma de *Vigna luteola*, Zb = pajonal de *Zizaniopsis bonariensis*, Ec = bosque hidrofítico de *Erythrina crista-galli*, Sp = juncal de *Schoenoplectus pungens*, CT =pantano de *Carex riparia*–*Typha latifolia*, Ehe = pajonal de *Echinochloa helodes*, EL = fangal perilacunar de *Echinochloa helodes*–*Ludwigia peploides*, Eha = pantano de *Eleocharis haumaniana*, CC= pantano de *Carex bonariensis*–*Carex praegracilis*, Gp = pantano de **Galium palustre*. Exclusiones y Reclutamientos: pérdidas y ganancias hipotéticas de especies, basadas en la reconstrucción del ensamblaje representada en la Figura 4; EH1–9: ensambles hipotéticos correspondientes a los nodos 1–9 del árbol de ensamblaje de la Figura 4.

ENSAMBLE ESPECIE	VI	Zb	Ec	Sp	CT	Ehe	EL	Eha	CC	Gp	EXCLUSIONES	RECLUTAMIENTOS
Acmddec	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	EH2	Sp, Ehe
Altphi	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	CT, CC	
Ambten	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Sp
Ampsca	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	EH1	Eha
*Anaarv	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	EH1	Ehe
Apicom	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	Zb, EH5	
Apisel	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	EH4	
Asppas	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	EH1	Zb
Astsqu	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	EH2	Sp
Bacpin	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Sp
Bacpun	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Bidlae	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	EH1	CT
Brocat	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	EH1	Ec, CC
Calsep	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	EH4	
Carbon	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	EH1	EH6
Carpra	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	EH1	CC
Carrip	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	EH1	Ec, CT
Chachi	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	EH2	CC
Chaelo	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	EH2	Sp
Cispal	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	VI, EH4	
Conbla	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Corsel	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
*Cotcor	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Cupfru	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	EH2	Sp
Cyndac	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Cypera	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	EH1	Ehe
Cypher	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	EH2	Gp
Cypref	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	EH1	EH7, Gp
Deyvir	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	EH1	EH9
Dictwe	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Disspi	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Sp
Echgra	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	EH5	EL
Echhel	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	VI, Sp, CC	
Echpol	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	EH1	Zb
Elebon	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	EH2	EH7
Elehau	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	VI, Ec, CT, CC	
Elemac	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Sp
Elevir	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	EL
Erycab	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	EH1	EH8
Erycri	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	VI, EH4	Ehe
Eryebr	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	EH1	EH7, Gp
Erypan	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	EH5	EH7
*Galpal	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	EH1	Zb, Ehe, EH9
Glymul	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	EH1	Eha
Gymspi	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Hydbon	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	CT	
Ipoalb	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	VI, EH4	
Ipocai	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
*Iripte	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	VI, EH4	CT, Ehe
Jabint	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	EH1	EL, Gp
Junimb	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	EH2	Ehe, EH9
Junmic	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	VI, Ec, CT, CC	
Kylvag	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	EH2	Sp
*Ligsin	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Lilcar	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	EH1	EL, Eha
Limbra	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	EH1	Ec, EH7
*Lolmul	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	EH4, EL	EH6
*Lolper	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	Ec
*Lonjap	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Ludele	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	EH4	
Ludlon	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Ludpep	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	EH1, EH9	Zb, EH6
Luzper	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	EH1	Ehe
Maranc	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	EL
*Menpul	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	EL

Tabla 3. Final

ENSAMBLE ESPECIE	VI	Zb	Ec	Sp	CT	Ehe	EL	Eha	CC	Gp	EXCLUSIONES	RECLUTAMIENTOS
Mikcor	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	EH3	
Muesag	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Sp
Myraqu	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	EH2	EH7
Notgra	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	EH1, Ehe	EH6
Pambup	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	EH1	EL, Gp
Panele	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	VI, EH4	
Pangru	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Panhia	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	EL
Pasdil	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	EH1	Ehe
Paspal	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	EH1	Sp
Phaang	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Piclon	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	EH1	Gp
*Poaann	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Polhyd	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	EH1	EL
*Pollap	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
*Polmon	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	EH1	Ehe, CC
Polpun	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	EH2, EH6	EH4
Poncor	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	EH3	
*Ranrep	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
*Rorpal	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Rumarg	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	EH4	CT, Ehe
*Rumcri	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	EH1	Zb
Rumcun	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	VI, EH5	
Sagmon	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	EH1	Ehe
Schcal	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	EH4	
Schpun	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	Ec, EH6	
Scigig	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Senbon	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	EH2	Ec
Sespun	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	EH2	Ec, Gp
Solbon	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Solchi	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Soldel	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	EH1	Zb
Solgla	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	VI, Sp	
Stehyp	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	EH2	
Stesec	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	EH3	
Stibon	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Sticha	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	EH1	CC
Teuves	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
Tridiu	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	EH1	Ec
*Trirep	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	Zb, EH5	Ehe
Tristr	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	EH2	Sp
Typlat	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	EH4	CT
Verper	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	EH1	Ehe
Viglut	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	EH3	
Xancav	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	EH1	Gp
Zizbon	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	EH4	

fueron encontrados, de manera que sería factible analizar cada uno de ellos por separado; entonces, combinarlos en un árbol de consenso parece totalmente injustificado. La Figura 4 ilustra una interpretación de una reconstrucción de máxima parsimonia de los cambios cruciales de composición específica a través de uno de los árboles de ensamblaje elegido entre los cuatro posibles. Los ensambles comunitarios del pantano de planicie costera plausiblemente se desarrollaron como consecuencia de expansiones del rango de distribución de las especies del acervo regional con posterioridad a la retracción del mar holocénico y el consecuente

depósito masivo de sedimentos del Río Paraná. Por lo tanto, igual que en el caso anterior, también apliqué una optimización rápida, es decir, supuse prevalencia de cambios basales, para definir las ambigüedades en los estados de ocurrencia de las especies en las comunidades hipotéticas nodales. Según esta reconstrucción hipotética, cincuenta y ocho especies fueron excluidas en el primer evento de ensamblaje, entre la comunidad nula y el primer nodo del árbol. Posteriormente, de estas 58 especies, 47 colonizaron por una única vez grupos de ensambles comunitarios relacionados o ensambles aislados (Tabla 3). Entonces,

especies o peculiaridades históricas. En cuanto a las autapo-presencias, las más remarcables son las 15 nuevas llegadas de especies, cuatro de ellas exóticas, al bosque hidrofitico de *Erythrina crista-galli* (Tabla 3, Figura 4).

En esta reconstrucción del ensamblaje de esta comunidad, aparecen 19 especies involucradas en apo-ausencias (Tabla 3, Figura 4): dieciocho sinapo-ausencias y una única autapo-ausencia, la de *Hydrocotyle bonariensis* que es excluido del pantano de *Carex*

riparia – *Typha latifolia* (Tabla 3, Figura 4). En cuanto a las reversiones y paralelismos locales, en este caso suman en total 109 cambios cruciales de ocurrencias (Tabla 3, Figura 4). Las especies con mayor número de cambios son *Eleocharis haumaniana*, *Galium palustre*, *Iris pseudacorus*, *Juncus microcephalus* y *Ludwigia peploides*.

Consideraciones finales

El uso de la parsimonia en el análisis de las comunidades ecológicas ya fue propuesto en tres artículos principales. En un artículo fundacional, Lamshead y Paterson (1986) se concentran en la adecuación metodológica de la parsimonia para la representación de los patrones ecológicos, que posteriormente explican mediante su posible asociación con factores ambientales. Como ventaja preponderante de la parsimonia, Lamshead y Paterson (1986) resaltan que ésta ofrece un criterio objetivo para seleccionar entre posibles clasificaciones. De manera similar, Nel et al. (1998) proponen un uso práctico de la técnica de la parsimonia para obtener clasificaciones de las comunidades biológicas y estudiar su congruencia con factores ambientales. Lamshead y Paterson (1986) y Nel et al. (1998) explícitamente excluyen la dimensión histórica de los cladogramas ecológicos. Por otra parte, Bellan-Santini, Dauvin y Bellan (1994), presentan un artículo en el que vindican la pertinencia de la parsimonia para analizar distribuciones de fauna marina a través del espacio y el tiempo. A continuación, los autores intentan ajustar las cualidades filosóficas de la cladística a su aplicación ecológica, pero incurren en errores conceptuales. Bellan-Santini, Dauvin y Bellan (1994) definen como grupos monoseriales a aquellos conjuntos de unidades de estudio derivadas de un ancestro común o a aquellos conjuntos de muestras,

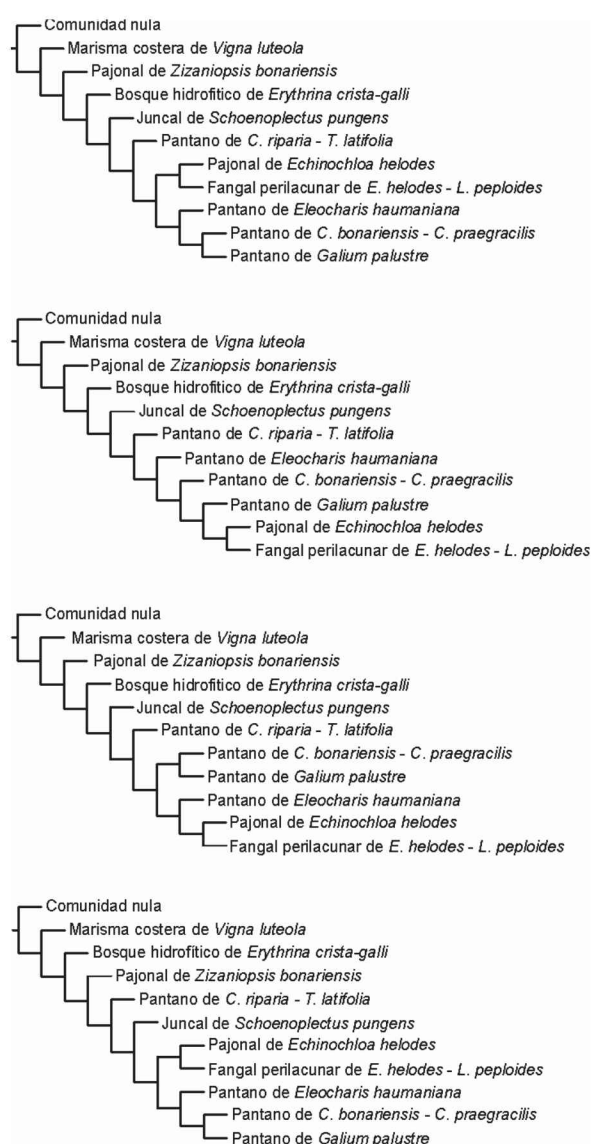
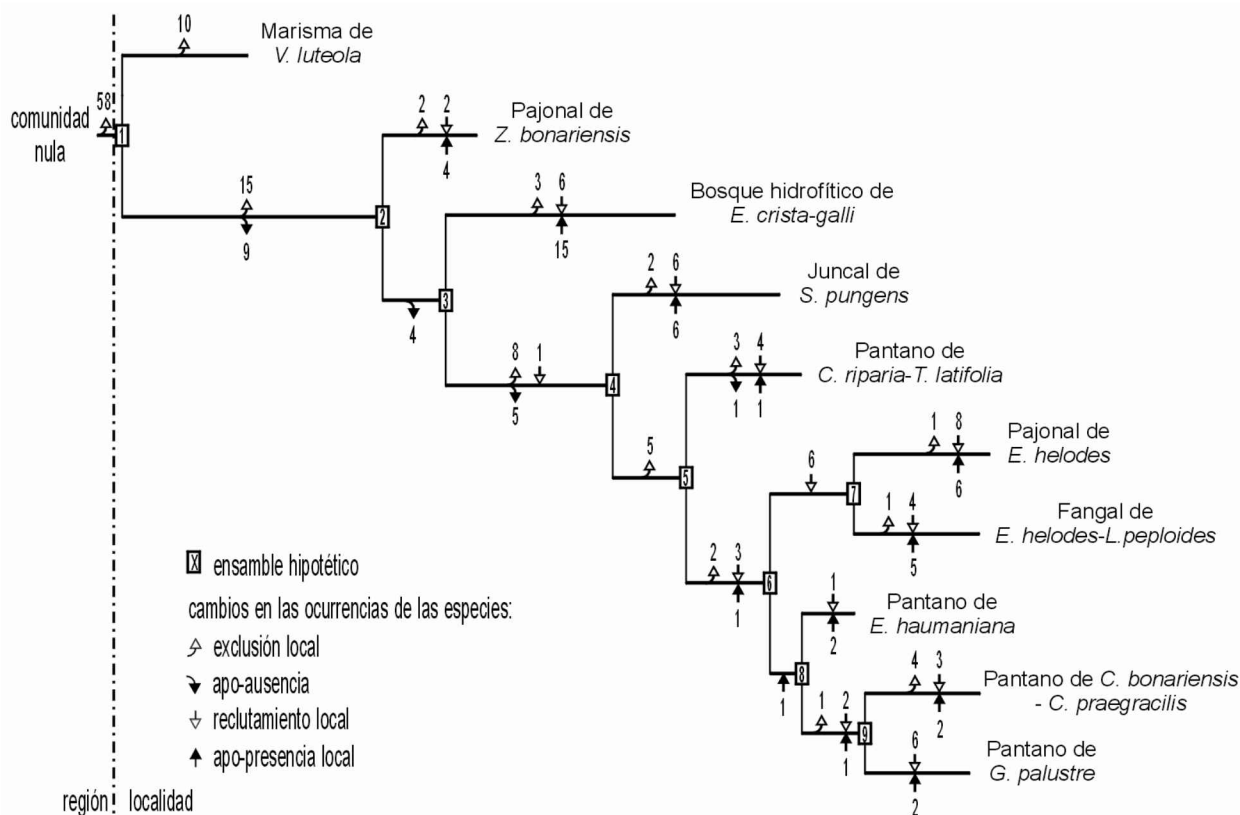


Figura 3. Topologías de los árboles más parsimoniosos de las relaciones de ensamblaje entre las comunidades del pantano de planicie costera de la Reserva El Destino.

Figura 4. Ensamblaje hipotético de las comunidades del pantano de planicie costera de la Reserva El Destino. Basado en una reconstrucción máximamente parsimoniosa de los cambios de ocurrencias de las especies dispuesta sobre el primer árbol de la Figura 3.



estaciones o áreas geográficas que comparten un origen estructural o una evolución común. Los autores defienden el uso de un grupo externo hipotético en el cual todas las especies estén ausentes. Ellos consideran que la ausencia específica debe ser juzgada como primitiva o ancestral. Para Bellan-Santini, Dauvin y Bellan (1994) las especies están presentes solo en ciertas combinaciones de restricciones ambientales y, en tanto que la presencia conjunta de una especie en dos estaciones sí indica una homología, la ausencia simultánea de una especie no puede ser considerada homóloga porque las ausencias específicas pueden ser imputadas a causas diversas. En estas consideraciones los autores interpretan erróneamente la noción cladística de homología. Dos estados de un atributo encontrados en

un conjunto de unidades son homólogos si son iguales al estado encontrado en el ancestro común de las unidades o si son estados diferentes que tienen una relación de ancestro a descendiente que se puede describir como una relación de estado preexistente a estado nuevo (Wiley et al. 1991). En otras palabras, la clave de la homología entre estados de un atributo es el ancestro común, sin importar las causas de origen. De hecho, actualmente las homologías surgen como hipótesis luego de realizar el análisis de parsimonia, mediante la reconstrucción de los estados de los atributos en cada nodo del árbol (Goloboff 1998). Como ejemplos de su aproximación, Bellan-Santini, Dauvin y Bellan (1994) analizan casos ecológicos y biogeográficos. Dos de los tres estudios ecológicos son resueltos en un escenario sinecológico. En el ejemplo

restante, los autores intentan examinar la evolución temporal de algunas poblaciones de anfípodos usando como unidades terminales una serie temporal de muestras discretas que abarcan desde 1977 a 1992. Por lo tanto, aun en este caso los autores no consideran la dimensión temporal intrínseca de los cladogramas, es decir, aquella que puede ser trazada desde la raíz hacia las unidades terminales del sistema de ramas, sino que dirigen su atención a las diferencias temporales entre las terminales.

Existen algunas formas de sondear la adecuación del análisis de parsimonia para el estudio del ensamblaje comunitario dentro del modelo sintético delineado en este capítulo. Una aproximación es repetir el análisis a través del tiempo sobre los mismos casos de estudio. Dado que este análisis no implica un supuesto sobre el estado global, de equilibrio o de no-equilibrio, de los ensambles, su repetición podría ayudar para confrontar o detectar el tipo de dinámica comunitaria involucrada. A mayor influencia del acervo regional y los procesos estructurantes sobre la dinámica comunitaria, en contraposición a una menor incidencia de eventos azarosos independientes, en el corto plazo podría esperarse que los cambios de ocurrencias de las especies sean mayoritariamente cruciales, es decir, que queden registrados en las ramas de los cladogramas. En el largo plazo, los ensambles comunitarios reales que constituyeron las terminales de los cladogramas iniciales deberían idealmente parearse con los ensambles hipotéticos situados en los nodos de los últimos árboles de ensamblaje. Más allá de la puesta a prueba de las hipótesis emergidas de las aplicaciones de caso, otras dos aproximaciones podrían ser útiles para evaluar la aptitud del análisis de parsimonia para postdecir sobre la organización de ensambles que com-

parten un origen común. Por un lado, el análisis puede ser aplicado a comunidades cuyas historias de ensamblaje sean bien conocidas, tales como comunidades experimentalmente ensambladas a partir de un stock común de especies bajo condiciones altamente controladas. Por otra parte, una evaluación robusta podría surgir de aplicar el análisis a suites de ensambles comunitarios con historias de ensamblaje diferentes y estructuras diversas simulados matemáticamente bajo el supuesto de origen común. Los temas fundamentales y las cuestiones controversiales del análisis de parsimonia tales como la elección de los grupos externos e internos, la utilización de caracteres continuos, el pesado de caracteres y el apoyo de grupos (Goloboff 1998) o la interpretación de la optimización de los cambios (Forey et al. 1992) merecen una consideración cuidadosa para extender el uso de la parsimonia en la investigación del ensamblaje comunitario. Del lado de la ecología, la vaguedad del concepto de comunidad y el descrédito de la concepción de comunidad como co-ocurrencia de especies son obstáculos filosóficos para la aplicación del análisis de parsimonia al estudio del ensamblaje comunitario. Sin embargo, estas posibles deficiencias no invalidan la eficiencia operativa que el análisis podría alcanzar (ver McCoy y Shrader-Frechette 1994).

Aunque las consideraciones precedentes imponen cautela a una interpretación simplista de nuestros resultados, pueden atenderse algunos indicios. La tendencia global más aparente en el árbol de relaciones de ensamblaje de la estepa de llanura baja – bosque xerofítico de banco es el cambio hacia las comunidades con especies o condiciones ambientales indicadoras de mayor estrés hídrico (más áridas o más salinas) que se agrupan después del quinto nodo (Figura 2). En particular, el

gran número de autapo-presencias en el bosque xerofítico parece responder a la fuerte discontinuidad ambiental entre la matriz más general y los cordones que dan asiento al bosque, una comunidad históricamente considerada “edáfica”, condicionada por un suelo o subsuelo pobre y con buen drenaje (Parodi 1940, Cabrera 1949). Al respecto, es interesante notar que los cordones que sustentan al bosque se habrían originado entre 5000 y 3000 años antes del presente (Cavallotto 2002) y que alrededor de 3500 años antes del presente el clima de la zona habría pasado de unas condiciones húmedas-subhúmedas a áridas-subhúmedas (Prieto 1996, Iriondo 1999) como consecuencia de una migración hacia el norte de los centros anticiclónicos (Prieto 1996). Según la hipótesis alternativa tradicional (Cabrera 1949, Vervoorst 1967, Cabrera 1976), las autapo-presencias del bosque xerofítico podrían expresar una diferencia de acervo fitogeográfico entre el bosque y las comunidades del entorno. Los resultados de este capítulo y el capítulo uno de esta tesis no corroboran esa hipótesis, pero no puede descartarse que un análisis fitogeográfico más detallado aporte evidencia a favor. En cuanto al árbol del pantano de planicie costera, los eventos más sugestivos son las numerosas autapo-presencias del bosque hidrofito y las sinapo-presencias locales que aparecen en los últimos nodos (Figura 4). Al igual que en el caso del bosque xerofítico, no es posible descartar que las primeras eventualmente expresen la hipótesis tradicional (Cabrera 1976) de diferencia de acervo fitogeográfico entre el bosque hidrofito y las comunidades del entorno. Las sinapo-presencias locales podrían indicar un aumento de la influencia del acervo local de especies de la estepa sobre la estructura del pantano (cf. Figuras 2 y 4 y Tablas 2 y 3). Al respecto, es interesante notar que

en tanto que el ensamblaje del pantano debió comenzar entre 2900 y 2000 años antes del presente –conforme terminaba la regresión del mar holocénico y comenzaba la deposición de sedimentos fluviales que fue trasladando la zona de máximo gradiente salino del Río de la Plata (Cavallotto 2002; Cavallotto, Violante y Parker 2004)– entre 1700 y 1000 años antes del presente toda la zona posiblemente experimentó un cambio climático hacia condiciones de relativa mayor humedad (Prieto 1996; Cavallotto, Violante y Parker 2004). Más difícil es vislumbrar los posibles efectos específicos que sobre la organización de estas comunidades pudieron tener la aparición de paleoaborígenes, la extinción de la megafauna pleistocénica y los disturbios naturales que parecen haberse producido en el área durante el Holoceno (Prieto 1996). Finalmente, es importante destacar que las conjeturas presentadas aquí no son contradictorias de la robusta evidencia empírica que señala a los factores edáficos asociados con las características topográficas como los principales condicionantes ambientales de la variación de la estructura de la vegetación en la Pampa Deprimida (Perelman, León y Oesterheld 2001; Chaneton, Perelman y León 2005). Las hipótesis presentadas aquí tampoco contradicen la evidencia a favor de los efectos del pastoreo sobre la dinámica de la vegetación de esa área (León, Rusch y Oesterheld 1984; Sala et al. 1986, Chaneton et al. 2002). La evaluación desarrollada en este capítulo es coherente con esas observaciones, a las que contribuye con el examen de la dimensión histórica de la posible organización común de grupos de comunidades. Con este análisis, no pretendo ofrecer una integración exhaustiva entre los aspectos teóricos y aplicados del análisis de parsimonia y las claves del ensamblaje de las comunidades de la Reserva El Destino. En su lugar, mi intención fue examinar

estas comunidades con una aproximación complementaria al estudio tradicional de la vegetación (Noy-Meir y Van der Maarel 1987), dentro de una

síntesis teórica y metodológica que combina nuevas concepciones sobre este tema.

REFERENCIAS

- Bellan-Santini D, Dauvin JC y Bellan G. 1994. Analyse de données en écologie benthique: utilisation de la méthode de l'analyse de parcimonie. *Oceanologica Acta* 17: 331-340.
- Braun-Blanquet J. 1979. *Fitosociología*. Blume; Barcelona.
- Cabrera ÁL. 1949. Las comunidades vegetales de los alrededores de La Plata (Prov. Bs. As., Argentina). *Lilloa* 20: 269-347.
- Cabrera ÁL (Ed). 1963-70. *Flora de la Provincia de Buenos Aires*. Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria; INTA; Buenos Aires.
- Cabrera ÁL. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. En: Kugler WF (Ed) "Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería"; Tomo 2; Fascículo 1; Segunda edición; Acme; Buenos Aires.
- Cabrera ÁL y Zardini EM. 1978. *Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires*. Acme; Buenos Aires.
- Cavallotto JL. 1996. Estratigrafía del Holoceno de la llanura costera del margen sur del Río de la Plata. XIII Congreso Geológico Argentino; Actas IV: 51-68.
- Cavallotto JL. 2002. Evolución holocena de la llanura costera del margen sur del Río de la Plata. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 57: 376-388.
- Cavallotto JL, Violante RA y Parker G. 2004. Sea-level fluctuations during the last 8600 years in the de la Plata river (Argentina). *Quaternary International* 114: 155-165.
- Chaneton EJ et al. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions* 4: 7-24.
- Chaneton EJ, Perelman S y León RJC. 2005. Floristic heterogeneity of Flooding Pampa grasslands: a multiscale análisis. *Plant Biosystems* 139: 245-254.
- Connor EF y Simberloff D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology* 60: 1132-1140.
- Crawley MJ. 1986. The structure of plant communities. En: Crawley MJ (Ed) "Plant ecology"; Blackwell; pp. 1-50.
- de Blois S, Domon G y Bouchard A. 2002. Landscape issues in plant ecology. *Ecography* 25: 244-256.
- Diamond JM. 1975. Assembly of species communities. En: Cody ML y Diamond JM (Eds) "Ecology and evolution of communities"; Harvard University Press; pp. 342-444.
- Eriksson O. 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos* 77: 248-258.
- Farris JS. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5: 417-419.
- Forey PL et al. (Eds). 1992. *Cladistics: a practical course in systematics*; The Systematics Association; Clarendon Press; Oxford.
- Frenguelli J. 1957. Neozoico. En: Sociedad Argentina de Estudios Geográficos (Ed) "Geografía de la República Argentina"; Volumen 2; Parte 3; GAEA; Buenos Aires.
- Fundación Centro de Estudios y Proyectos del Ambiente. 1989. *Naturaleza y cultura pampeana en el mapa del mundo: Parque Costero del Sur*. Comité de Argentina del Programa el Hombre y la Biosfera de la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura; La Plata.
- Goloboff PA. 1998. *Principios básicos de cladística*. Sociedad Argentina de Botánica; Buenos Aires.
- Goloboff PA. 1999. *NONA, versión 2*. Publicado por el autor; Tucumán.
- Gotelli NJ. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606-2621.
- Gotelli NJ. 2001. Research frontiers in null model análisis. *Global Ecology and Biogeography* 10: 337-343.

- Gotelli NJ y Entsminger GL. 2001a. EcoSim: null models software for ecology; Version 7.0; Main frame. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>
- Gotelli NJ y Entsminger GL. 2001b. EcoSim: null models software for ecology; Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>
- Gotelli NJ y McCabe DJ. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83: 2091–2096.
- Goya J et al. 1992. Distribución y características estructurales de los talares de la Reserva de Biosfera Parque Costero del Sur. *Revista de la Facultad de Agronomía de La Plata* 68: 53–64.
- International Society of Soil Science, International Soil Reference and Information Centre y Food and Agriculture Organization of the United Nations. 1998. World reference base for soil resources; 84 World Soil Resources Reports; FAO; Roma.
- Iriondo M. 1999. Climatic change in the South American plains: records of a continent-scale oscillation. *Quaternary International* 57/58: 93–112.
- Keddy PA. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157–164.
- Kitching IL. 1992. Tree-building techniques. En: Forey PL et al. (Eds) "Cladistics: a practical course in systematics"; The Systematics Association; Clarendon Press; pp. 44–71.
- Kluge AG. 1984. The relevance of parsimony to phylogenetic inference. En: Duncan T y Stuessy TF (Eds) "Cladistics: perspectives on the reconstruction of evolutionary history"; Columbia University Press; pp. 24–38.
- Lambshead PJD y Paterson GLJ. 1986. Ecological cladistics – an investigation of numerical cladistics as a method for analysing ecological data. *Journal of Natural History* 20:895–909.
- León RJC, Burkart SE y Movia CP. 1979. Relevamiento fitosociológico del pastizal del norte de la Depresión del Salado (partidos de Magdalena y Brandsen, Provincia de Buenos Aires). Serie Fitogeográfica 17; Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria; Buenos Aires.
- León RJC, Rusch GM y Oesterheld M. 1984. Patizales pampeanos – impacto agropecuario. *Phytocoenologia* 12: 201–218.
- Manly BFJ. 1995. A note on the analysis of species cooccurrences. *Ecology* 76: 1109–1115.
- McCoy ED y Shrader-Frechette KS. 1994. The community concept in community ecology. *Perspective in Science* 2: 455–475.
- Nel A et al. 1998. An investigation into the application of the Wagner parsimony method in synecology. *Biological Journal of Linnean Society* 65: 165–189.
- Nixon KC. 1999–2002. WinClada, versión 1.00.08. Publicado por el autor; Ithaca.
- Noy-Meir I y Van der Maarel E. 1987. Relations between community theory and community analysis in vegetation science: some historical perspectives. *Vegetatio* 69: 5–15.
- Parker VT y Pickett STA. 1998. Historical contingency and multiple scales of dynamics within plant communities. En: Peterson DL y Parker VT (Eds) "Ecological scale. Theory and applications"; Columbia University; pp. 171–191.
- Parodi L. 1940. La distribución geográfica de los talares de la Provincia de Buenos Aires. *Darwiniana* 4: 33–56.
- Perelman SB, León RJC y Oesterheld M. 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* 89: 562–577.
- Prieto AR. 1996. Late Quaternary vegetational and climatic changes in the pampa grassland of Argentina. *Quaternary Research* 45: 73–88.
- Sala O et al. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67: 27–32.
- Sánchez O et al. 1976. Estudio pedológico integral de los partidos de Magdalena y Brandsen (Prov. de Bs. As.). *Anales de Laboratorio de Ensayo de Materiales e Investigación Tecnológica*; Serie 2; Número 310: 1–119.
- Samuels CL y Drake JA. 1997. Divergent perspectives on community convergence. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 427–432.
- Schluter D y Ricklefs RE. 1993. Species diversity: an introduction to the problem. En: Ricklefs RE y Schluter D (Eds) "Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives"; University of Chicago Press; pp. 1–10.
- Scotland RW. 1992. Cladistic theory. En: Forey PL et al. (Eds) "Cladistics: a practical course in systematics"; The Systematics Association; Clarendon Press; pp. 3–13.

- Siebert DJ. 1992. Tree statistics; trees and 'confidence'; consensus trees; alternatives to parsimony; character weighting, character conflict and its resolution. En: Forey PL et al. (Eds) "Cladistics: a practical course in systematics"; The Systematics Association; Clarendon Press; pp. 72–88.
- Sober E. 1983. Parsimony in systematics: philosophical issues. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14: 335–357.
- Sokal RR y Rohlf FJ. 1995. *Biometry*. WH Freeman & Company; New York.
- Stone L y Roberts A. 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85: 74–79.
- Tricart JLF. 1973. La geomorfología de la Pampa Deprimida como base para los estudios edafológicos y agronómicos. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria; Buenos Aires.
- Vervoorst F. 1967. Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires). Serie Fitogeográfica 7; Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria; Buenos Aires.
- Wiley EO et al. 1991. The complete cladist. A primer of phylogenetic procedures. Museum of Natural History; Special Publication 19; University of Kansas; Lawrence.
- Wilson JB. 1990. Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's 'paradox of the plankton': evidence from New Zealand plant communities. *New Zealand Journal of Ecology* 13: 17–42.
- Zobel M. 1992. Plant species coexistence –the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos* 65: 314–320.
- Zobel M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* 12: 266–269.
- Zuloaga FO y Morrone O (Eds). 1996. Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina I; Pteridophyta, Gymnospermae y Angiospermae (Monocotyledoneae). Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden; Volume 60; Missouri Botanical Garden Press; Saint Louis.
- Zuloaga FO y Morrone O (Eds). 1999. Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina II; Dicotyledoneae. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden; Volume 74; Missouri Botanical Garden Press; Saint Louis.
- Zuloaga FO et al. 1994. Catálogo de la Familia Poaceae en la República Argentina. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden; Volume 47; Missouri Botanical Garden Press; Saint Louis.

* Partes de este capítulo han sido publicadas en:

- Cagnoni M, Faggi AM y Ribichich A. 1995. Carta de vegetación de la Reserva El Destino. *Contribuciones Científicas de la Sociedad Argentina de Estudios Geográficos*: 21-28.
- Cagnoni M, Faggi AM y Ribichich A. 1996. La vegetación de la Reserva El Destino (partido de Magdalena, provincia de Buenos Aires). *Parodiana* 9: 25–44.
- Ribichich AM. 2005. From null community to non-randomly structured actual plant assemblages: parsimony analysis of species co-occurrences. *Ecography* 28: 88–98.

SEGUNDA PARTE: ANÁLISIS DEL BOSQUE XEROFÍTICO

CAPÍTULO 3: ESTRUCTURA DE STAND *

INTRODUCCIÓN

La síntesis de la teoría moderna orientada a procesos sobre el ensamblaje de las comunidades de plantas (Grime 1977, 1979; Austin 1986; Noy-Meir y Van der Maarel 1987; Keddy 1992; Zobel 1992; Ricklefs y Schluter 1993a; Parker y Pickett 1998; Weiher y Keddy 1999; Wilson 1999; Wilson y Lee 2000; Hirao, Murakami y Onoyama 2005) sugiere seis condicionantes principales: la disponibilidad de especies del acervo regional, las limitaciones a la dispersión, la configuración del paisaje, las restricciones ambientales –incluidos los impactos de los disturbios–, las interacciones bióticas y los elementos estocásticos de la contingencia histórica. Las características de cualquier unidad ecológica –una región, un paisaje o un ensamble local de especies– se consideran modeladas por las influencias externas y por los procesos internos actuando en forma conjunta y secuencial (Zobel 1992, 1997; Ricklefs y Schluter 1993b; Parker y Pickett 1998; ver el capítulo dos de esta tesis) y la comunidad es percibida dentro de una jerarquía espacio-temporal de estructuras en la que los niveles jerárquicos se relacionan por diferentes conjuntos de procesos (Zobel 1992, 1997; Ricklefs y Schluter 1993b; cf. Parker y Pickett 1998). La disponibilidad de especies y las restricciones geográficas tienen una influencia directa sobre la organización comunitaria en el nivel regional. El nivel regional y el nivel local suelen articularse a través de la

configuración del paisaje y las condiciones ambientales (Ricklefs y Schluter 1993b, Zobel 1997). Las restricciones que impone el ambiente local actúan como un filtro para las especies del acervo regional que carecen de las características necesarias para sobrevivir en las condiciones locales. A su vez esas características de la historia de vida (Grime 1977, 1979; Grubb 1977; Tilman 1986, 1990) de las especies que logran traspasar el filtro ambiental suelen determinar el resultado del ensamblaje local de acuerdo a sus respuestas a los factores abióticos y a las interacciones bióticas (Keddy 1992; Zobel 1992, 1997, Ricklefs y Schluter 1993b). También puede ocurrir que los factores que operan en forma directa a escalas mayores o los factores estocásticos, que actúan transversalmente sobre toda la jerarquía comunitaria, condicionen crucialmente el ensamblaje local (Connor y Simberloff 1979; Ricklefs y Schluter 1993a; Samuels y Drake 1997; Hirao, Murakami y Onoyama 2005).

El bosque xerofítico bonaerense o “talar” (Subdistrito Platense del Distrito Central del Espinal Periestépico, Lewis y Collantes 1973) forma una estrecha banda que nace en el extremo norte de la provincia de Buenos Aires y corre paralela a la costa argentina del Río de la Plata hasta el sur del actual partido de Punta Indio, donde se bifurca en dos brazos. Uno de los brazos se interna por los partidos de Chascomús, Castelli, Dolores, Maipú y General Juan Madariaga. El otro brazo bordea la costa

bonaerense hasta la Laguna de Mar Chiquita. Ambos brazos se reúnen a la altura de la ciudad de General Juan Madariaga (Voorst 1967). Este bosque se caracteriza por la dominancia de *Celtis tala* y otras especies arbóreas –siempre árboles de maderas duras y crecimiento lento– acompañados por un sotobosque de hierbas, algunos arbustos y enredaderas (Voorst 1967, Lewis y Collantes 1973, Torres Robles y Tur 2005, ver el capítulo dos de esta tesis). Sostiene una rica fauna de vertebrados (Fundación Centro de Estudios y Proyectos del Ambiente – Fundación CEPA– 1989, Voglino et al. 2005), especialmente aves (Cueto 1996, Voglino et al. 2005). El talar es tradicionalmente considerado una comunidad edáfica o al menos fuertemente condicionada por el sustrato que la sustenta (Parodi 1940, Cabrera 1949, Voorst 1967, Lewis y Collantes 1973, Cabrera 1976, ver el capítulo dos de esta tesis). Sólo ocupa sitios con relieves positivos, caracterizados por la presencia de suelos con poca estructura, pobres en nutrientes, aunque ricos en calcio, relativamente más húmedos que los suelos del resto de los bosques secos periestépicos del centro de Argentina, pero mejor drenados que la mayoría del resto de los suelos de la depresión del Salado (Voorst 1967, Lewis y Collantes 1973). Plausiblemente, el segundo gran condicionante de la estructura de los talares es el disturbio de origen humano. Al igual que el resto de los bosques xerofíticos argentinos, estos bosques están sujetos a intensa alteración cultural desde el siglo dieciocho (Bárbaro 1994, Morello 2004). Los disturbios más importantes son el desmantelamiento completo del bosque y su suelo para la apertura y explotación de canteras de calcáreo, la tala rasa de fracciones para la implantación de huertas, y la extracción de madera para su uso como leña (Parodi 1940, Cabrera 1949, Voorst 1967, Lewis y Collantes

1973). Como consecuencia de esta última actividad, algunos fragmentos de bosque han sido completamente arrasados, otros han sido abandonados luego de talas más o menos selectivas e intensas y unos pocos han quedado relativamente inalterados. Actualmente, los talares están considerados uno de los tipos de bosques más amenazados del país por la expansión de las fronteras agropecuaria, urbana y turística (Morello 2004). Los bosques secos periestépicos argentinos están muy pobremente representados en el sistema de reservas del país (Brown y Pacheco 2005). Específicamente, los talares bonaerenses están protegidos en muy pocas reservas: un puñado de pequeñas reservas privadas y municipales ya implementadas o en gestión (Torres Robles y Tur 2005), la Reserva Privada Campos del Tuyú (aprox. 5 ha de talares, Cagnoni y Faggi 1993), la Reserva Científica Otamendi (aprox. 9 ha de talares, Chichizola 1993), la Reserva Natural Isla Martín García (aprox. 20 ha de talares, Lahitte y Hurrell 1994) y la Reserva de Biosfera Parque Costero del Sur (PCS), que sostiene extensos talares (2363 ha, Goya et al. 1992). Dentro de ésta última, aproximadamente 274 ha de talares pertenecen a la Reserva El Destino (ver el prólogo de esta tesis) que incluye un importante sector de bosque libre de disturbio de origen humano al menos desde principios de siglo y diversos sectores con distinta edad de abandono de prácticas de corte (comunicación personal de Ricardo Pearson 1987). Los talares de El Destino están considerados como los mejor preservados dentro del PCS (Fundación CEPA 1989, Arturi 2005). La Reserva El Destino ha sido recientemente identificada como un área prioritaria para la conservación de los talares en razón de presentar grandes fragmentos continuos de bosque cerrado y, a la vez, alta diversidad y contraste de distintas unidades de

paisaje, lo que podría favorecer a la fauna dependiente de alta heterogeneidad de hábitat (Stupino, Arturi y Frangi 2004).

La unidad de análisis de los bosques en el nivel local suele ser el stand. Se puede considerar como stand a cualquier área de bosque cuya estructura se diferencie de la que se observa en las adyacencias (Lindenmayer y Franklin 2002). La caracterización de la estructura de stand está comúnmente basada en un conjunto de medidas individuales simples, especialmente de los árboles, a partir de las cuales se derivan descriptores que se consideran informativos (Stone y Porter 1998, McElhinny et al. 2005). En este capítulo mi objetivo general es describir y comparar la estructura de stand de la vegetación leñosa de un fragmento de talar longevo y dos fracciones de talares con crecimiento post-corte de la Reserva El Destino. La hipótesis de trabajo que guía este análisis supone que las condiciones edáficas de los sitios y sus respectivas historias de disturbio condicionaron las respuestas de los árboles con arreglo a sus estrategias de vida y determinaron las estructuras de stand de los sitios estudiados. Para explorar y ajustar estos supuestos generales, atiendo tres objetivos parciales: 1) caracterizar la composición específica del dosel del bosque, las abundancias y las estructuras poblacionales de tamaño de las especies de árboles presentes y las propiedades de los suelos en el fragmento de talar longevo y en las fracciones de talares con crecimiento post-corte; 2) relacionar las características estructurales con las estrategias de vida de los árboles, las propiedades de los suelos y las historias de disturbio; 3) interpretar los resultados a través de hipótesis específicas basadas en la teoría moderna sobre el ensamblaje local de las comunidades de plantas en general y de los bosques en

particular. Además de proveer indicios sobre los procesos de organización de los talares en el nivel local, los resultados de este análisis pueden proveer información relevante para guiar acciones de conservación, restauración y manejo (Aber 1987, Franklin 1988, Tyrrell y Crow 1994, O'Hara 1998) en estos bosques en rápida desaparición.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de estudio y toma de datos

Tanto el fragmento de talar longevo como las dos fracciones de talares con crecimiento secundario ocupan bancos de conchillas formados por valvas desarticuladas, fragmentos de valvas y gravas de tosca sueltas que se encuentran en una posición intermedia con respecto al río (sistema II de cordones de playa; Cavallotto 1996, 2002; Cavallotto, Violante y Parker 2004) dentro del conjunto de bancos costeros del Río de la Plata que sostienen al talar entre las cotas de 5 y 2,5 msnm (ver el capítulo dos de esta tesis). En esta posición, el talar se desarrolla sobre un Leptosol (International Society of Soil Science, International Soil Reference and Information Centre y Food and Agriculture Organization of the United Nations –ISSS, ISRIC y FAO– 1998); que está comprendido en la unidad cartográfica “M1” de Sánchez et al. (1976, ver el capítulo dos de esta tesis); y se presenta predominantemente como bosque cerrado continuo (Stupino, Arturi y Frangi 2004).

Bosque longevo – Veintiséis parcelas de 10 x 20 metros fueron dispuestas al azar a lo largo de los ejes longitudinales de los bancos de conchillas con más de 15 metros de ancho que forman el sistema II de cordones de playa

(Cavallotto 1996, 2002; Cavallotto, Violante y Parker 2004) en el área de máxima protección de la Reserva El Destino. Se abarcó todo el rango de este sistema de cordones, desde el más cercano al río –costero o externo– hasta el más interno (Figura 1). En cada parcela, la especie y el perímetro a la altura del pecho del tronco principal y las ramas laterales fueron registrados para todos los árboles enraizados de más de 1,25 metros de altura. La densidad de plántulas (árboles jóvenes, entre la emergencia y la expansión de las primeras hojas normales) y/o juveniles (árboles jóvenes con menos de 1,25 metros de altura, excluyendo a las plántulas) por especie fue registrada en tres rangos: menos de 5, entre 5 y 40, más de 40 plántulas y/o juveniles por parcela. Una calicata de un metro de profundidad fue abierta en el banco más externo, otra en el intermedio y otra en el más interno (Figura 1). Se midieron las profundidades de los horizontes A, AC y C. Se tomaron muestras para determinar en laboratorio: la textura (densímetro, Gaucher 1971) de los dos horizontes superiores, el pH (suelo:agua=1:2,5) y la conductividad (extracto de saturación del suelo, Gaucher 1971) de los tres horizontes, y los contenidos totales de C (Walkley–Black reducido modificado por Richter; Richter, Massen y Mizuno 1973), N (Kjeldahl; Conti, Richter y Giufre 1976), P extraíble (Olsen; Olsen et al. 1954, que está considerado como el mejor método para estimar la disponibilidad de fósforo en suelos calcáreos, Cade-Menun y Lavkulich 1997) y calcio, magnesio, potasio y sodio intercambiables (extracción con NH_4OAc 1N pH 7; Richter, Conti y Maccarini 1982) del horizonte superior.

Standings con crecimiento secundario – Se tomaron muestras en dos stands que sufrieron tala más o menos selectiva y sostenida de *Celtis tala*, con más de 30

años de crecimiento secundario libre de corte. No existe información precisa sobre las prácticas de corte, la fecha de comienzo de las actividades ni los volúmenes de extracción. Uno de estos stands ocupa bancos situados alrededor de 1000 metros desde la costa del río y no presenta recuperación aparente de *C. tala*. El otro stand ocupa bancos situados a más de 1200 metros desde la costa del río y presenta regeneración de *C. tala* por rebrote de los tocones remanentes de los árboles cortados. En cada uno de los stands, se dispusieron al azar nueve parcelas de 10 x 20 metros y se abrió una calicata de un metro de profundidad (Figura 1). La toma de medidas y muestras se realizó de igual forma que en el bosque longevo.

Caracterización y comparación de las estructuras de stand

Para describir formalmente las variantes estructurales que se observan dentro del bosque longevo, se aplicó un análisis factorial de correspondencias (AFC; Benzecri 1973, Greenacre 1984). El AFC es un método de exploración de datos especialmente diseñado para sintetizar grandes tablas de contingencia, es decir, frecuencias tabuladas de acuerdo a dos criterios cruzados. Una tabla de F unidades de muestra (filas) en las que se miden C variables (columnas) se puede representar como una nube de F puntos en un sistema de ejes C-dimensional, donde las coordenadas son las frecuencias observadas en cada unidad para cada variable. En todo análisis factorial se busca un sistema de ejes ortogonales – autovectores– de baja dimensionalidad que atraviese la nube de puntos en las direcciones de mayor dispersión o variación de las coordenadas estandarizadas de alguna manera, con el fin de revelar la estructura de los datos. En el

AFC, el objetivo es encontrar una expresión gráfica que ubique cercanas entre sí a las variables que tienen similares perfiles –distribuciones condicionadas– a través de las unidades de muestra, cercanas entre sí a las unidades de muestra que tienen perfiles similares a través de las variables, y mutuamente próximas o lejanas entre sí a las variables y las unidades de muestra que correlacionan positiva o negativamente en los datos y se apartan de lo que cabría esperar en condiciones de independencia entre ellas. La lógica del AFC está basada en el análisis de chi-cuadrado de independencia (Sokal y Rohlf 1995). Si n_{fc} es la frecuencia observada en la celda fc de la fila f y la columna c , $n_{..}$ es el número de observaciones totales, $n_{fc}/n_{..}=p_{fc}$ es la frecuencia relativa observada en la celda fc , la suma de las p_{fc} de todas las filas en cada columna, $p_{.c}$, es la frecuencia relativa observada en la columna c , y la suma de las p_{fc} de todas las columnas en cada fila, $p_{f.}$, es la frecuencia relativa observada en la fila f , entonces las distribuciones de frecuencias de las variables son independientes de las unidades de muestra si se cumple $p_{fc}=p_{f.} p_{.c}$ para todas las celdas. El estadístico chi-cuadrado:

$$X^2 = \sum_{f=1}^F \sum_{c=1}^C (n_{fc} - n_{..} p_{f.} p_{.c})^2 / n_{..} p_{f.} p_{.c}$$

mide la discrepancia entre los datos y la hipótesis de independencia. El procedimiento del AFC busca sucesivamente los ejes ortogonales que mejor aproximan al modelo de independencia con respecto a los cuales centra y representa los perfiles de las filas y las columnas observadas ponderadas por sus respectivas frecuencias relativas, de manera que expresa las similitudes respectivas y las discrepancias con respecto a la independencia, que se miden por la inercia global del sistema:

$$X^2/n_{..} = \sum_{f=1}^F \sum_{c=1}^C (p_{fc} - p_{f.} p_{.c})^2 / p_{f.} p_{.c}$$

De esta manera, cada nuevo eje lleva asociada la máxima contribución residual posible de inercia:

$$X^2/n_{..} = \sum_{k=1}^{\min(F, C)-1} \lambda_k^2$$

λ_k^2 = autovalor del eje k

Este análisis se aplicó a las frecuencias observadas de troncos principales en clases de diámetro a la altura del pecho –dap– por especie (ver Figura 3) en las 26 parcelas estudiadas en el bosque longevo (ver Figura 1). Los diámetros fueron calculados suponiendo que los troncos presentan áreas transversales circulares. Las coordenadas de las parcelas en los primeros cinco ejes del AFC fueron luego utilizadas como variables resumen para la clasificación de las parcelas mediante un análisis de agrupamiento de k -medias (AKM; Hartigan 1975), previa corroboración del supuesto de normalidad mediante los estadísticos g_1 y g_2 de simetría y kurtosis (Sokal y Rohlf 1995). El AKM reparte un conjunto de unidades de muestra en k grupos, de forma tal que cada unidad pertenezca al grupo cuyo centroide es el más cercano –en distancia euclídea– a la unidad. Todo el procedimiento se realizó mediante los módulos de análisis de correspondencias y análisis de agrupamientos del programa Statistica (StatSoft 1999). Los grupos de parcelas resultantes fueron considerados muestras representativas de distintos stands, es decir, fragmentos con estructuras diferentes, del bosque longevo. La racionalidad de este procedimiento reside en que la diversidad específica (composición) y de tamaños de diámetros pueden ser, particularmente en bosques templados,

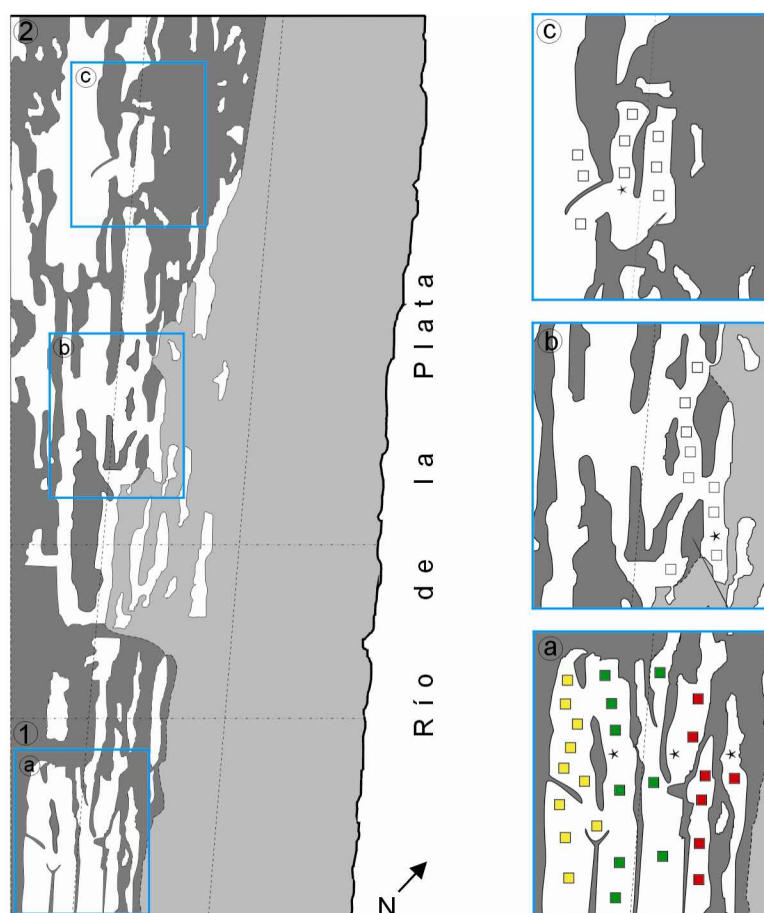


Figura 1. Localización de los sitios de estudio en el bosque xerofítico de la Reserva El Destino. Los bancos ocupados por bosque están representados en blanco, las áreas deprimidas del entorno, en grises oscuro y claro (a más y a menos de 2,5 msnm, respectivamente). Las diagonales están trazadas paralelas a la costa del río. 1= área de bosque longevo, 2= área con crecimiento post-corte. La banda intermedia comprende la zona peridoméstica alterada. a = detalle del sitio y la muestra en el bosque longevo. Los cuadrados rojos, verdes y amarillos representan las parcelas que luego fueron clasificadas como unidades de muestra de distintos stands (los colores corresponden a los utilizados en la Figura 3, ver el texto). b y c = detalles de los sitios y las muestras en los stands secundarios cercano al río e interno, respectivamente. Los cuadrados blancos representan las parcelas que se utilizaron como unidades de muestra. Las estrellas indican las cinco calicatas.

buenos sucedáneos de varios atributos de la estructura vertical y horizontal. Entonces, estos análisis multivariados pueden reflejar la complejidad estructural (McElhinny et al. 2005) del bosque longevo y sus variantes, y facilitar su clasificación.

Se calcularon la densidad de los árboles (árboles por parcela), el área basal de los árboles (suma de las áreas transversales de los troncos principales más las ramas laterales) por parcela, el número promedio de ramificaciones a la altura del pecho (tronco principal más ramas laterales) por árbol por parcela, y la desviación estándar, el mínimo y el máximo de los dap por parcela para el total de los árboles para el bosque longevo en su conjunto y para los stands de bosque longevo y los stands con crecimiento secundario por separado. Las tres primeras variables también fueron calculadas para las

principales especies por separado. Los datos fueron utilizados para comparar los stands por medio de análisis de Kruskal-Wallis y comparaciones múltiples a posteriori de Dunn (Daniel 1978). Los atributos estudiados suelen variar significativamente entre stands longevos y secundarios, en particular en bosques templados. La densidad es una medida del espacio promedio entre árboles. Cambia entre stands longevos y secundarios cuando en los últimos ya se ha producido sobresaturación, pero no aún auto-raleo. El área basal es indicativa de la biomasa del stand. El grado de ramificación podría variar entre stands longevos y secundarios en casos como el de estudio, en que la principal especie cortada presenta rebrote de tocones. La desviación estándar del dap suele correlacionar con distintos índices de complejidad estructural y suele ser indicativa de la diversidad de microhábitats dentro del stand. Los grandes

árboles suelen ser los que presentan huecos ocupados por animales silvestres, su presencia suele ser un buen indicador de la existencia de biomasa arbórea muerta en pie y de troncos caídos. Las abundancias relativas de las principales especies suelen diferenciarse entre stands longevos y secundarios en bosques templados más que la riqueza, que es una variable más afectada en los bosques tropicales (McElhinny et al. 2005). También fueron calculadas, para las muestras del bosque longevo en su conjunto y para los stands de bosque longevo y los stands con crecimiento secundario por separado, las frecuencias relativas de parcelas donde se detectaron plántulas y/o juveniles, las medianas del rango de densidad de plántulas y/o juveniles por especie, y las distribuciones de frecuencias de los árboles (troncos principales) en clases de dap (incrementos de 5 cm) por especie. Las estructuras de tamaños observadas fueron contrastadas con una función exponencial esperada $f(x)=\beta e^{-\beta x}$ donde $f(x)$ es la frecuencia esperada de individuos de tamaño x . Esta distribución fue elegida para la comparación porque genera una curva en forma de J invertida, que es un patrón usualmente esperado para especies dominantes en stands longevos con poco o ningún disturbio (Muller 1982) e indica regeneración activa en el stand (ver McElhinny et al. 2005). Para las poblaciones de árboles que alcanzaron los requisitos numéricos, se puso a prueba la bondad de ajuste a esta función (hipótesis nula = las frecuencias de árboles en clases de tamaño de dap están distribuidas según una función exponencial negativa) usando el estadístico D^2 de Pearson (Meyer 1972).

RESULTADOS

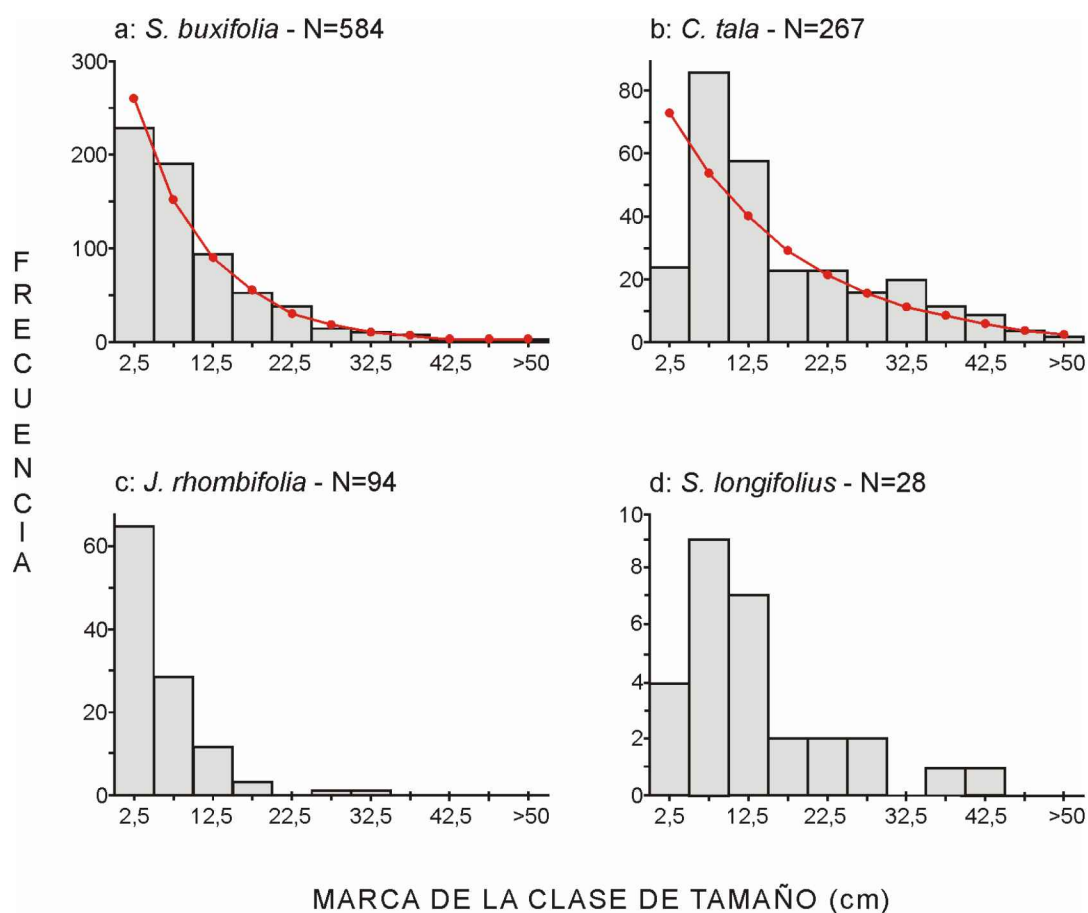
Bosque longevo

Abundancias y estructuras de tamaños de los árboles – La especie dominante del dosel es *Scutia buxifolia*. Le sigue en importancia *Celtis tala*. *Jodina rhombifolia* y *Schinus longifolius* son especies menos abundantes y *Sambucus australis* es una especie rara. Todas las especies, pero principalmente *S. buxifolia* y *C. tala* tienden a presentarse agrupadas. *C. tala* es la única especie con más de dos ramificaciones en promedio por árbol (Tabla 1). Las medianas de la desviación estándar de los dap, el mínimo dap y el máximo dap en las 26 parcelas resultaron respectivamente 9,3 (mín=4,8; máx=18,4), 0,8 cm (mín=0,3 cm; máx=5,7 cm) y 39,2 cm (mín=25,0 cm; máx=51,6 cm). La distribución de tamaños de *S. buxifolia* (Figura 2a) queda relativamente bien descrita por el modelo exponencial ($D^2=17,9$; $gl=9$; $0,025 < p < 0,050$). El ajuste pobre en parte podría deberse a truncamiento de la muestra en la primera clase de tamaño, pero las plántulas y juveniles de esta especie solo aparecen esporádicamente (Tabla 1). La distribución de tamaños de *C. tala* fluctúa y presenta tres picos dentro de una tendencia general decadente (Figura 2b). Su ajuste a la distribución exponencial es muy pobre ($D^2=73,7$; $gl=9$; $p < 0,005$). No se detectaron plántulas ni juveniles de esta especie en todo el bosque longevo (Tabla 1). *Jodina rhombifolia* muestra una distribución de tamaños con forma de J invertida y presenta numerosas plántulas, *S. longifolius* muestra una estructura de tamaños con forma de campana truncada a la izquierda y presenta baja densidad de plántulas (Figuras 2c y 2d, Tabla 1). Se detectaron abundantes plántulas del árbol exótico *Ligustrum lucidum* (Tabla 1).

Tabla 1. Descriptores de la estructura de stand del bosque xerofítico longevo de la Reserva El Destino. M = mediana. N = 26 para los dos primeros descriptores. Los dos últimos descriptores dependen de la presencia de la especie cuantificada. Para "ramificaciones por árbol": N *S. buxifolia* = 26, N *C. tala* = 25, N *J. rhombifolia* = 18, N *S. longifolius* = 8, N *S. australis* = 8. Para "plántulas y juveniles" ver f = frecuencia relativa de presencia por parcela (N = 26) de plántulas y/o juveniles. Parcela = 200 m².

DESCRIPTOR	DENSIDAD		ÁREA BASAL		RAMIFICACIONES		PLÁNTULAS	
	indvs. por parcela		dm ² por parcela		por ÁRBOL por parcela		y JUVENILES	
ESPECIE	M	(mín-máx)	M	(mín-máx)	M	(mín-máx)	f	M
<i>Scutia buxifolia</i>	15	(1 - 128)	38,66	(1,1 - 102,2)	1,67	(1,1 - 4,2)	0,34	5 - 40
<i>Celtis tala</i>	11	(0 - 21)	44,38	(0,0 - 138,9)	2,11	(1,3 - 10,0)	0,00	—
<i>Jodina rhombifolia</i>	2	(0 - 11)	0,57	(0,0 - 11,2)	1,10	(1,0 - 3,0)	1,00	> 40
<i>Schinus longifolius</i>	0	(0 - 9)	0,00	(0,0 - 20,8)	1,00	(1,0 - 1,7)	0,12	< 5
<i>Sambucus australis</i>	0	(0 - 2)	0,00	(0,0 - 3,8)	1,50	(1,0 - 3,0)	0,50	5 - 40
<i>Ligustrum lucidum</i>	0	(0 - 0)	0,00	(0,0 - 0,0)	—	—	0,92	> 40
Total	30	(6 - 148)	94,42	(42,1 - 47,2)	1,80	(1,4 - 4,3)	—	—

Figura 2. Distribuciones de frecuencias de los diámetros a la altura del pecho de las principales especies de árboles en el bosque xerofítico longevo de la Reserva El Destino. N = número total de árboles >1,25 m de altura. Marca de la clase de tamaño = tamaño promedio de la clase. Barras = frecuencias observadas. Puntos unidos por líneas = frecuencias esperadas bajo el modelo exponencial (ver el texto).



Suelos – Las profundidades del horizonte A y, consecuentemente, del límite superior del horizonte AC gradualmente incrementan desde el banco más externo, a través del banco intermedio, hasta el banco interior (Tabla 2). Correlativamente, hay un cambio gradual de texturas más finas a texturas más gruesas tanto en el horizonte A como a mayor profundidad. Desde el más externo hasta el más interno, los bancos presentan concentraciones más o menos similares de carbono y nitrógeno en el horizonte A, pero la concentración de fósforo extraíble en el banco más externo es aproximadamente la mitad de la de los bancos intermedio e interior. Las variaciones de pH, conductividad y

concentración de sodio intercambiable en el horizonte A indican (ver Etchevehere 1976) que la salinidad de los suelos de los bancos aumenta hacia el río y a profundidad. El suelo del banco interno tiene alto pH, aunque menor que nueve a través de todo el perfil, que puede ser atribuido (ver Sánchez et al. 1976) a su alta concentración de calcio intercambiable que, al menos en el horizonte A, prácticamente duplica la de los suelos de los bancos costero e intermedio. Contrariamente, las concentraciones de magnesio y potasio intercambiables en el horizonte A descienden gradualmente desde el banco costero hacia el banco interno (Tabla 2).

Tabla 2. Propiedades de los suelos del bosque xerofítico longevo de la Reserva El Destino (ver texto). % tg/tfs = porcentajes de tierra gruesa (partículas \geq 200 μ m)/arena (200 μ m>partículas \geq 50 μ m)/limo (50 μ m>partículas \geq 2 μ m)/arcilla (2 μ m>partículas).

PROPIEDAD	HORIZONTE - PROFUNDIDAD cm		pH	C E	TEXTURA	C	N	P	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	K ⁺	Na ⁺
BANCO												
COSTERO	A	0 - 25	7,2	1,1	franca	2,6	0,3	2,8	14,5	5,0	1,3	5,6
					0/44/33/23							
	AC	25 - 56	9,7	2,3	franca	—	—	—	—	—	—	—
					0/49/29/21							
	C	56 - +	10,0	1,9	—————	—	—	—	—	—	—	—
INTERMEDIO	A	0 - 37	6,7	1,7	franca	3,2	0,3	5,8	14,0	3,4	0,9	3,0
					0/47/35/18							
	AC	37 - 77	9,6	7,4	franca	—	—	—	—	—	—	—
					1/41/38/20							
	C	77 - +	9,8	2,0	—————	—	—	—	—	—	—	—
INTERIOR	A	0 - 43	8,2	0,6	arenoso-franca	2,6	0,3	5,5	33,2	1,0	0,6	0,2
					5/71/13/5							
	AC	43 - 74	8,8	0,5	arenosa	—	—	—	—	—	—	—
					15/79/3/2							
	C	74 - +	8,9	0,3	—————	—	—	—	—	—	—	—

Clasificación y caracterización de los stands – Como resultado del AFC y el AKM, las parcelas estudiadas en el bosque longevo fueron asignadas a tres conjuntos, con una relación 1,177:0,690 de la distancia euclídea promedio entre los centroides de los grupos a la distancia euclídea promedio dentro de los grupos. Los tres conjuntos resultantes son considerados muestras representativas de diferentes stands longevos, los que de aquí en adelante son arbitrariamente llamados SP1, SP2 y SP3 (Figura 3). El stand SP1 comprende la fracción del bosque longevo que ocupa los bancos situados a unos 1000 m de la costa del Río de la Plata (ver Figura 1). Este stand está caracterizado por la presencia de árboles de *S. buxifolia* de menos de 15 cm de dap, árboles de *J. rhombifolia* de más de 30

cm de dap y una población de *S. longifolius* que abarca varias clases de tamaño (Figura 3). Los stands SP2 y SP3 comprenden dos aspectos del bosque que ocupan los bancos situados a más de 1200 m de la ribera del río (ver Figura 1). SP2 está caracterizado por la presencia de árboles de *C. tala* de menos de 30 cm de dap, árboles de *S. buxifolia* de más de 15 cm de dap, individuos de *S. australis* con dap entre 7,5 y 15 cm y árboles de *J. rhombifolia* con dap entre 15 y 22,5 cm. SP3 está caracterizado por la presencia de árboles de *C. tala* de más de 30 cm de dap y árboles de *J. rhombifolia* de menos de 30 cm de dap y por la presencia de individuos de *S. australis* de menos de 7,5 cm de dap y de más de 15 cm de dap (Figura 3).

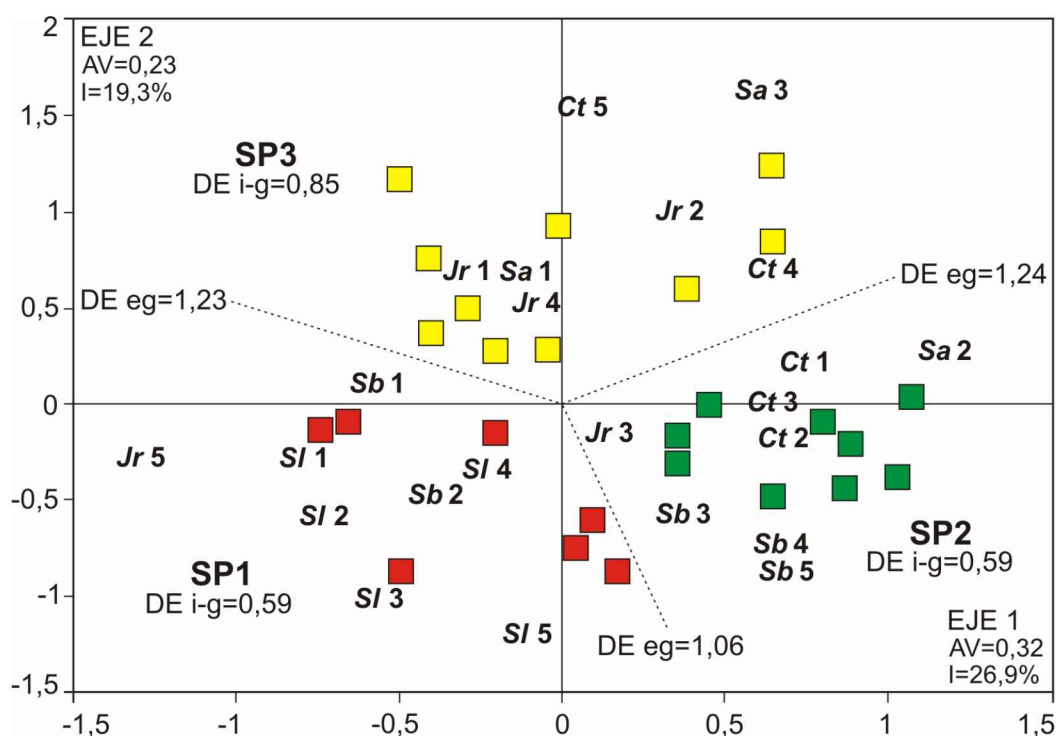


Figura 3. Clasificación de stands del bosque xerofítico longevo de la Reserva El Destino. 1 y 2 = ejes del análisis factorial de correspondencias, AV = autovalor, I = inercia porcentual. Los cuadrados rojos, verdes y amarillos representan las coordenadas de las parcelas finalmente clasificadas como unidades de muestra de los stands SP1, SP2 y SP3 respectivamente. Las marcas "Xxn" indican las coordenadas de las respectivas especies en las clases de tamaño de diámetro correspondientes: Ct = *Celtis tala*, Sb = *Scutia buxifolia*, Sl = *Schinus longifolius*, Jr = *Jodina rhombifolia*, Sa = *Sambucus australis*; 1 a 5 = clases de tamaño: incrementos de 10 cm para Ct y de 7,5 cm para el resto de las especies. DE = distancia euclídea promedio calculada por el análisis de agrupamiento de k-medias: i-g = dentro de los grupos, eg = entre los centroides de los grupos adyacentes en la figura.

Estructuras de stand – SP1, SP2 y SP3 no difieren significativamente en la densidad total de árboles, el área basal total y el número promedio global de ramificaciones por árbol. En SP1, la desviación estándar de los dap y el dap máximo son significativamente menores que en SP3. SP1 está dominado por *S. buxifolia* y sostiene significativamente mayor densidad de *S. buxifolia* que los otros dos stands longevos (Tabla 3). En este stand, la distribución de tamaños de esta especie (Figura 4a) no ajusta a la función exponencial ($D^2=48,7$; $gl=9$; $p<<0,005$). Por su parte, la distribución de tamaños de *C. tala* (Figura 4b) es similar a la estructura de la población del bosque longevo tomado en su conjunto (Figura 2b), es decir, muestra fluctuaciones dentro de una tendencia general decadente. *Schinus longifolius* también presenta una estructura de tamaños virtualmente idéntica a la de la especie en el bosque longevo en su conjunto (cp. Figuras 4c y 2d), en este caso debido a que la población está prácticamente restringida a este stand. *Jodina rhombifolia* muestra una distribución de tamaños con forma de J invertida (Figura 4d). SP2 y SP3 están codominados por *S. buxifolia* y *C. tala*, aunque éste último domina en SP3 por área basal. SP2 sostiene significativamente mayor área basal de *S. buxifolia* que SP3, y ambos SP2 y SP3 sostienen significativamente más alta densidad (SP2) o mayor área basal (SP3) de *C. tala* que SP1 (Tabla 3). En SP2, las distribuciones de tamaños de *S. buxifolia* y *C. tala* no ajustan al modelo exponencial ($D^2=40,4$ y $D^2=65,3$ respectivamente; $gl=9$; $p<<0,005$). La estructura de *C. tala* repite el patrón observado en el conjunto del bosque longevo (cp. Figuras 4f y 2b). En tanto que los adultos de las otras especies del dosel son escasos en este stand, sus plántulas y juveniles muestran abundancias variables (Tabla 3). En SP3, la distribución de tamaños de *S. buxifolia*

(Figura 4g) ajusta a la función exponencial ($D^2=12,3$; $gl=9$; $0,100<p<0,250$). De manera concordante, las plántulas y juveniles de esta especie son abundantes en este stand (Tabla 3). La distribución de tamaños de *C. tala* (Figura 4h) no ajusta al modelo exponencial ($D^2=45,7$; $gl=9$; $p<<0,005$) y repite el patrón observado en el conjunto del bosque longevo (Figura 2b). *Jodina rhombifolia* presenta una estructura de tamaños con forma de J invertida (Figura 4i) y numerosas plántulas (Tabla 3).

Stands con crecimiento secundario

Estructuras de stand – El stand cercano al río (ver Figura 1), de aquí en adelante arbitrariamente denominado SSNR, está dominado por *S. buxifolia* seguido por *S. longifolius* (Tabla 3). La estructura de tamaños de *S. buxifolia* (Figura 5a) no ajusta a la función exponencial ($D^2=83,3$; $gl=9$; $p<<0,005$). *Schinus longifolius* presenta una distribución de frecuencias de individuos cercana a la regularidad entre las clases de 5 a 30 cm de dap (Figura 5b). El stand interno (ver Figura 1), de aquí en adelante arbitrariamente denominado SSR, está dominado por *S. buxifolia* seguido por *C. tala* (Tabla 3). *Scutia buxifolia* presenta una distribución de tamaños con forma de J invertida (Figura 5c), pero la bondad de ajuste al modelo exponencial es pobre ($D^2=20,0$; $gl=9$; $0,010<p<0,025$). La mayor parte de los árboles de *C. tala* están dentro de las clases de 5 a 15 cm de dap (Figura 5d). En este stand, la tercera especie en orden de abundancia es *S. longifolius* (Tabla 3), que presenta una estructura de tamaños con forma de campana (Figura 5e). SSNR y SSR no difieren significativamente en densidad de árboles ni en área basal total, pero SSR sostiene un promedio de ramificaciones por árbol significativamente más alto

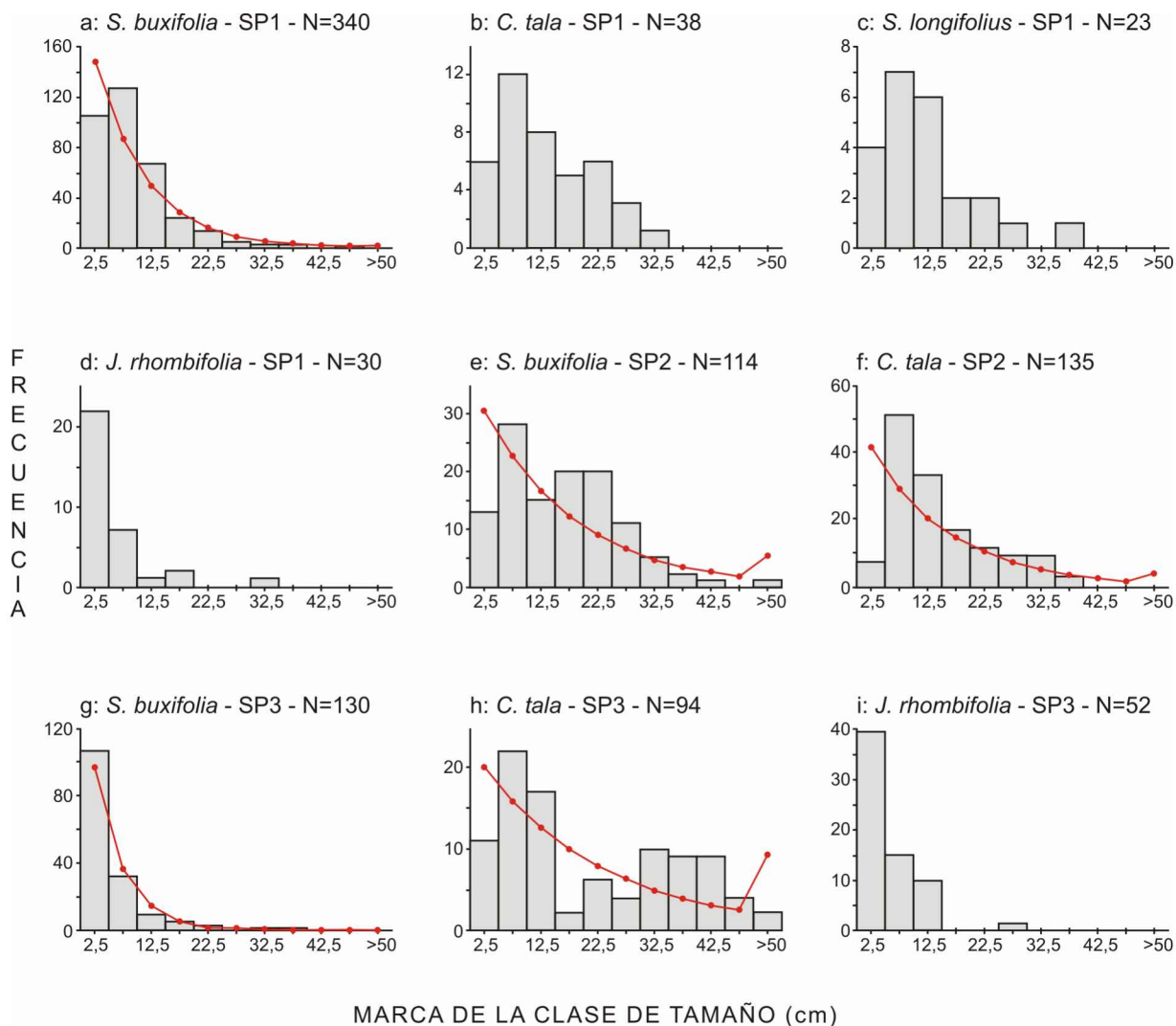
que el de SSNR (Tabla 3). También SSR sostiene significativamente mayor

densidad y área basal de *C. tala* que SSNR (Tabla 3).

Tabla 3. Descriptores de la estructura de stands longevos (SP1, SP2 y SP3) y stands con crecimiento secundario (SSNR y SSR) del bosque xerofítico de la Reserva El Destino. Para cada stand figuran, en la primera columna, medianas y, en la segunda columna entre paréntesis, mínimos y máximos correspondientes para las seis primeras variables. DAP = diámetro a la altura del pecho. Para “plántulas y/o juveniles” la primera columna indica f = frecuencia relativa de presencia por parcela y la segunda columna la mediana del rango de abundancia. $N_{SP1} = 7$, $N_{SP2} = 9$, $N_{SP3} = 10$, $N_{SSNR} = 9$ y $N_{SSR} = 9$ para todos los descriptores y especies excepto 1) los siguientes casos de “ramificaciones por árbol” $N_{C. tala} = 6$, $N_{S. longifolius} = 5$, $N_{J. rhombifolia} = 4$ en SP1, $N_{S. longifolius} = 3$, $N_{J. rhombifolia} = 6$, $N_{S. australis} = 4$ en SP2, $N_{J. rhombifolia} = 8$, $N_{S. australis} = 4$ en SP3, $N_{C. tala} = 2$, $N_{J. rhombifolia} = 1$ en SSNR y $N_{S. longifolius} = 8$ en SSR; y 2) las medianas de la abundancia en “plántulas y/o juveniles” (ver f). Parcela = 200 m². H K-W = estadístico de Kruskal-Wallis. S y NS indican, respectivamente, una diferencia significativa o no entre stands para los parámetros cuantificados, con una probabilidad de error $P \leq 0,05$. Los stands con la misma letra en la tercera columna de cada fila difieren significativamente entre sí (comparaciones múltiples de Dunn; $\alpha = 0,20$; $k = 5$).

STAND	SP1	SP2	SP3	SSNR	SSR	H K-W	
DENSIDAD							
individuos por parcela							
<i>Scutia buxifolia</i>	32 (17 - 128) ab	12 (6 - 22) ac	13 (1 - 32) bd	62 (45 - 115) cd	23 (12 - 55)	27,3	S
<i>Celtis tala</i>	4 (0 - 16) a	15 (8 - 21) ab	11 (2 - 17) c	0 (0 - 3) bcd	14 (4 - 32) d	27,0	S
<i>Schinus longifolius</i>	3 (0 - 9) a	0 (0 - 2) b	0 (0 - 0) acd	14 (3 - 18) bc	1 (0 - 6) d	30,7	S
<i>Jodina rhombifolia</i>	1 (0 - 11)	1 (0 - 5)	5 (0 - 11) ab	0 (0 - 4) a	0 (0 - 0) b	17,7	S
<i>Sambucus australis</i>	0 (0 - 0)	0 (0 - 1)	0 (0 - 2)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)	12,5	S
Total	37 (20 - 148)	30 (20 - 41) a	27 (6 - 59) b	82 (51 - 129) ab	47 (24 - 77)	19,2	S
ÁREA BASAL							
dm ² por parcela							
<i>Scutia buxifolia</i>	62,9 (48 - 102) ab	43,8 (23 - 65) c	6,8 (1 - 34) acd	41,1 (21 - 56) d	28,8 (13 - 51) b	29,4	S
<i>Celtis tala</i>	14,9 (0 - 30) a	44,4 (21 - 62) b	80,8 (29 - 139) ac	0,0 (0 - 1) bcd	37,8 (6 - 66) d	32,5	S
<i>Schinus longifolius</i>	3,2 (0 - 21)	0,0 (0 - 20) a	0,0 (0 - 0) bc	30,0 (12 - 67) ab	8,2 (0 - 31) c	29,9	S
<i>Jodina rhombifolia</i>	0,0 (0 - 8)	0,2 (0 - 3)	1,1 (0 - 11) ab	0,0 (0 - 0) a	0,0 (0 - 0) b	18,3	S
<i>Sambucus australis</i>	0,0 (0 - 0)	0,0 (0 - 2)	0,0 (0 - 4)	0,0 (0 - 0)	0,0 (0 - 0)	12,4	S
Total	94,9 (69 - 119)	88,3 (73 - 110)	97,2 (42 - 147)	73,0 (47 - 108)	81,3 (48 - 119)	4,6	NS
RAMIFICACIONES							
por ÁRBOL por parcela							
<i>Scutia buxifolia</i>	1,6 (1,3 - 4,2)	1,6 (1,1 - 2,1)	1,9 (1,3 - 3,0)	1,5 (1,2 - 2,0)	1,8 (1,5 - 2,7)	7,5	NS
<i>Celtis tala</i>	2,3 (1,3 - 3,5)	1,8 (1,5 - 2,3) a	2,3 (1,3 - 10,0)	2,0 (2,0 - 2,0)	4,0 (1,9 - 8,7) a	14,5	S
<i>Schinus longifolius</i>	1,0 (1,0 - 1,7)	1,0 (1,0 - 1,5)	—	1,0 (1,0 - 1,3)	1,0 (1,0 - 1,5)	—	
<i>Jodina rhombifolia</i>	1,3 (1,0 - 1,8)	1,5 (1,0 - 2,0)	1,3 (1,0 - 3,0)	1,3 (1,3 - 1,3)	—	—	
<i>Sambucus australis</i>	—	1,0 (1,0 - 3,0)	2,0 (1,5 - 3,0)	—	—	—	
Total	1,6 (1,4 - 3,9)	1,7 (1,5 - 2,0) a	2,3 (1,5 - 4,3) b	1,4 (1,2 - 2,1) bc	2,4 (1,7 - 4,4) ac	19,8	S
DESVÍO. ST. de DAP	8,7 (4,8 - 10,6) a	9,3 (7,1 - 11,7) bc	13,4 (6,0 - 18,4) ade	6,0 (5,0 - 7,1) bd	5,9 (4,8 - 7,1) ce	25,6	S
MÍNIMO DAP en cm	1,0 (0,6 - 3,8)	1,1 (0,3 - 5,7)	0,6 (0,3 - 2,2)	0,6 (0,3 - 1,9)	1,1 (0,6 - 3,3)	7,3	NS
MÁXIMO DAP en cm	31,7 (25,0 - 45,0) a	38,2 (31,0 - 51,0)	47,1 (34,7 - 51,6) abc	30,6 (25,1 - 37,9) b	31,2 (18,8 - 39,8) c	21,4	S
PLÁNTULAS y/o JUVENILES							
<i>Scutia buxifolia</i>	0,00 —	0,11 < 5	0,80 5 - 40	0,00 —	0,00 —	—	
<i>Celtis tala</i>	0,00 —	0,00 —	0,00 —	0,00 —	0,00 —	—	
<i>Schinus longifolius</i>	0,29 < 5	0,11 < 5	0,00 —	0,00 —	0,00 —	—	
<i>Jodina rhombifolia</i>	1,00 5 - 40	1,00 5 - 40	1,00 > 40	0,56 5 - 40	0,11 < 5	—	
<i>Sambucus australis</i>	0,00 —	0,78 < 5	0,60 5 - 40	0,00 —	0,00 —	—	
<i>Ligustrum lucidum</i>	1,00 > 40	1,00 > 40	0,80 5 - 40	0,78 5 - 40	0,22 5 - 40	—	

Figura 4. Distribuciones de frecuencias de los diámetros a la altura del pecho de las principales especies de árboles en los stands longevos (SP1, SP2 y SP3) del bosque xerofítico de la Reserva El Destino. N = número total de árboles >1,25 m de altura. Marca de la clase de tamaño = tamaño promedio de la clase. Barras = frecuencias observadas. Puntos unidos por líneas = frecuencias esperadas bajo el modelo exponencial (ver el texto).



Suelos – Los stands SSNR y SSR difieren en la profundidad de los horizontes edáficos, pero éstos no presentan variaciones texturales muy marcadas, ni en superficie ni a mayor profundidad (Tabla 4). Ambos stands presentan concentraciones similares de carbono y nitrógeno en el horizonte A, pero la concentración de fósforo extraíble en el stand SSNR es aproximadamente la mitad de la del stand SSR. Los valores de pH, conductividad y concentración de sodio intercambiable

indican salinidad en aumento desde la superficie hacia la profundidad en SSNR y salinidad baja a través de todo el perfil del suelo en SSR. En el horizonte A del suelo, la concentración de calcio intercambiable es más alta en SSNR que en SSR, en tanto que las concentraciones de magnesio y potasio intercambiables son ligeramente superiores en SSR que en SSNR (Tabla 4).

Figura 5. Distribuciones de frecuencias de los diámetros a la altura del pecho de las principales especies de árboles en los stands con crecimiento secundario (SSNR y SSR) del bosque xerofítico de la Reserva El Destino. N = número total de árboles >1,25 m de altura. Marca de la clase de tamaño = tamaño promedio de la clase. Barras = frecuencias observadas. Puntos unidos por líneas = frecuencias esperadas bajo el modelo exponencial (ver el texto).

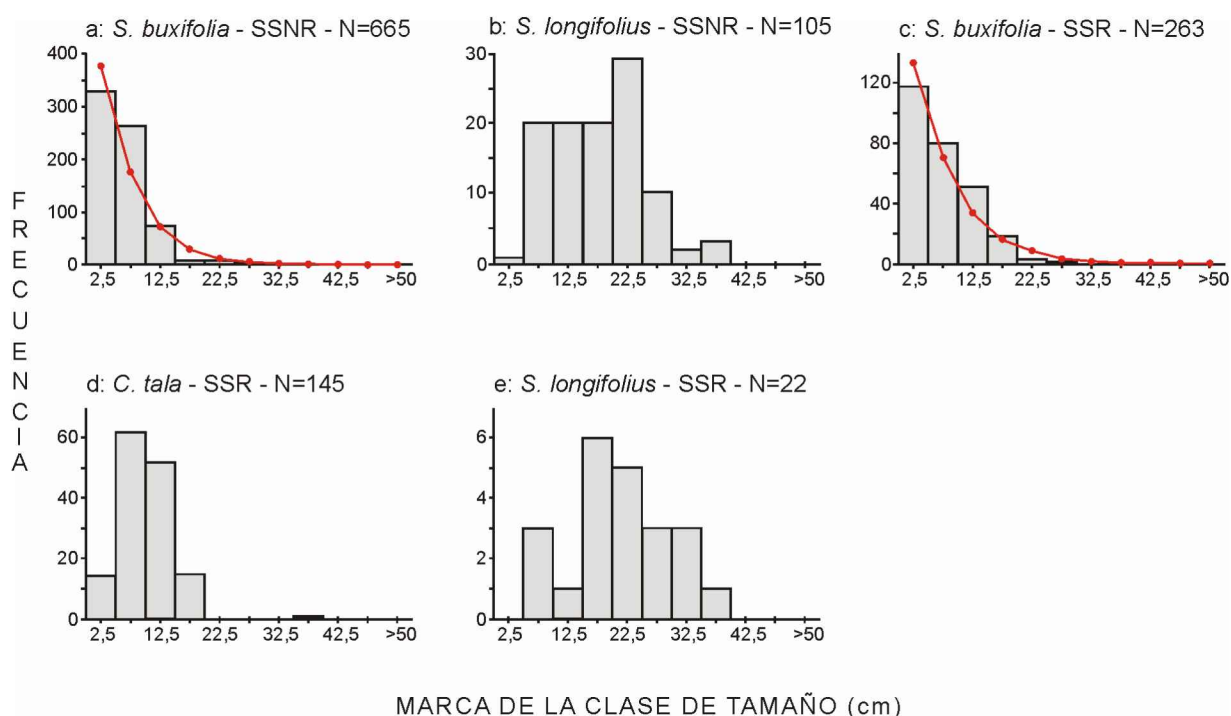


Tabla 4. Propiedades de los suelos de los stands con crecimiento secundario (SSNR y SSR) del bosque xerofítico de la Reserva El Destino (ver texto). % tg/tfs = porcentajes de tierra gruesa (partículas $\geq 200 \mu\text{m}$)/arena ($200 \mu\text{m} > \text{partículas} \geq 50 \mu\text{m}$)/limo ($50 \mu\text{m} > \text{partículas} \geq 2 \mu\text{m}$)/arcilla ($2 \mu\text{m} > \text{partículas}$).

PROPIEDAD	HORIZONTE - PROFUNDIDAD cm		pH	C E	TEXTURA	C	N	P	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	K ⁺	Na ⁺
				mS/cm	% tg/tfs	%	%	ppm	meq/100 g			
STAND												
SSNR	A	0 - 27	8,0	0,5	franco-arenosa	3,9	0,4	5,8	42,0	1,5	0,8	0,3
					26/51/13/9							
	AC	27 - 46	8,4	0,8	arenosa	—	—	—	—	—	—	—
					76/22/1/2							
	C	46 - +	8,4	3,6	—————	—	—	—	—	—	—	—
SSR	A	0 - 40	7,9	0,7	franco-arenosa	3,5	0,3	13,5	32,1	1,9	1,5	0,3
					10/59/15/16							
	AC	40 - 59	8,6	0,3	arenosa	—	—	—	—	—	—	—
					6/84/5/6							
	C	59 - +	8,4	0,4	—————	—	—	—	—	—	—	—

Comparación de los stands longevos y los stands con crecimiento secundario

El stand SSNR no difiere significativamente de SP1 en ninguna variable de abundancia y tampoco difiere de SP2 ni de SP3 en área basal total. SSNR sí sostiene significativamente mayor densidad total de individuos que SP2 y SP3, significativamente menor promedio de ramificaciones por árbol que SP3, significativamente menor desviación estándar de los dap que SP2 y SP3, y significativamente menor dap máximo que SP3 (Tabla 3). *Scutia buxifolia* presenta significativamente más área basal en SSNR que en SP3, de igual manera que *S. longifolius*, pero con respecto tanto a SP2 como a SP3. Por otra parte, SSNR presenta significativamente menor densidad y área basal de *C. tala* que SP2 y SP3, y significativamente menor densidad y área basal de *J. rhombifolia* que SP3 (Tabla 3). SSR no difiere significativamente en la densidad y el área basal total de árboles con respecto a ningún stand longevo. SSR sí sostiene significativamente mayor promedio de ramificaciones por árbol que SP2. SSR tiene significativamente menor desviación estándar de los dap que SP2 y SP3, y significativamente menor dap máximo que SP3. Además, SSR sostiene significativamente menor densidad y área basal de *J. rhombifolia*, pero mayor densidad y área basal de *S. longifolius* que SP3, y menor área basal de *S. buxifolia* que SP1. SSR no difiere significativamente en densidad o área basal de *C. tala* con respecto a ninguno de los stands longevos. El promedio de ramificaciones por árbol de *C. tala* es significativamente mayor en SSR que en SP2 (Tabla 3). La estructura de tamaños de *C. tala* en SSR es muy similar a la que la especie presenta en el bosque longevo, excluidas las clases de gran tamaño (cp. Figuras 5d y 2b).

DISCUSIÓN

Características estructurales del bosque longevo y de los stands con crecimiento secundario

El talar longevo de la Reserva El Destino presenta cinco especies de árboles en el dosel, 1566 árboles/ha y 46,73 m²/ha de área basal total (promedios de las medianas que figuran en la Tabla 3). En este bosque se identificaron tres stands diferentes: uno cercano al río, SP1, dominado por *S. buxifolia*, y dos interiores, SP2 y SP3, codominados por *C. tala* y *S. buxifolia*. Esta configuración local equipara con el patrón regional que Goya et al. (1992) detectaron mediante el análisis de fotografías aéreas del PCS: SP1 corresponde al “bosque de *S. buxifolia*”, que ocupa bancos cercanos al Río de la Plata, y SP2 y SP3 corresponden al “bosque de *C. tala* – *S. buxifolia*”, que ocupa bancos internos. La continuidad de este patrón a través de la región indica que el stand costero SSNR y el stand interno SSR pueden ser verosímilmente considerados contrapartes con crecimiento post-corte de los stands longevos SP1 y SP2 o SP3 respectivamente. En tanto que las diferencias en las propiedades físicas de los suelos de SSNR y SP1 generan dudas sobre su correspondencia, la equiparación entre SSR y SP2 se refuerza por las similitudes de sus suelos. Las diferencias en las propiedades químicas de los respectivos suelos pueden en cierta medida soslayarse porque el estatus de los nutrientes en stands que fueron sometidos a corte es usualmente transitorio (Canham y Marks 1985, Vitousek 1985). En este escenario, SSNR alcanzó, después de más de treinta años de crecimiento secundario, la densidad y el área basal total de árboles y grado de ramificación por árbol de su contraparte longeva SP1. Por su parte, SSR alcanzó la misma

densidad y la misma área basal total de árboles que sus contrapartes longevas, SP2 o SP3, pero no su complejidad estructural (cf. los valores de desviación estándar de los dap). También presenta SSR disimilitudes parciales con sus posibles contrapartes longevas en el grado de ramificación por árbol (cf. SSR y SP2) y en el máximo dap alcanzado (cf. SSR y SP3).

Estructuras de tamaños y estrategias de las poblaciones de árboles

Las distribuciones de frecuencias en clases de tamaño de las poblaciones de árboles estudiadas revelan distintos patrones: *Scutia buxifolia* muestra histogramas con forma de J invertida. Este patrón es característico de poblaciones en regeneración, estables o en expansión, tolerantes a la sombra (Muller 1982, Mc Cune y Cottam 1985), aunque también puede enmascarar mosaicos de grupos de árboles tolerantes o intolerantes a la sombra de igual tamaño o edad (Bonnicksen y Stone 1981). Las estructuras de tamaños de *S. buxifolia* en el bosque longevo sugieren una población con individuos en todas las clases de tamaño, con árboles medianos sobre-representados en SP2 y con plántulas, juveniles y árboles jóvenes concentrados en SP3 y SP1. *Scutia buxifolia* presenta varias características típicas de las especies tolerantes al stress (en el sentido de Grime 1977, 1979), tales como formar bancos de plántulas y tener hábito perennifolio, hojas coriáceas, madera muy dura y florecimiento y fructificación errática (Murriello, Arturi y Brown 1993). Las estructuras de tamaños de *C. tala* muestran fluctuaciones con picos positivos y negativos dentro de una tendencia general decadente. Este arreglo recuerda el llamado modelo ondulante de estructura de edades (Hett y Loucks 1976), que comúnmente

ajustan las poblaciones tolerantes a la sombra. Los histogramas de *C. tala* son análogos en los tres stands longevas, lo que pone de manifiesto que no hay agrupamiento diferencial por tamaños por stand. Esto permite inferir que los pulsos de reclutamiento no fueron dependientes de la apertura de grandes claros, sino de pequeños disturbios, tales como caídas de árboles. *Celtis tala* parece formar bancos de semillas, tiene hábito caducifolio y hojas mesomórficas, florece a continuación del pico de producción de hojas que coincide con el período de máxima productividad, a comienzos de la primavera (Murriello, Arturi y Brown 1993) y puede regenerarse vegetativamente con expansión lateral debajo de un dosel más o menos abierto (ver los datos sobre ramificación de esta especie en la Tabla 3). Todas estas características sugieren que *C. tala* es una especie competitiva (en el sentido de Grime 1977, 1979), con cierta tolerancia a la sombra (ver Ruiz Selmo 1998, Boffi Lissin et al. 1999, cf. Boffi Lissin 1993). En el bosque longevo, *Jodina rhombifolia* muestra bajo número de adultos, distribuciones de tamaños con forma de J invertida y alto reclutamiento, características que sugieren que ésta es una población en expansión (ver de Urquiza 1999, Filloy 2000). Tanto en los stands longevas como en los stands con crecimiento secundario las estructuras de tamaños con forma de campana de *S. longifolius* recuerdan al patrón esperado para las poblaciones pioneras, de especies intolerantes a la sombra (Mc Cune y Cottam 1985).

Respuestas poblacionales a las condiciones edáficas de los sitios

En el bosque longevo, el suelo del banco cercano al río presenta horizontes de menor espesor y material originario a menor profundidad que los

suelos de los bancos internos. También presenta este suelo textura más fina y presumiblemente la napa freática más cercana a la superficie que los suelos de los bancos internos (ver Arturi 1997a, Arturi y Goya 2004), así como también mayor concentración de sodio y menor concentración de fósforo y calcio. La profundidad del solum –horizontes A y AC– puede tomarse como un indicador general del nivel de fertilidad del suelo. La compactación del horizonte C posiblemente dificulte el desarrollo de raíces finas a profundidad (Sánchez et al. 1976). La textura fina normalmente restringe la percolación de agua y asociada a una napa freática poco profunda puede dificultar la absorción de agua y nutrientes por anoxia y afectar negativamente el funcionamiento de las leñosas (Nambiar y Sands 1993, Kozlowski 1997), de manera que podría ser crucial para los árboles xerofíticos del talar (Arturi 1997a, 1997b; Arturi y Goya 2004). La salinidad puede producir estrés hídrico o efectos negativos directos. La combinación de exceso de agua y salinidad tiene efectos negativos sinérgicos (Kozlowski 1997). Por su parte, el fósforo (Son y Gower 1992) y el calcio (Black 1968, Goldberg 1982, Federer et al. 1989) son nutrientes críticos en los bosques. Con abundante sustento empírico y diverso sustento teórico (Givnish 2002), es generalmente admitido que las plantas perennifolias están favorecidas en los suelos infértiles en tanto que las deciduas están favorecidas con respecto a las primeras en condiciones de sequía estacional. En una revisión reciente, Givnish (2002) critica los modelos más conocidos y presenta un nuevo modelo, que está basado en la maximización de la ganancia de carbono de la planta completa e incorpora hallazgos novedosos sobre las relaciones entre la fotosíntesis, el contenido de nitrógeno de las hojas y la arquitectura y la longevidad foliar. Este modelo tiene tres

términos centrales: el crecimiento durante la estación favorable, el crecimiento durante la estación desfavorable y la amortización de los costos de construcción de las hojas. En general, las caducifolias tienen ventaja en el primer término y las perennifolias tienen ventaja en el último. En cuanto al segundo término, las ventajas relativas para cada hábito dependen de cuán restrictivas son las condiciones ambientales durante la estación desfavorable, cuánto se reduce la fotosíntesis y cuánto aumenta el costo de producir raíces. Bajo estas consideraciones (Givnish 2002), los suelos pobres favorecen a las perennifolias en tanto que las caducifolias son favorecidas si hay una diferencia estacional marcada en el retorno neto de los nutrientes a la planta desde las hojas, lo cual es especialmente posible cuando las condiciones favorables de temperatura, disponibilidad de agua y luz ocurren simultáneamente. Las perennifolias a menudo tendrán mayor tolerancia a la sombra que las caducifolias, pero la foliación temprana de las deciduas en bosques templado-fríos, favorecida por la simultaneidad de las condiciones productivas, puede ayudar a conferirles tolerancia a la sombra. Dentro de un mismo stand, las ventajas de las perennifolias y las caducifolias pueden ser parcialmente dependientes de la frecuencia. Por ejemplo, un árbol perenne puede aumentar más su fotosíntesis durante la estación desfavorable si está rodeado de árboles deciduos que si está rodeado de árboles perennes. Si las productividades anuales en ambos hábitos se equiparan, entonces es posible que haya coexistencia estable a escala local. La segregación espacial de la dominancia de las especies del dosel que se observa en el bosque longevo de la Reserva El Destino podría estar relacionada al gradiente de stress edáfico que aumenta hacia el río y a la

simultaneidad de las condiciones favorables a la producción hacia comienzos de primavera. *Scutia buxifolia*, un árbol perennifolio putativamente tolerante al stress, predomina en sitios con probable stress –el stand costero SP1– mientras que *C. tala*, que es deciduo, parece tener mejor desempeño competitivo en sitios estacionalmente más favorables –los stands internos SP2 y SP3–. La prevalencia del patrón espacial de dominancia a través de todo el PCS (Goya et al. 1992) sugiere que esta hipótesis puede extenderse a la región. Como predicción, se desprende que *C. tala* podría excluir competitivamente a *S. buxifolia* en suelos más ricos en nutrientes que los de los stands SP2 y SP3. Al respecto, es interesante notar que existen algunos stands puros de *C. tala* (Vervoorst 1967, Goya et al. 1992), más alejados del río que SP2 y SP3 (sistema I de cordones de playa; Cavallotto 1996, 2002; Cavallotto, Violante y Parker 2004), cuyas condiciones edáficas no fueron estudiadas.

Respuestas poblacionales al talado

Los dos patrones de colonización de grandes claros creados por talado (Whitmore 1989) son reconocibles en los stands con crecimiento secundario: 1) *Schinus longifolius*, potencialmente un árbol pionero intolerante a la sombra, fue el más exitoso colonizador en SSNR, y 2) ambos, *S. longifolius* y el supuesto tolerante a la sombra *C. tala*, colonizaron SSR, *C. tala* esencialmente mediante rebrote de tocones. El modo de reclutamiento de *S. buxifolia*, tanto en SSNR como en SSR, recuerda el de los árboles tolerantes a la sombra con regeneración desacoplada de la apertura de grandes claros. La historia de talado de estos sitios es pobremente conocida. Por un lado, se podría suponer que SSR, que es más accesi-

ble, podría haber sido talado y abandonado primero, de manera que habría tenido más tiempo de recuperación que SSNR. Por esta razón, *C. tala* podría haber desplazado competitivamente al pionero *S. longifolius* –cambio florístico mediado por características diferenciales de la historia de vida (Pickett, Collins y Armesto 1987)– en SSR, pero no aún en SSNR. Por otro lado, es fehaciente que los stands longevos SP1, SP2 y SP3 han estado libres de talado por mucho más tiempo que cualquiera de los stands con crecimiento secundario. Sin embargo, SP1 sostiene menos *C. tala* y más *S. longifolius* que SSR (las diferencias no son estadísticamente significativas, pero ver Tabla 3 y Figura 4b vs Figura 5d y Figura 4c vs Figura 5e). Por lo tanto, las diferencias estructurales entre stands no pueden estar solamente relacionadas con eventuales diferencias de tiempo transcurrido desde el último talado. En cambio, el modelo de stress edáfico propuesto arriba puede explicar la ausencia de *C. tala* en el stand costero SSNR y su regeneración en el stand interior SSR.

Consecuencias para la gestión

El stand es la unidad en la que usualmente se implementan las acciones de gestión (O'Hara 1998). En términos aplicados, la adecuación de las descripciones de las estructuras de stand de un bosque puede ser juzgada por su utilidad en la prescripción de prácticas de manejo. Un proyecto de manejo debe hacer confluír la caracterización del bosque que se quiere sostener, el diagnóstico de los riesgos que corre y las propuestas para asegurar sus condiciones (Stone y Porter 1998). Mediante el análisis presentado en este capítulo, se han distinguido en la Reserva El Destino tres stands de talar longevo estructuralmente distintos y se

ha encontrado que stands con más de treinta años de crecimiento post-corte recuperaron solo parcialmente los atributos y la complejidad de las estructuras de las leñosas de sus contrapartes longevas. Estudios previos muestran que la alteración humana de los talares afecta también su vida silvestre. Por ejemplo, poblaciones de *Zonotrichia capensis* (Statius Müller, 1776) –Emberizidae– que habitan stands severamente clareados modificaron o perdieron el dialecto típico cantado por las poblaciones de stands longevas. Las anomalías fueron relacionadas a los cambios acústicos producidos por la alteración de la estructura del bosque (Tubaro, Segura y Handford 1993). En El Destino, los ensambles de aves insectívoras, frugívoro–insectívoras y granívoras presentaron mayores abundancias en los stands SP2 y SP3 que en el stand SSR (comunicación personal de Cueto 1996, Cueto 1996, Cueto y Lopez de Casenave 2000). Estas diferencias fueron relacionadas a la menor altura del dosel, la menor cobertura de árboles fructificantes y la menor cobertura del sotobosque en SSR que en SP2 y SP3. Las características y la representatividad de los talares de El Destino (Fundación CEPA 1989; Stupino, Arturi y Frangi 2004; Arturi 2005; ver la introducción de este capítulo) hacen que estos bosques merezcan una gestión preponderantemente orientada a la conservación. A menudo existe una correlación positiva entre la variedad y/o complejidad estructural y los elementos de biodiversidad de los sistemas forestales. Se espera que los bosques con una variedad de stands y complejidades estructurales sostengan una diversidad concomitante de recursos y de especies

que los utilizan (Franklin 1988, McElhinny et al. 2005). Entonces, la conservación de un bosque que presenta variaciones estructurales será más efectiva si atiende a la preservación y la recuperación de los distintos estados (Franklin 1988). En la Reserva El Destino es relevante conservar los distintos stands longevas y permitir que los stands secundarios prosigan su recuperación, de manera que los valores de las características cuantitativas, tales como tamaño máximo de dap –y con ello, posiblemente, troncos caídos y detritos–, altura y cobertura total del dosel, puedan aumentar. La rehabilitación puede ser la mejor opción para recuperar las peculiaridades estructurales cualitativas de los estados longevas de los bosques (Ashby 1987, Franklin 1988). En el caso de los talares de El Destino, restaurar el patrón de ramificación, la diversidad en las estructuras de tamaños y la estructura del sotobosque puede ser crucial para recuperar diversos micro–hábitats y mantener la biodiversidad asociada. El control del árbol exótico invasor *L. lucidum* (ver Tabla 3) debería ser una prioridad de restauración (ver Ruiz Selmo 1998; de Urquiza 1999; Filloy 2000). Existen en El Destino y sus vecindades numerosos fragmentos de bosque nativo casi muerto bajo un dosel continuo de estos árboles de crecimiento rápido y altura mayor que los autóctonos. Adicionalmente a su importancia intrínseca, las acciones para la restauración tendrían un valor agregado si se las diseña de manera que sirvan para poner a prueba las hipótesis que aquí se han propuesto sobre el ensamblaje de los bosques estudiados (ver Ashby 1987).

REFERENCIAS

- Aber JD. 1987. Restored forests and the identification of critical factors in species-site interactions. En: Gilpin ME, Jordan III WR y Aber JD (Eds) "Restoration ecology: a synthetic approach to ecological research"; Cambridge University Press; New York; pp. 241–250.
- Arturi MF. 1997a. Regeneración de *Celtis tala* Gill ex Planch en el noreste de la provincia de Buenos Aires; tesis doctoral; Facultad de Ciencias Naturales y Museo; Universidad Nacional de La Plata; La Plata.
- Arturi MF. 1997b. Regeneración de *Celtis tala* y su relación con el pastoreo, la cobertura herbácea y arbórea en el NE de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ecología Austral* 7: 3–12.
- Arturi M. 2005. Situación ambiental en la Ecorregión del Espinal. En: Brown A et al. (Eds) "La situación ambiental argentina 2005"; Fundación Vida Silvestre Argentina; Buenos Aires; pp. 241–246.
- Arturi MF y Goya JF. 2004. Estructura, dinámica y manejo de los talaes del NE de Buenos Aires. En: Arturi MF, Frangi JL y Goya JF (Eds) "Ecología y manejo de los bosques de Argentina"; Editorial de la Universidad Nacional de La Plata; La Plata; capítulo 10.
- Ashby WC. 1987. Forests. En: Gilpin ME, Jordan III WR y Aber JD (Eds) "Restoration ecology: a synthetic approach to ecological research"; Cambridge University Press; New York; pp. 89–108.
- Austin MP. 1986. The theoretical basis of vegetation science. *Trends in Ecology and Evolution* 1: 161–164.
- Bárbaro NO. 1994. Perfil ambiental de la República Argentina; Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza; Argentina.
- Benzecri JP. 1973. L'analyse des correspondances; Dunod; Paris.
- Black CA. 1968. Soil-plant relations; J Wiley and Sons; New York.
- Boffi Lissin LD. 1993. Regeneración del *Celtis tala* (Ulmaceae) en el Partido de Magdalena (Provincia de Buenos Aires); tesina de licenciatura; Facultad de Ciencias Exactas y Naturales; Universidad de Buenos Aires; Buenos Aires.
- Boffi Lissin LD et al. 1999. Efecto de la luz en la emergencia y establecimiento de dos especies leñosas de los talaes de Magdalena (Buenos Aires). Un ensayo de invernáculo. *Parodiana* 11: 63–74.
- Bonnicksen TM y Stone EC. 1981. The giant sequoia-mixed conifer forest community characterized through pattern analysis as a mosaic of aggregations. *Forest Ecology and Management* 3: 307–328.
- Brown AD y Pacheco S. 2005. Propuesta de actualización del mapa ecorregional de la Argentina. En: Brown A et al. (Eds) "La situación ambiental argentina 2005"; Fundación Vida Silvestre Argentina; Buenos Aires; pp. 28–31.
- Cabrera ÁL. 1949. Las comunidades vegetales de los alrededores de La Plata (Provincia de Buenos Aires, Rep. Argentina). *Lilloa* 20: 269–347.
- Cabrera ÁL. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. En: Kugler WF (Ed) "Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería"; Tomo 2; Fascículo 1; Segunda edición; Acme; Buenos Aires.
- Cade-Menun BJ y Lavkulich LM. 1997. A comparison of methods to determine total, organic, and available phosphorus in forest soils. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 28: 651–663.
- Cagnoni M y Faggi A. 1993. La vegetación de la Reserva de Vida Silvestre Campos del Tuyú. *Parodiana* 8: 101–112.
- Canham CD y Marks PL. 1985. The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. En: Pickett STA y White P (Eds) "The ecology of natural disturbance and patch dynamics"; Academic Press; Orlando; pp. 197–216.
- Cavallotto JL. 1996. Estratigrafía del Holoceno de la llanura costera del margen sur del Río de la Plata. XIII Congreso Geológico Argentino; Actas IV: 51–68.
- Cavallotto JL. 2002. Evolución holocena de la llanura costera del margen sur del Río de la Plata. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 57: 376–388.
- Cavallotto JL, Violante RA y Parker G. 2004. Sea-level fluctuations during the last 8600 years in the de la Plata river (Argentina). *Quaternary International* 114: 155–165.
- Chichizola S. 1993. Las comunidades vegetales de la Reserva Natural Estricta Otamendi. *Parodiana* 8: 227–263.

- Connor EF y Simberloff D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology* 60: 1132–1140.
- Conti M, Richter M y Giufre L. 1976. Método de determinación rápida de nitrógeno de suelo. *IDIA suplemento diciembre 1976*: 119–122.
- Cueto VR. 1996. Relación entre los ensambles de aves y la estructura de la vegetación. Un análisis a tres escalas espaciales; tesis doctoral; Facultad de Ciencias Exactas y Naturales; Universidad de Buenos Aires; Buenos Aires.
- Cueto VR y Lopez de Casenave J. 2000. Bird assemblages of protected and exploited coastal woodlands in east-central Argentina. *Wilson Bulletin* 112: 395–402.
- Daniel WW. 1978. Applied nonparametric statistic; Houghton Mifflin Corporation; Boston.
- de Urquiza MM. 1999. Análisis comparativo del crecimiento de una especie leñosa nativa y otra exótica de los talares de Magdalena (provincia de Buenos Aires, República Argentina); tesina de licenciatura; Facultad de Ciencias Exactas y Naturales; Universidad de Buenos Aires; Buenos Aires.
- Etchevehere PH. 1976. Normas de reconocimiento de suelos; Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria; Buenos Aires.
- Federer CA et al. 1989. Long-term depletion of calcium and other nutrients in eastern US forests. *Environmental Management* 13: 593–601.
- Franklin JF. 1988. Structural and functional diversity in temperate forests. En: Wilson EO (Ed) "Biodiversity"; National Academy Press; Washington D.C.; pp. 166–175.
- Filloy J. 2000. Análisis comparativo de la producción y destino de semillas de dos especies leñosas, una exótica (ligustro) y una nativa (sombra de toro), en un bosque costero de la Provincia de Buenos Aires; tesina de licenciatura; Facultad de Ciencias Exactas y Naturales; Universidad de Buenos Aires; Buenos Aires.
- Fundación Centro de Estudios y Proyectos del Ambiente. 1989. Naturaleza y cultura pampeana en el mapa del mundo: Parque Costero del Sur; Comité de Argentina del Programa el Hombre y la Biosfera de la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura; La Plata.
- Gaucher G. 1971. Tratado de pedología agrícola. El suelo y sus características agronómicas; Omega; Barcelona.
- Givnish TJ. 2002. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica* 36: 703–743.
- Goldberg DE. 1982. The distribution of evergreen and deciduous trees relative to soil type: an example from Sierra Madre, Mexico, and a general model. *Ecology* 63: 942–951.
- Goya J et al. 1992. Distribución y características estructurales de los talares de la Reserva de Biosfera Parque Costero del Sur. *Revista de la Facultad de Agronomía de La Plata* 68: 53–64.
- Greenacre MJ. 1984. Theory and application of correspondence analysis; Academic Press; London.
- Grime JP. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169–1194.
- Grime JP. 1979. Plant strategies and vegetation processes; J Wiley and Sons; New York.
- Grubb PJ. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107–145.
- Hartigan JA. 1975. Clustering algorithms; J Wiley and Sons; New York.
- Hett JM y Loucks OL. 1976. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. *Journal of Ecology* 64: 1029–1044.
- Hirao T, Murakami M y Onoyama K. 2005. Review of factors affecting patterns and processes of community assembly. *Japanese Journal of Ecology* 55: 29–50.
- Hunziker AT y Dottori NM. 1976. Contribución al conocimiento sobre los talas (*Celtis*, Ulmaceae) de Argentina, con especial referencia a la región mediterránea. I. Sobre una especie austro-sudamericana y sobre otra de área disyunta. *Kurtziana* 9: 103–140.
- International Society of Soil Science, International Soil Reference and Information Centre y Food and Agriculture Organization of the United Nations. 1998. World reference base for soil resources; 84 World Soil Resources Reports; FAO; Roma.
- Keddy PA. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157–164.
- Kozlowski TT. 1987. Responses of woody plants to flooding and salinity; Tree Physiology Monograph No. 1; Heron Publishing; Victoria.

- Lahitte HB y Hurrell JA. 1994. Los árboles de la Isla Martín García; Comisión de Investigaciones Científicas; La Plata.
- Lewis JP y Collantes MB. 1973. El espinal periestépico. *Ciencia e Investigación* 29: 359–376.
- Lindenmayer DB y Franklin JF. 2002. Conserving forest biodiversity: a comprehensive multiscaled approach; Island Press; Washington DC.
- Mc Cune B y Cottam G. 1985. The successional status of a Southern Wisconsin oak woods. *Ecology* 66: 1270–1278.
- McElhinny C et al. 2005. Forest and woodland stand structural complexity: its definition and measurement. *Forest Ecology and Management* 218: 1–24.
- Meyer PL. 1972. Introductory probability and statistical applications; second edition; Addison-Wesley Publishing Company Incorporation; Massachusetts.
- Morello J. 2004. El conocimiento sobre los bosques de Argentina, su manejo y su conservación: ¿llegamos a tiempo? En: Arturi MF, Frangi JL y Goya JF (Eds) "Ecología y manejo de los bosques de Argentina"; Editorial de la Universidad Nacional de La Plata; La Plata; prólogo.
- Muller RN. 1982. Vegetation patterns in the mixed mesophytic forest of eastern Kentucky. *Ecology* 63: 1901–1917.
- Murriello S, Arturi M y Brown AD. 1993. Fenología de las especies arbóreas de los talares del este de la provincia de Buenos Aires. *Ecología Austral* 3: 25–32.
- Nambiar EK y Sands R. 1993. Competition for water and nutrients. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1955–1968.
- Noy-Meir I y Van der Maarel E. 1987. Relations between community theory and community analysis in vegetation science: some historical perspectives. *Vegetatio* 69: 5–15.
- O'Hara KL. 1998. Silviculture for structural diversity: a new look at multiaged systems. *Journal of Forestry* 96: 4–10.
- Olsen SR et al. 1954. Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. United States Department of Agriculture Circular 939.
- Parker VT y Pickett STA. 1998. Historical contingency and multiple scales of dynamics within plant communities. En: Peterson DL y Parker VT (Eds) "Ecological scale. Theory and applications"; Columbia University; pp. 171–191.
- Parodi L. 1940. La distribución geográfica de los talares de la provincia de Buenos Aires. *Darwiniana* 4: 33–56.
- Pickett STA, Collins SL y Armesto JJ. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review* 53: 335–371.
- Richter M, Massen G y Mizuno I. 1973. Total organic carbon and oxidisable organic C by Walkley-Black procedure in some soils of the Argentine Pampa. *Agrochimica* 17: 462–473.
- Richter M, Conti M y Maccarini G. 1982. Mejoras en la determinación de cationes intercambiables, acidez intercambiable y capacidad de intercambio catiónico en suelos. *Revista de la Facultad de Agronomía* 3: 145–155.
- Ricklefs RE y Schluter D (Eds). 1993a. Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives; The University of Chicago Press; Chicago.
- Ricklefs RE y Schluter D. 1993b. Species diversity: regional and historical influences. En: Ricklefs RE y Schluter D (Eds) "Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives"; The University of Chicago Press; pp. 350–363.
- Ruiz Selmo F. 1998. Estudio ecofisiológico de *Gleditsia triacanthos*: comparación con otra especie leñosa invasora y una nativa en los talares de Magdalena, Provincia de Buenos Aires; tesina de licenciatura; Facultad de Ciencias Exactas y Naturales; Universidad de Buenos Aires; Buenos Aires.
- Samuels CL y Drake JA. 1997. Divergent perspectives on community convergence. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 427–432.
- Sánchez O et al. 1976. Estudio pedológico integral de los partidos de Magdalena y Brandsen (Prov. de Bs. As.). *Anales de Laboratorio de Ensayo de Materiales e Investigación Tecnológica*; Serie 2; Número 310: 1-119.
- Sokal RR y Rohlf FJ. 1995. Biometry. WH Freeman & Company; New York.
- Son Y y Gower ST. 1992. Nitrogen and phosphorus distribution for five plantation species in south western Wisconsin. *Forest Ecology and Management* 53: 175–193.
- StatSoft. 1999. Statistica; Tulsa.
- Stone JN y Porter JL. 1998. What is forest stand structure and how to measure it? *Northwest Science* 72 (special issue 2): 25-26.
- Stupino SA, Arturi MF y Frangi JL. 2004. Estructura del paisaje y conservación de los bosques de *Celtis tala* Gill ex Planch del NE de

la provincia de Buenos Aires. *Revista de la Facultad de Agronomía de La Plata* 105: 37–45.

Tilman D. 1986. Resources, competition and the dynamics of plant communities. En: Crawley MJ (Ed) "Plant ecology"; Blackwell Scientific Publications; United Kingdom; pp. 51–76.

Tilman D. 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58:3–15.

Torres Robles SS y Tur NM. 2005. Los talaes de la provincia de Buenos Aires. En: Brown A et al. (Eds) "La situación ambiental argentina 2005"; Fundación Vida Silvestre Argentina; Buenos Aires; pp. 246–250.

Tortorelli LA. 1956. Maderas y bosques argentinos; Acme; Buenos Aires.

Tubaro PL, Segura ET y Handford P. 1993. Geographic variation in the song of the Rufous-collared Sparrow in eastern Argentina. *Condor* 95: 588–595.

Tyrrell LE y Crow TR. 1994. Structural characteristics of oldgrowth hemlock-hardwood forests in relation to age. *Ecology* 75: 370–386.

Vervoorst F. 1967. Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires). Serie Fitogeográfica 7; Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria; Buenos Aires.

Vitousek PM. 1985. Community turnover and ecosystem nutrient dynamics. En: Pickett STA y White P (Eds) "The ecology of natural

disturbance and patch dynamics"; Academic Press; Orlando; pp. 325–334.

Voglino D et al. 2005. Fauna de los talaes del extremo norte de la provincia de Buenos Aires. En: Brown A et al. (Eds) "La situación ambiental argentina 2005"; Fundación Vida Silvestre Argentina; Buenos Aires; pp. 250–254.

Weiher E y Keddy P. 1999. Assembly rules as general constraints on community composition. En: Weiher E y Keddy P (Eds) "Ecological assembly rules: perspectives, advances, retretas"; Cambridge University Press; pp. 251–271.

Whitmore TC. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536–537.

Wilson JB. 1999. Assembly rules in plant communities. En: Weiher E y Keddy P (Eds) "Ecological assembly rules: perspectives, advances, retretas"; Cambridge University Press; pp. 130–164.

Wilson JB y Lee WG. 2000. C–S–R triangle theory: community-level predictions, tests, evaluation of criticisms, and relation to other theories. *Oikos* 91: 77–96.

Zobel M. 1992. Plant species coexistence –the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos* 65: 314–320.

Zobel M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* 12: 266–269.

* Una version parcial de este capítulo ha sido publicada como:

Ribichich AM y Protomastro J. 1998. Woody vegetation structure of xeric forest stands under different edaphic site conditions and disturbance histories in the Biosphere Reserve Parque Costero del Sur, Argentina. *Plant Ecology* 139: 189–201.

SEGUNDA PARTE: ANÁLISIS DEL BOSQUE XEROFÍTICO

CAPÍTULO 4: ESTABLECIMIENTO DE *Celtis tala* Planchon *

INTRODUCCIÓN

Las características de la historia de vida condicionan las respuestas de las distintas especies de plantas a los factores abióticos y a las interacciones bióticas y, por lo tanto, pueden tener una influencia decisiva en la composición y la coexistencia en las comunidades locales (Grime 1977, 1979; Grubb 1977; Tilman 1986, 1990; ver el capítulo tres de esta tesis). En los bosques templados, en particular, se espera que los factores estocásticos sean menos importantes que en otras comunidades más ricas y con menor densidad de individuos reproductivos por especie, por ejemplo los bosques tropicales (Nakashizuka 2001). Las características de la historia de vida difieren a lo largo del desarrollo de las plantas. Las que se manifiestan en las primeras etapas pueden ser cruciales para la suerte de cada especie, porque las fases iniciales son sumamente vulnerables. La etapa entre la germinación de la semilla y el establecimiento de un juvenil independiente es particularmente riesgosa para las plantas leñosas. La plántula recién emergida ya no tiene la capacidad de resistir las condiciones adversas que puede soportar la semilla y, al mismo tiempo, aún no alcanza la robustez física que puede lograr a mayor edad (Kitajima y Fenner 2000). Esta fase suele ser un “cuello de botella” para las poblaciones de plantas y es común que sus demografías queden condicionadas por las restricciones ambientales, bióticas e históricas que los individuos

afrontan durante esta etapa de desarrollo. La plantilla de reclutamiento normalmente refleja la heterogeneidad espacio-temporal de estas restricciones. La sombra de dispersión de los propágulos puede ser modificada por predación, parasitismo, muerte o germinación diferenciada. La distribución subsiguiente de plántulas emergidas puede a su vez ser modificada por supervivencia y mortalidad diferenciada. En este escenario, las condiciones del sitio en el que los propágulos caen y las características de la historia de vida que modelan el curso de la germinación de las semillas y el desarrollo y la supervivencia de las plántulas y los juveniles pueden considerarse condicionantes primarios de los patrones de distribución de las plantas adultas (Grubb 1977, Harper 1977, Grime 1979, Werner 1979, Grime y Hillier 2000).

El “tala”, *Celtis tala*, es un árbol más o menos común en los bosques secos argentinos. Es la leñosa dominante o co-dominante de mayor constancia en el dosel del bosque xerofítico bonaerense o “talar”, que ocupa suelos sueltos, alcalinos no salinos, desarrollados sobre relieves positivos (Vervoorst 1967, Lewis y Collantes 1973, Torres Robles y Tur 2005, ver el capítulo tres de esta tesis). Los adultos de *C. tala* son árboles tortuosos, de 3 a 12 metros de altura, con hasta 80 cm de diámetro en el tronco principal, que presenta gran capacidad de regeneración después de cortado, con ramificación lateral. Las ramas son zigzagueantes, con espinas geminadas en los nudos y hojas ovales

asimétricas con borde dentado, caducas desde el comienzo del otoño hasta fines del invierno. La copa es globular. Los tallos y las hojas forman fitolitos con calcio (Dottori 1976; Fernández Honaine, Zucol y Osterrieth 2005). Las flores del tala son estaminadas o perfectas, inconspicuas. Los frutos son drupas de entre 5 a 7 mm de ancho. El exocarpo es de color naranja. El exocarpo y las capas de transición del mesocarpo forman fitolitos con calcio (Dottori 1990, Fernández Honaine, Zucol y Osterrieth 2005). Las capas internas del mesocarpo y el endocarpo se mineralizan y forman un pireno, caracterizado por sus ornamentaciones en forma de crestas y por una notable acumulación de calcio (Hunziker y Dottori 1976, Romanczuk y del Pero de Martínez 1978, Dottori 1994). Este tipo de fruto es típicamente dispersado por aves (Howe y Smallwood 1982). En Buenos Aires, el tala florece desde comienzos de septiembre y fructifica desde finales de la primavera hasta fines de abril, coincidentemente con el período de máxima productividad (Vervoorst 1967; Murriello, Arturi y Brown 1993; Arturi 1997a). La viabilidad de las semillas es de 3 a 4 años. La germinación es epigea (Dottori 1994). La emergencia se hace manifiesta en los talares norbonaerenses entre octubre y marzo (Arturi 1997a, Boffi Lissin et al. 1999). El desplazamiento temporal entre la finalización de la fructificación y la aparición conspicua de plántulas dudosamente se deba a algún tipo de dormición (ver Dottori 1994, comunicación personal de Nilda Dottori 2006, cf. Arturi 1997a). Es más factible que se deba a algún grado de retención de los frutos en los árboles hasta después del invierno, o a algún grado de quiescencia (Arturi 1997a) o mortalidad por bajas temperaturas. Las plántulas tienen cotiledones foliáceos verdes, con los extremos distales bilobados (Dottori 1994, Figura 1). En conjunto, el hábitat y

las características vegetativas y reproductivas del tala sugieren que ésta es una especie calcícola (Parodi 1940, Cabrera 1949, Tortorelli 1956, Vervoorst 1967, Hunziker y Dottori 1976) competitiva (en el sentido de Grime 1977, 1979) y con cierta tolerancia a la sombra (ver Ruiz Selmo 1998, Boffi Lissin et al. 1999, el capítulo tres de esta tesis, cf. Arturi 1997a, Boffi Lissin 1993). En talares de la Reserva de Biosfera Parque Costero del Sur (Fundación Centro de Estudios y Proyectos del Ambiente –Fundación CEPA– 1989), se encontró que no existen limitaciones al reclutamiento de tala determinadas por baja disponibilidad de semillas. Sin embargo, la densidad de plántulas descende en dos órdenes de magnitud respecto a la densidad de propágulos y la regeneración de la especie es, en definitiva, muy baja (ver Boffi Lissin 1993; Arturi 1997a, 1997b). En estos talares (Goya et al. 1992), y específicamente en los de la Reserva El Destino (ver el capítulo tres de esta tesis), los talas adultos muestran una distribución diferenciada, con menor densidad sobre bancos relativamente cercanos a la costa del Río de la Plata que sobre bancos interiores, aunque las densidades y las áreas basales de árboles totales no difieren significativamente entre ambas situaciones. A su vez, no se observan indicios de cambio en esta estructura de distribución que sugieran que se trata de un estado transitorio (Arturi 1997a, 1997b; Arturi y Goya 2004). En consecuencia, puede pensarse que la viabilidad de las semillas de tala es baja, o, mejor, que hay alta predación o parasitismo de semillas, baja germinación, alta mortalidad de plántulas o una combinación de estas condiciones con un resultado diferenciado en el espacio, en el sentido perpendicular a la costa del río, que condiciona la distribución de los adultos.

Varios factores ambientales y bióticos han sido identificados como condicionantes cruciales de la germinación de las semillas y la supervivencia de las plántulas de leñosas en los bosques. Entre ellos, la disponibilidad de luz, las características del suelo –incluyendo la disponibilidad de agua y nutrientes y los disturbios a los que está sometido– la competencia, la predación y el parasitismo, la herbivoría y la micorrización (Kitajima y Fenner 2000). El suelo es el ambiente físico-químico natural de la mayoría de las semillas y plántulas recién emergidas. Es un sistema de sólidos, líquidos y gases en proporción variada. Los efectos de los depósitos minerales sobre la germinación no son muy conocidos, pero algunos son inhibitorios a alta proporción. Lo mismo ocurre con alta acumulación de materia orgánica no soluble o broza. La agregación de las partículas sólidas determina la textura y la estructura del suelo. Ambas afectan la distribución y disponibilidad del agua, los solutos y los gases, que condicionan la germinación y el desarrollo de las plántulas. La mayoría de los solutos inorgánicos no tienen efectos específicos sobre la germinación, pero su disponibilidad es determinante para el crecimiento de las plántulas conforme se agotan las reservas seminales. Algunos compuestos orgánicos solubles pueden tener efectos inhibitorios y otros pueden ser promotores de la germinación. La fase gaseosa del suelo contiene los componentes usuales de la atmósfera modificados por la actividad respiratoria de los organismos y, en general, una mayor saturación de vapor de agua. También puede haber compuestos volátiles y productos de metabolismos anaeróbicos con distintos efectos sobre la germinación y el establecimiento de las plántulas (Hilhorst y Karssen 2000). Por su parte, los disturbios naturales, y también los de origen humano, pueden cambiar las condiciones abióticas y bióticas del

suelo, y con ello afectar el desarrollo temprano de las plantas. Entre las condiciones abióticas, los disturbios del suelo suelen afectar el contenido de humedad, la aireación, el pH, la concentración de los nutrientes y la incidencia de luz (Platt 1975, Tilman 1982, Vitousek y Denslow 1986, Canham 1988, Suding y Goldberg 2001). Entre las condiciones bióticas, la reducción de la competencia por eliminación de biomasa preexistente es el efecto más conocido (Tilman 1982, Tilman y Pacala 1993, Tilman 1994, Suding y Goldberg 2001), pero también es posible que las alteraciones edáficas afecten las jerarquías competitivas (Suding y Goldberg 2001) o la micorrización (Kitajima y Fenner 2000, Suding y Goldberg 2001) de las plántulas emergidas con posterioridad. Al menos en la Reserva El Destino y sus alrededores, los suelos de los bancos de los talares cercanos al río tienen menor disponibilidad de nutrientes, mayor salinidad, textura relativamente más fina y menor incidencia de microdisturbios que los suelos de los bancos de los talares internos (Abraham 1980, Arturi 1997a, ver el capítulo tres de esta tesis). El principal agente de microdisturbios en los talares es el roedor cavícola *Ctenomys talarum* (Thomas, 1898) –Octodontidae–, que con su actividad revierte el suelo y genera montículos que se caracterizan por un aumento de la fracción de partículas gruesas, el pH y la materia orgánica en la superficie, y por una disminución de las hierbas arraigadas, con respecto al suelo inalterado (Abraham 1980). En este capítulo mi objetivo general es investigar los efectos de las diferencias de los suelos entre los talares cercanos y lejanos al río sobre las primeras fases del desarrollo de *C. tala*, y relacionarlos con la distribución de los adultos en la Reserva El Destino. En particular, postulo que las características edáficas de los talares cercanos al río podrían

tener efectos negativos directos e indirectos, mediados por disturbio, sobre la emergencia, el establecimiento y la supervivencia de las plántulas de *C. tala*. Estas hipótesis generales fueron parcialmente puestas a prueba a través de un experimento llevado a cabo en invernáculo. Además de salvar las dificultades habituales que se presentan para el seguimiento cotidiano en campo de los primeros estadios de desarrollo de las plántulas (Fenner 1987), esta modalidad permite manipular las condiciones experimentales y evitar las peculiaridades temporales que pueden provocar resultados sesgados en los experimentos a corto plazo (Clark et al. 1999). Esta aproximación puede ser un complemento importante de otros experimentos que pudieran desarrollarse a largo plazo bajo condiciones naturales (Fenner 2000).

MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño experimental

Realicé la experiencia en el invernáculo de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires. Diseñé un experimento con dos factores fijos cruzados, cada uno con dos tratamientos experimentales:

Factor 1: origen del suelo

Tratamiento OI: suelo de talar interno
Tratamiento OC: suelo de talar costero

Factor 2: disturbio, simulación de actividad cavadora

Tratamiento SD: suelo inalterado, sin simulación de actividad
Tratamiento CD: suelo alterado, con simulación de actividad

Por “suelo de talar interno” y “suelo de talar costero” me refiero, respectivamente, a muestras de horizonte A de los Leptosoles (International Society of Soil Science, International Soil Reference and Information Centre y Food and Agriculture Organization of the United Nations 1998) o suelos de la unidad cartográfica “M1” de Sánchez et al. (1976) del banco con talar más externo y del banco con talar más interno del sistema II de cordones de playa de Cavallotto (1996, 2002) (Cavallotto, Violante y Parker 2004) dentro de la Reserva El Destino. Esta franja sostiene una porción central, cerrada y continua del bosque (Stupino, Arturi y Frangi 2004). Simulé la actividad cavadora de *C. talarum* desagregando e invirtiendo las muestras. Recolecté frutos maduros de los adultos de tala a través del todo el bosque longevo de la Reserva El Destino (ver el capítulo tres de esta tesis), durante la temporada de fructificación del año anterior al del experimento. Para cada uno de los cuatro tratamientos, sembré 56 semillas, con sus pirenos, de a pares en 28 macetas plásticas. Éstas fueron periódicamente regadas y mantenidas libres de malezas, de manera que los posibles efectos de los tratamientos sobre la competencia fueron deliberadamente excluidos del experimento. Asiduamente, cambié al azar la ubicación de las macetas en el invernáculo para evitar los efectos de bloque. Realicé la siembra hacia fines de abril y registré datos hasta fin de noviembre.

Variables medidas y análisis estadístico

Para una muestra de cada tipo de suelo, se determinaron: la textura (densímetro, Gaucher 1971), el pH (suelo:agua = 1:2,5), la conductividad (extracto de saturación del suelo, Gaucher 1971), los contenidos totales de C (Walkley–Black

reducido modificado por Richter; Richter, Massen y Mizuno 1973), N (Kjeldahl; Conti, Richter y Giufre 1976), P extraíble (Olsen; Olsen et al. 1954, que está considerado como el mejor método para estimar la disponibilidad de fósforo en suelos calcáreos, Cade-Menun y Lavkulich 1997) y calcio, magnesio, potasio y sodio intercambiables (extracción con NH_4OAc 1N pH 7; Richter, Conti y Maccarini 1982).

Para cada tratamiento experimental, evalué tres variables: la emergencia, el área cotiledonar y la sobrevivencia.

Emergencia – Registré el número de emergencias diarias. Consideré que las plántulas estaban emergidas cuando presentaban la mitad o más de los cotiledones fuera del suelo. Calculé las razones porcentuales entre los números totales de plántulas emergidas y de semillas sembradas ($N=224$). Contrasté la homogeneidad de las emergencias totales finales de los cuatro tratamientos mediante la prueba G_w y la igualdad de las distribuciones temporales de las emergencias acumuladas para los cuatro tratamientos tomados de a pares mediante la prueba de igualdad de distribuciones de frecuencias de Kolmogorov–Smirnov para dos muestras (Sokal y Rohlf 1995).

Área cotiledonar – Trabajé con submuestras de $n=12$ plántulas para cada uno de los cuatro tratamientos ($N=48$). Debido a mortalidad, los n finales fueron: tratamiento OISD, $n=8$, tratamiento OICD, $n=8$, tratamiento OCSD, $n=10$, tratamiento OCCD, $n=10$ ($N=36$). Medí los largos máximo y mínimo y el ancho de ambos cotiledones (Figura 1) de cada plántula a los 3, 6, 9, 12, 15, 20 y 30 días después de la emergencia. Al día 30, los primeros nomófilos alcanzaron, en general, un tamaño comparable al de los cotiledones. Adicionalmente medí los cotiledo-

nes de cada plántula al día 40 de la emergencia, pero no incluí estas medidas en los cálculos subsiguientes, pues no cambiaron con respecto a las del día 30. Para cada plántula, calculé las medidas promedios de ambos cotiledones en cada día de medición. Debido a la forma de los cotiledones (Figura 1), consideré que $[(\text{largo máximo} + \text{largo mínimo})/2] \times \text{ancho}$ es una estimación adecuada del área cotiledonar. Analicé los datos de esta última variable mediante análisis de la varianza de medidas repetidas, univariado (ANOVA) y multivariado (MANOVA), y contrastes polinomiales para medidas repetidas desigualmente espaciadas en el tiempo (Winer 1971, Morrison 1976). Para el análisis univariado debe cumplirse el supuesto de que las medidas no están correlacionadas en el tiempo (esfericidad) o el supuesto de que hay igual correlación entre cualquier par de varianzas y covarianzas de las mediciones repetidas sobre un mismo individuo (simetría compuesta). Cuando los datos no cumplen estos supuestos, se pueden corregir los grados de libertad de la

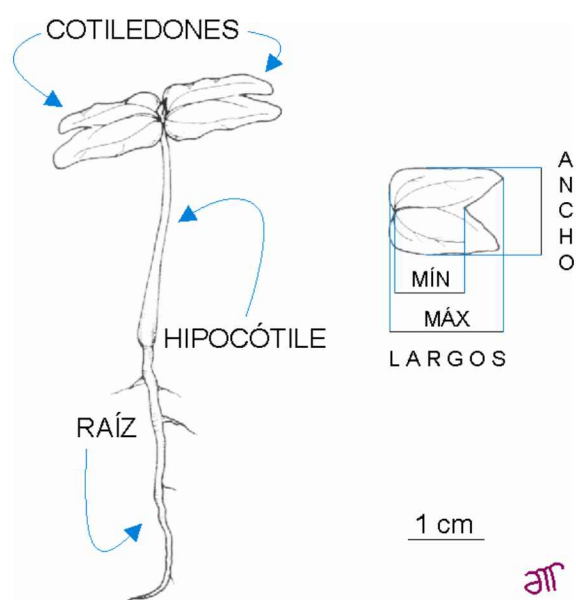


Figura 1. Plántula de *Celtis tala* a 10 días de la emergencia. A la derecha: detalle de un cotiledón sobre el que se muestran las medidas tomadas para el cálculo del área.

prueba involucrando al factor tiempo (Box 1953) y calcular un factor de ajuste o epsilon (Greenhouse y Geisser 1959, Huynh y Feldt 1976). Un epsilon mucho menor que 1 indica un ajuste muy pobre a los supuestos del análisis. Por su parte, el análisis multivariado de medidas repetidas no asume ningún supuesto particular. Sin embargo, se recomienda que el número de medidas repetidas sea menor o igual que el número de unidades de muestra de cada tratamiento (Cole y Grizzle 1966), lo que se cumple en este caso. Realicé los tres análisis mediante el módulo MGLH del programa Systat (Systat 1990). Consideré el cambio positivo del área cotiledonar como un indicador del éxito de la plántula joven para establecerse en la fase.

Supervivencia – Al finalizar el experimento, registré la mortalidad total. Calculé las razones porcentuales entre los números totales de plántulas sobrevivientes y de plántulas emergidas y entre los números totales de plántulas sobrevivientes y de semillas sembradas. Contrasté la homogeneidad de las razones porcentuales de plántulas sobrevivientes a plántulas emergidas mediante la prueba G_w y contrastes a posteriori STP (Sokal y Rohlf 1995).

RESULTADOS

Características edáficas

La textura del suelo del banco costero es más fina que la del suelo del banco interior. Los limos y arcillas suman, en el primer caso, el 56% de la fracción fina y, en el segundo caso, el 21%. Ambos suelos presentan concentraciones similares de carbono (2,63 vs 2,55%) y nitrógeno (0,25 vs 0,27%), pero la concentración de fósforo en el banco

más externo (2,8 ppm) es aproximadamente la mitad de la del banco interior (5,5 ppm). Las variaciones de pH (7,2 vs 8,2), conductividad (1,1 vs 0,6 mS/cm) y la concentración de sodio (5,6 vs 0,2 meq/100 g suelo) indican (ver Etchevehere 1976) que la salinidad del suelo del banco costero es mayor que la del banco interior. El suelo del banco interno tiene alto pH, que puede ser atribuido (ver Sánchez et al. 1976) a la alta concentración de calcio (33,2 meq/100 g suelo), que prácticamente duplica la del suelo del banco costero (14,5 meq/100 g suelo). El suelo del banco costero presenta más del doble magnesio (5,0 vs 1,0 meq/100 g suelo) y potasio (1,3 vs 0,6 meq/100 g suelo) que el suelo del banco interior. Aunque no lo evalué formalmente para este experimento (cf. Abraham 1980), la reversión de las muestras de suelo, que sirvió para simular la actividad cavadora de *C. talarum*, aumentó visiblemente la fracción gruesa –arena y fragmentos de valvas calcáreas– en la superficie y la velocidad de infiltración del agua de riego.

Emergencia

Las plántulas comenzaron a emerger 16 días después de la siembra, pero en su mayoría emergieron entre los 30 y los 60 días después de la siembra, entre fines de mayo y fines de junio. A continuación, la emergencia decayó lentamente hasta fines de agosto. Pocas plántulas emergieron durante septiembre, octubre y noviembre. En total, emergieron 156 plántulas. Esto representa un éxito de emergencia global de aproximadamente el 70% de las semillas sembradas. Las emergencias de los cuatro tratamientos no se apartaron de la homogeneidad (Tabla 1), de manera que no puede refutarse la hipótesis nula de ausencia de efectos por tratamiento sobre la emergencia

Tabla 1. Número de plántulas totales de *Celtis tala* emergidas para cada tratamiento del experimento factorial. Prueba de homogeneidad: $X^2_{3; 0,05} = 7,81$; $G_w = 1,022$; no significativo.

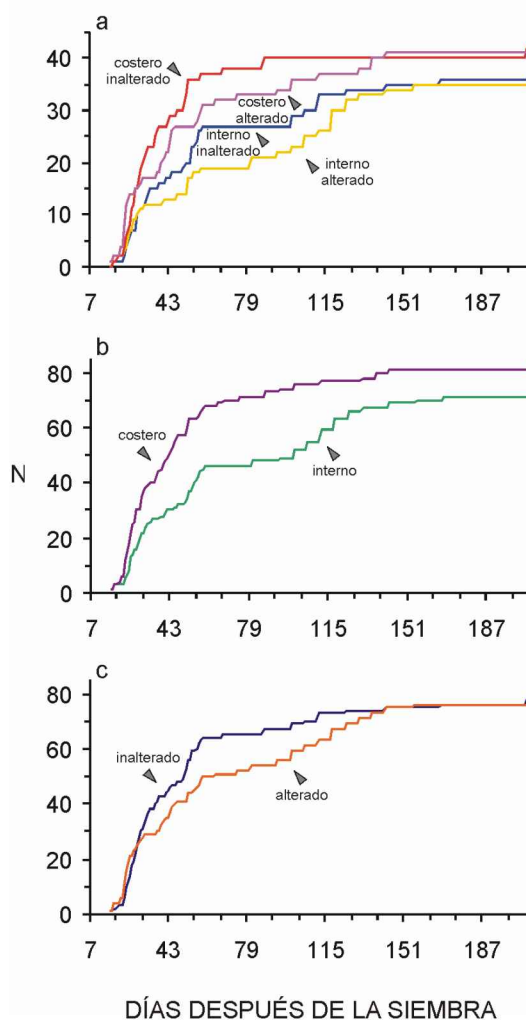
ORIGEN DEL SUELO	BANCO COSTERO	BANCO INTERNO	TOTALES
DISTURBIO			
SUELO INALTERADO	43	37	80
SUELO ALTERADO	41	35	76
TOTALES	84	72	156

total. Las comparaciones de a pares de las funciones de emergencias acumuladas por tratamiento mostraron diferencias significativas para cada par confrontado (Figura 2). La prueba de Kolmogorov–Smirnov para dos muestras detecta diferencias de forma y posición en las distribuciones de frecuencia (Sokal y Rohlf 1995), de manera que asumo que los resultados ponen en evidencia efectos de los tratamientos sobre el tiempo y el ritmo de la emergencia. Aunque no efectué una comparación simultánea, debido a que las probabilidades de la hipótesis nula son extremadamente bajas en todas las comparaciones, considero que los tratamientos OCSO, OCCD, OISD y OICD (Figura 2a) están ordenados de acuerdo con ritmos de emergencia decrecientes. Además, la emergencia ocurrió más rápidamente en los tratamientos OC y SD que en OI y CD, respectivamente (Figura 2, b y c).

Establecimiento

Los resultados de los análisis de medidas repetidas de la expansión cotiledonar se resumen en la Tabla 2. Los factores de ajuste para el análisis univariado resultaron menores que 1, de manera que esta aproximación tiene un valor limitado en este caso (Winer 1971). Sin embargo, los resultados reflejan la misma tendencia que muestran los perfiles promedio de los tratamientos (Figura 3): las plántulas

Figura 2. Número acumulado de plántulas de *Celtis tala* emergidas en cada tratamiento del experimento factorial. Prueba de igualdad de Kolmogorov–Smirnov: $D_{\max} \text{OI–OC} = 0,634$; $D_{\max} \text{SD–CD} = 0,304$; $D_{\max} \text{OISD–OICD} = 0,304$; $D_{\max} \text{OCSO–OCCD} = 0,335$; $D_{\max} \text{OISD–OCSO} = 0,778$; $D_{\max} \text{OICD–OCCD} = 0,567$; $D_{\max} \text{OISD–OCCD} = 0,500$; $D_{\max} \text{OICD–OCSO} = 0,814$. Todos los pares confrontados son significativamente diferentes con una probabilidad de error $P < 0,001$.



que emergieron en el suelo del talar costero desarrollaron, en promedio, mayor área cotiledonar que las plántulas que emergieron en el suelo del talar interno (ANOVA, efecto “origen del suelo”, Tabla 2, Figura 3b). En todos los tratamientos, los cotiledones crecieron significativamente a través del tiempo (MANOVA, efecto “tiempo”, Tabla 2,

Figura 3a), con ajuste lineal, cuadrático y cúbico (Contrastes, efecto “tiempo”, Tabla 2). Los cotiledones se expandieron más rápidamente en las plántulas que se desarrollaron en suelo inalterado que en las que crecieron en suelo invertido (Contrastes, ajuste lineal, efecto interacción “tiempo” – “disturbio”, Tabla 2, Figura 3c).

Tabla 2. Análisis de la varianza de medidas del área cotiledonar de plántulas de *Celtis tala* repetidas a través de siete tiempos para cada tratamiento del experimento factorial. Epsilon = factor de ajuste a los supuestos del análisis univariado, G–G = de Greenhouse y Geisser, H–F = de Huynh y Feldt; SC = suma de cuadrados; GL = grados de libertad, H = de la hipótesis, E = del error; CM = cuadrados medios; F = estadístico de Fisher; P = probabilidad de error al rechazar la hipótesis nula; Efecto de la fuente: NS = no significativo, S = significativo. N=36, suelo interno inalterado n=8, suelo interno alterado n=8, suelo costero inalterado n=10, suelo costero alterado n=10. Ver Figura 3.

ANÁLISIS UNIVARIADO		EPSILON G–G = 0,284		EPSILON H–F = 0,326	
FUENTE	SC	GL	CM	F	P
ORIGEN DEL SUELO	0,624	1	0,624	6,230	0,018 S
DISTURBIO	0,053	1	0,053	0,529	0,472 NS
ORIGEN DEL SUELO x DISTURBIO	0,050	1	0,050	0,496	0,486 NS
ERROR	3,204	32	0,100		

ANÁLISIS MULTIVARIADO					
FUENTE	GL H	GL E	F	P	
TIEMPO	6	27	132,793	0,000	S
TIEMPO x ORIGEN DEL SUELO	6	27	1,226	0,324	NS
TIEMPO x DISTURBIO	6	27	1,793	0,138	NS
TIEMPO x ORIGEN x DISTURBIO	6	27	0,814	0,568	NS

CONTRASTES POLINOMIALES (solo aquellos con P< 0,050 bajo la hipótesis nula)					
FUENTE	SC	GL	CM	F	P
TIEMPO (LINEAL)	10,523	1	10,523	441,922	0,000 S
TIEMPO (LINEAL) x DISTURBIO	0,135	1	0,135	5,676	0,023 S
ERROR	0,762	32	0,024		
TIEMPO (CUADRÁTICO)	1,695	1	1,695	439,657	0,000 S
ERROR	0,123	32	0,004		
TIEMPO (CÚBICO)	0,082	1	0,082	94,472	0,000 S
ERROR	0,028	32	0,001		

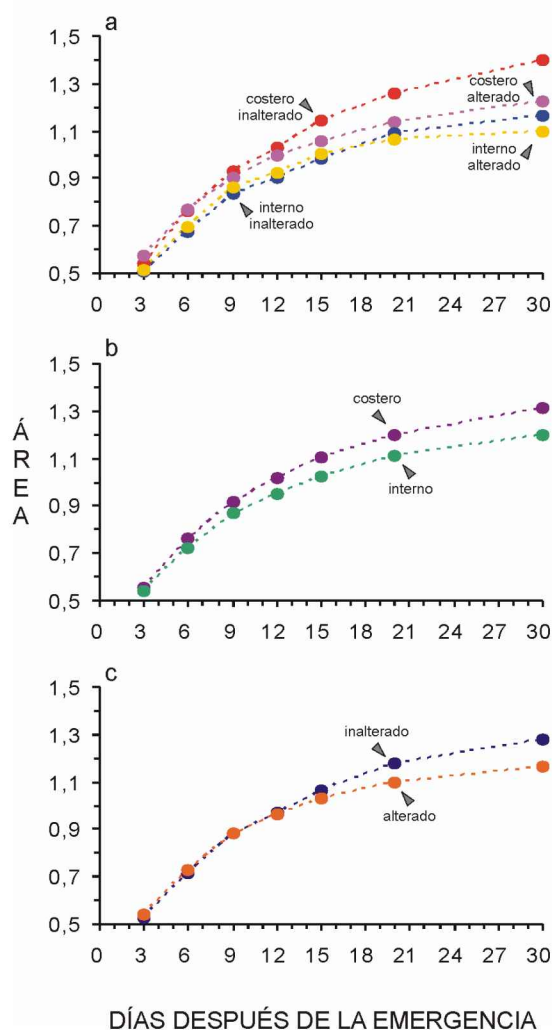


Figura 3. Expansión cotiledonar de las plántulas de *Celtis tala* a través del tiempo para cada tratamiento del experimento factorial. ÁREA = promedio del área cotiledonar, en cm², de las plántulas medidas. Ver texto, Figura 1 y Tabla 2.

Supervivencia

Más del 80% de las plántulas emergidas durante el experimento sobrevivieron al menos hasta el término del mismo. Estas plántulas corresponden a más del 56% de las semillas sembradas al inicio. Los cuatro tratamientos difirieron en las razones porcentuales entre la supervivencia y la emergencia. Los resultados sugieren que el efecto más importante fue provocado por el origen del suelo (Tabla 3).

DISCUSIÓN

Los diferentes tratamientos no causaron diferencias significativas en el éxito en la emergencia, que, en general, fue alto. La emergencia procedió más rápidamente, es decir, más tempranamente en promedio, en el suelo del talar costero que en el suelo del talar interno y también se produjo más tempranamente en el horizonte A inalterado que en el horizonte A invertido. En principio, una emergencia temprana en el otoño puede entenderse como una ventaja, porque lleva a que las plántulas se enfrenten a la primera estación desfavorable, el invierno, con mayor tamaño y, entonces, posiblemente con menor susceptibilidad a distintas causas de mortalidad (Stock, Pate y Delfs 1990; Cornelissen, Castro Diez y Hunt 1996). Siguiendo la misma lógica, una emergencia temprana dentro del período de máxima emergencia en condiciones silvestres, es decir, entre noviembre y marzo (Arturi 1997a), también puede entenderse como una ventaja. En este caso, las plántulas precoces llegarían con mayor tamaño al apogeo del verano, que se caracteriza por la combinación de altas temperaturas y bajas precipitaciones que producen períodos de déficit de agua en el horizonte superficial de la mayoría de los suelos del área (Burgos 1968, Sánchez et al. 1976), incluidos los de los talaes (Arturi 1997a, Arturi y Goya 2004). Con mayor tamaño y mayor desarrollo de raíces, los juveniles ocuparían mayor volumen del suelo, con lo cual podrían incrementar su captación de agua y sobrellevar el posible déficit hídrico veraniego (Arturi 1997a, Arturi y Goya 2004). El éxito en el establecimiento, denotado por una mayor área cotiledonar o una expansión cotiledonar más rápida, tendió a ser más alto en las plántulas crecidas en el suelo del talar costero que en las crecidas en el suelo del talar interno, y más alto en las

Tabla 3. Supervivencia final de plántulas de *Celtis tala* para cada tratamiento del experimento factorial. Prueba de homogeneidad de los valores porcentuales de sobrevivientes (tercera fila): $X^2_{3; 0,05} = 7,81$; $G_w = 9,965$; significativo. Los valores que tienen la misma letra no difieren significativamente entre tratamientos (contrastes STP).

TRATAMIENTO DEL SUELO	INTERNO INALTERADO	INTERNO ALTERADO	COSTERO INALTERADO	COSTERO ALTERADO
PLÁNTULAS				
VIVAS	23	29	38	36
MUERTAS	14	6	5	5
% VIVAS / EMERGENTES	62,16 a	82,86 ab	88,37 b	87,80 b

plántulas crecidas en el horizonte A inalterado que en las crecidas en el horizonte A invertido. Podría aducirse que el éxito en el establecimiento en estos tratamientos es un efecto secundario de la emergencia temprana en un período más favorable. Sin embargo, el intervalo máximo entre emergencias fue solo de una semana y se produjo entre las dos últimas plántulas emergidas en el conjunto de las submuestras empleadas para la evaluación de la variable. Por su parte, la supervivencia tendió a ser mayor en las plántulas crecidas en el suelo del talar costero que en aquellas crecidas en el suelo del talar interno. Tomando estos resultados en su conjunto, puede considerarse que los tratamientos de suelo de talar costero y horizonte A inalterado favorecieron en mayor o menor grado la emergencia, el establecimiento y la supervivencia de las plántulas de *C. tala*, en contradicción con lo esperado bajo las hipótesis que motivaron el experimento.

En cuanto a las características químicas medidas aquí, el suelo del talar costero se diferencia del suelo del talar interno por sus menores concentraciones de calcio intercambiable y de fósforo extraíble, sus mejores niveles de magnesio y potasio intercambiables y su tendencia a salinidad. El calcio es usado por las plantas para una variedad de

funciones, incluyendo el desarrollo radical y foliar (Taiz y Zeiger 1991), y tiene un rol fundamental en la absorción y en los mecanismos de toma de otros cationes del suelo (Marschner 1986). La asociación positiva particular entre las plantas calcícolas y los suelos calcáreos es atribuida a diversas causas, tales como el requerimiento de las calcícolas de grandes cantidades de calcio estructural, la tolerancia que estas plantas tienen a la deficiencia de hierro que se produce en el suelo con el aumento de pH (Mengel y Kirkby 1978), la influencia indirecta del calcio sobre formas de nitrógeno que benefician a las calcícolas (Rorison 1985), la tendencia que muestran estas plantas a almacenar en sus semillas –como fuentes para las futuras plántulas– macro y micronutrientes poco solubles en suelos calcáreos (Tyler y Zohlen 1998), la cualidad de estas plantas de mantener alta cantidad de hierro tisular en formas metabólicamente activas (Zohlen y Tyler 2000) o su capacidad para concentrar alta cantidad de fósforo inorgánico tisular disponible para las funciones celulares (Zohlen y Tyler 2004). Los experimentos con plántulas de leñosas calcícolas crecidas en suelos de alcalinidades contrastantes son escasos y sus resultados son diversos. En algunos casos no se encontraron mayores diferencias (Newton, Cowling y

Lewis 1991), pero en otros las plántulas calcícolas desarrollaron mejor en los suelos calcáreos (Mustart y Cowling 1993). A su vez, el fósforo es un componente estructural esencial en las plantas, interviene en casi todos los procesos metabólicos (Taiz y Zeiger 1991) y es considerado un buen indicador de la fertilidad global de los suelos de bosque (Son y Gower 1992). Por su parte, la salinidad edáfica puede provocar estrés hídrico, inhibir la germinación y retardar el crecimiento de las plantas en general y de las leñosas en particular (Kozłowski 1997). En nuestro experimento, las menores concentraciones de calcio intercambiable y fósforo extraíble y la tendencia a salinidad del suelo del talar costero comparado con el suelo del talar interno no impidieron en el primero un mejor desempeño de las plántulas del calcícola *Celtis tala*. En cuanto a las características físicas medidas aquí, el suelo del talar costero se diferencia del suelo del talar interno por su textura más fina. El horizonte A de este suelo presenta alto contenido de arcillas y limos que posiblemente retienen más agua en superficie que el suelo del talar interno. Lo mismo podría ocurrir en los suelos inalterados, con cierto grado de compactación, en comparación con los suelos desagregados por disturbio, que pueden perder agua por percolación. Una disponibilidad adecuada de agua en el suelo suele ser crucial para el éxito de la germinación y el desarrollo de las plántulas (Keddy y Constabel 1986, Mustart y Cowling 1993). En un experimento realizado en un sitio cercano a la Reserva El Destino (Arturi 1997a), se encontró que el agua es el factor limitante primario de la supervivencia en campo de las plántulas de tala. En nuestro experimento, entonces, el mejor desempeño de las plántulas en el suelo del talar costero sin alterar puede ser verosímilmente atribuido a mayor retención de agua.

Los resultados obtenidos aquí muestran que las características químicas y físicas de los suelos del talar cercano al río no limitan en sí mismas el reclutamiento de plántulas de *C. tala*. En consecuencia, estas características tendrían, en principio, poco poder explicativo acerca de la menor densidad de talas adultos en los talares costeros que en los talares internos de la Reserva El Destino. Alternativamente, otras peculiaridades ambientales de los talares del área sin relación directa con las intrínsecamente edáficas; por ejemplo, la profundidad de la napa freática (ver Arturi 1997a, Arturi y Goya 2004) o interacciones bióticas, como competencia, predación o parasitismo (ver Boffi Lissin 1993; Arturi 1997a, 1997b; Arturi, Relva y Brown 1999; Arturi y Goya 2004) o micorrización (ver Cabello y Arambarri 2002, Irrazabal et al. 2005); podrían tener efectos diferenciados en el sentido perpendicular a la costa del río sobre las primeras etapas del desarrollo de las plántulas de tala, y ser explicativos de la estructura de distribución observada en los adultos. Por otra parte, estos factores podrían actuar de manera diferenciada en el espacio sobre fases más avanzadas del desarrollo y condicionar desde esas etapas la distribución local de la población (ver Richards, Stock y Cowling 1995; Shibata y Nakashizuka 1995; Cornelissen, Castro Diez y Hunt 1996; Clark et al. 1999). En un estudio realizado cerca de la Reserva El Destino (Arturi 1997a), se encontró evidencia a favor de la hipótesis de que en el interior del bosque nativo la alta ocupación del horizonte A del suelo por raíces de árboles adultos generaría una competencia intensa por el agua, fundamentalmente durante los períodos más secos del verano, provocando alta mortalidad en las plántulas de tala. A su vez, experimentos realizados en el campo mostraron que la perturbación del suelo con remoción de la biomasa

preexistente incide positivamente sobre el reclutamiento. Se sugirió que la liberación de espacio local podría favorecer en las plántulas de tala el desarrollo de las raíces y la captación del agua, que a su vez estaría más disponible al reducirse la competencia (Arturi 1997a, Arturi y Goya 2004). Sin embargo, en tanto que las observaciones y los experimentos realizados muestran que la competencia por agua sería más intensa bajo la propia especie, no hay evidencia ni indicios de que la estructura espacial de los adultos sea transitoria. Entonces, es razonable pensar que los factores cruciales en el condicionamiento de la distribución de los talas adultos podrían estar actuando sobre fases del desarrollo posteriores a la etapa de plántula. En este sentido, es interesante notar que en la investigación mencionada se encontró mayor abundancia de juveniles de tala en los bordes de los talares, donde el suelo presenta textura más fina y menor drenaje de agua, que en su interior. No obstante, esos juveniles no se desarrollan bien y manifiestan deterioros atribuibles al anegamiento de los suelos, de manera que las probabilidades de que pasen a la fase adulta parecen bajas (Arturi 1997a, 1997b; Arturi y Goya 2004). De manera similar, un mayor reclutamiento de plántulas de tala en los talares costeros con respecto a los talares internos (ver Arturi 1997a, Arturi y Goya 2004) podría estar favorecido por la

mayor disponibilidad de agua en las cercanías del río, pero quedar posteriormente contrarrestado con el bajo desempeño de los juveniles en esos suelos relativamente anegables. A su vez, la variación temporal en la aparición de las condiciones que favorecen el reclutamiento podría ser determinante del éxito global del tala (ver Arturi 1997a, Arturi y Goya 2004) en los talares internos. En años lluviosos las plántulas podrían tener mejor desempeño y mayor supervivencia en los talares internos en cuyos suelos más profundos y ricos en nutrientes los juveniles podrían posteriormente desarrollarse mejor que en los talares costeros. Finalmente, dado que *C. tala* tiene una alta capacidad de rebrotar con posterioridad a cortes o quiebres naturales (Parodi 1940, Hunziker y Dottori 1976, Arturi 1997a, Arturi y Goya 2004, ver el capítulo tres de esta tesis), cabe la posibilidad de que las restricciones sobre su regeneración sexual no tengan el impacto que suelen tener sobre la estructura y la dinámica poblacional de las plantas leñosas (Grime 1979, De Stevens 1991). En este sentido, sería interesante investigar si los talas pueden regenerar vegetativamente a partir de yemas radicales y, en ese caso, qué factores ambientales y bióticos podrían favorecer esta capacidad como estrategia de resistencia o competencia y condicionar la distribución de los adultos en el espacio.

REFERENCIAS

Abraham MA. 1980. Factores edáficos limitantes de la distribución del "tuco-tuco" de Magdalena (*Ctenomys talarum*). *Ecología* 4: 1–8.

Arturi MF. 1997a. Regeneración de *Celtis tala* Gill ex Planch en el noreste de la provincia de Buenos Aires; tesis doctoral; Facultad de Ciencias Naturales y Museo; Universidad Nacional de La Plata; La Plata.

Arturi MF. 1997b. Regeneración de *Celtis tala* y su relación con el pastoreo, la cobertura herbácea y arbórea en el NE de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ecología Austral* 7: 3–12.

Arturi MF y Goya JF. 2004. Estructura, dinámica y manejo de los talares del NE de Buenos Aires. En: Arturi MF, Frangi JL y Goya JF (Eds) "Ecología y manejo de los bosques de

- Argentina"; Editorial de la Universidad Nacional de La Plata; La Plata; capítulo 10.
- Arturi MF, Relva A y Brown A. 1999. Consumo foliar en las especies arbóreas de los talaes del este de la provincia de Buenos Aires. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 63–71.
- Boffi Lissin LD. 1993. Regeneración del *Celtis tala* (Ulmaceae) en el Partido de Magdalena (Provincia de Buenos Aires); tesina de licenciatura; Facultad de Ciencias Exactas y Naturales; Universidad de Buenos Aires; Buenos Aires.
- Boffi Lissin LD et al. 1999. Efecto de la luz en la emergencia y establecimiento de dos especies leñosas de los talaes de Magdalena (Buenos Aires). Un ensayo de invernáculo. *Parodiana* 11: 63–74.
- Box GEP. 1953. Non-normality and test on variance. *Biométrica* 40: 318–335.
- Burgos JJ. 1968. El clima de la provincia de Buenos Aires. En: Cabrera ÁL (Ed) "Flora de la provincia de Buenos Aires". Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria; Tomo 4; Parte 1; INTA; Buenos Aires.
- Cabello M y Arambarri AM. 2002. Diversity in soil fungi from undisturbed and disturbed *Celtis tala* and *Scutia buxifolia* forest in the eastern Buenos Aires province (Argentina). *Microbiological Research* 157: 115–125.
- Cabrera ÁL. 1949. Las comunidades vegetales de los alrededores de La Plata (Provincia de Buenos Aires, Rep. Argentina). *Lilloa* 20: 269–347.
- Cade-Menun BJ y Lavkulich LM. 1997. A comparison of methods to determine total, organic, and available phosphorus in forest soils. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 28: 651–663.
- Canham CD. 1988. An index for understory light levels in and around canopy gaps. *Ecology* 69: 1634–1638.
- Cavallotto JL. 1996. Estratigrafía del Holoceno de la llanura costera del margen sur del Río de la Plata. XIII Congreso Geológico Argentino; Actas IV: 51–68.
- Cavallotto JL. 2002. Evolución holocena de la llanura costera del margen sur del Río de la Plata. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 57: 376–388.
- Cavallotto JL, Violante RA y Parker G. 2004. Sea-level fluctuations during the last 8600 years in the de la Plata river (Argentina). *Quaternary International* 114: 155–165.
- Clark JS et al. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86: 1–16.
- Cole JWL y Grizzle JE. 1966. Applications of multivariate analysis of variance to repeated measures experiments. *Biometrics* 22: 810–828.
- Conti M, Richter M y Giufré L. 1976. Método de determinación rápida de nitrógeno de suelo. IDIA suplemento diciembre 1976: 119–122.
- Cornelissen JHC, Castro Diez P y Hunt R. 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of Ecology* 84: 755–765.
- De Stevens D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling emergence. *Ecology* 72: 1066–1075.
- Dottori NM. 1976. Morfología foliar en *Celtis tala* y *Celtis pallida* con especial referencia a los domacios. *Kurtziana* 9: 63–80.
- Dottori NM. 1990. Anatomía reproductiva en Ulmaceae s.l. II. Estructura y desarrollo del fruto de *Celtis tala* y *Trema micrantha*. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 26: 247–257.
- Dottori NM. 1994. Anatomía reproductiva en Ulmaceae s. l. IV. Fertilización, ontogenia de la semilla y plántula en *Phyllostylon rhamnoides* y *Celtis tala*. *Kurtziana* 23: 27–54.
- Fenner M. 1987. Seedlings. *New Phytologist* 106 (Supplement): 35–47.
- Fenner M. 2000. Preface. En: Fenner M (Ed) "Seeds: the ecology of regeneration in plant communities"; segunda edición; CAB International Publishing; Wallingford; pp. ix–xi.
- Fernández Honaine M, Zucol AF y Osterrieth ML. 2005. Biomineralizaciones de sílice en *Celtis tala* (Celtidaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 40: 229–239.
- Fundación Centro de Estudios y Proyectos del Ambiente. 1989. Naturaleza y cultura pampeana en el mapa del mundo: Parque Costero del Sur. Comité de Argentina del Programa el Hombre y la Biosfera de la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura; La Plata.
- Gaucher G. 1971. Tratado de pedología agrícola. El suelo y sus características agronómicas; Omega; Barcelona.
- Goya J et al. 1992. Distribución y características estructurales de los talaes de la Reserva de Biosfera Parque Costero del Sur. *Revista de la Facultad de Agronomía de La Plata* 68: 53–64.

- Greenhouse SW y Geisser S. 1959. On methods in the analysis of profile data. *Psychometrika* 32: 95–112.
- Grime JP. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169–1194.
- Grime JP. 1979. Plant strategies and vegetation processes; J Wiley and Sons; New York.
- Grime JP y Hillier SH. 2000. The contribution of seedling regeneration to the structure and dynamics of plant communities, ecosystems and larger units of the landscape. En: Fenner M (Ed) "Seeds: the ecology of regeneration in plant communities"; segunda edición; CAB International Publishing; Wallingford; pp. 361–374.
- Grubb PJ. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107–145.
- Harper JL. 1977. Population biology of plants; Academic Press; New York.
- Hilhorst HWM y Karssen CM. 2000. Effect of chemical environment on seed germination. En: Fenner M (Ed) "Seeds: the ecology of regeneration in plant communities"; segunda edición; CAB International Publishing; Wallingford; pp. 293–309.
- Howe HF y Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201–228.
- Hunziker AT y Dottori NM. 1976. Contribución al conocimiento sobre los talas (*Celtis*, *Ulmaceae*) de Argentina, con especial referencia a la región mediterránea. I. Sobre una especie austro-sudamericana y sobre otra de área disyunta. *Kurtziana* 9: 103–140.
- Huynh H y Feldt LS. 1976. Estimation of the Box correction for degrees of freedom from sample data in the randomized block and split plot designs. *Journal of Educational Statistics* 1: 69–82.
- International Society of Soil Science, International Soil Reference and Information Centre y Food and Agriculture Organization of the United Nations. 1998. World reference base for soil resources; 84 World Soil Resources Reports; FAO; Roma.
- Irrazabal G et al. 2005. Especies de hongos formadores de micorrizas arbusculares: nuevas citas para la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 40: 17–22.
- Keddy PA y Constabel P. 1986. Germination of ten shoreline plants in relation to seed size, soil particle size and water level: an experimental study. *Journal of Ecology* 74: 133–141.
- Kitajima K y Fenner M. 2000. Ecology of seedling regeneration. En: Fenner M (Ed) "Seeds: the ecology of regeneration in plant communities"; segunda edición; CAB International Publishing; Wallingford; pp. 331–359.
- Kozłowski TT. 1987. Responses of woody plants to flooding and salinity; *Tree Physiology Monograph* No. 1; Heron Publishing; Victoria.
- Lewis JP y Collantes MB. 1973. El espinal periestépico. *Ciencia e Investigación* 29: 359–376.
- Marschner H. 1986. Mineral nutrition of higher plants. Academic Press; London.
- Mengel K y Kirkby EA. 1978. Principles of plant nutrition. International Potash Institute; Berne.
- Morrison DF. 1976. Multivariate statistical methods. Segunda edición; Mc Graw-Hill; Tokyo.
- Murriello S, Arturi M y Brown AD. 1993. Fenología de las especies arbóreas de los talares del este de la provincia de Buenos Aires. *Ecología Austral* 3: 25–32.
- Mustart PJ y Cowling RM. 1993. The role of regeneration stages in the distribution of edaphically restricted fynbos *Proteaceae*. *Ecology* 74: 1490–1499.
- Nakashizuka T. 2001. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 205–210.
- Newton IP, Cowling RM y Lewis OAM. 1991. Growth of calcicole and calcifuge *Agulhas Plain Proteaceae* on contrasting soil types, under glasshouse conditions. *South African Journal of Botany* 57: 319–324.
- Olsen SR et al. 1954. Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. United States Department of Agriculture Circular 939.
- Parodi L. 1940. La distribución geográfica de los talares de la provincia de Buenos Aires. *Darwiniana* 4: 33–56.
- Platt WJ. 1975. The colonization and formation of equilibrium plant species associations on badger disturbances in a tall-grass prairie. *Ecological Monograph* 45: 285–305.
- Richards MB, Stock WD y Cowling RM. 1995. Water relations of seedlings and adults of two fynbos *Protea* species in relation to their

- distribution patterns. *Functional Ecology* 9: 575–583.
- Richter M, Conti M y Maccarini G. 1982. Mejoras en la determinación de cationes intercambiables, acidez intercambiable y capacidad de intercambio catiónico en suelos. *Revista de la Facultad de Agronomía* 3: 145–155.
- Richter M, Massen G y Mizuno I. 1973. Total organic carbon and oxidisable organic C by Walkley-Black procedure in some soils of the Argentine Pampa. *Agrochimica* 17: 462–473.
- Romanczuk MC y del Pero de Martínez MA. 1978. Las especies del género *Celtis* (Ulmaceae) en la flora argentina. *Darwiniana* 21: 541–577.
- Rorison IH. 1985. Nitrogen source and the tolerance of *Deschampsia flexuosa*, *Holcus lanatus* and *Bromus erectus* to aluminium during seedling growth. *Journal of Ecology* 73: 83–90.
- Ruiz Selmo F. 1998. Estudio ecofisiológico de *Gleditsia triacanthos*: comparación con otra especie leñosa invasora y una nativa en los talares de Magdalena, Provincia de Buenos Aires; tesina de licenciatura; Facultad de Ciencias Exactas y Naturales; Universidad de Buenos Aires; Buenos Aires.
- Sánchez O et al. 1976. Estudio pedológico integral de los partidos de Magdalena y Brandsen (Prov. de Bs. As.). *Anales de Laboratorio de Ensayo de Materiales e Investigación Tecnológica*; Serie 2; Número 310: 1–119.
- Shibata M y Nakashizuka T. 1995. Seed and seedling demography of four co-occurring *Carpinus* species in a temperate deciduous forest. *Ecology* 76: 1099–1108.
- Sokal RR y Rohlf FJ. 1995. *Biometry*. WH Freeman & Company; New York.
- Son Y y Gower ST. 1992. Nitrogen and phosphorus distribution for five plantation species in south western Wisconsin. *Forest Ecology and Management* 53: 175–193.
- Stock WD, Pate JS y Delfs J. 1990. Influence of seed size and quality on seedling development under low nutrient conditions in five Australian and South African members of the Proteaceae. *Journal of Ecology* 78: 1005–1020.
- Stupino SA, Arturi MF y Frangi JL. 2004. Estructura del paisaje y conservación de los bosques de *Celtis tala* Gill ex Planch del NE de la provincia de Buenos Aires. *Revista de la Facultad de Agronomía de La Plata* 105: 37–45.
- Suding KN y Goldberg D. 2001. Do disturbances alter competitive hierarchies? Mechanisms of change following gap creation. *Ecology* 82: 2133–2149.
- Systat. 1990. *Systat*; Evanston.
- Taiz L y Zeiger E. 1991. *Plant physiology*; Benjamin/Cummings Publishing Co.; Redwood City.
- Tilman D. 1982. *Resource competition and community structure*; Princeton University Press; Princeton.
- Tilman D. 1986. Resources, competition and the dynamics of plant communities. En: Crawley MJ (Ed) "Plant ecology"; Blackwell Scientific Publications; United Kingdom; pp. 51–76.
- Tilman D. 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58: 3–15.
- Tilman D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2–16.
- Tilman D y Pacala S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. En: Ricklefs RE y Schluter D (Eds) "Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives"; The University of Chicago Press; pp. 13–25.
- Torres Robles SS y Tur NM. 2005. Los talares de la provincia de Buenos Aires. En: Brown A et al. (Eds) "La situación ambiental argentina 2005"; Fundación Vida Silvestre Argentina; Buenos Aires; pp. 246–250.
- Tortorelli LA. 1956. *Maderas y bosques argentinos*; ACME; Buenos Aires.
- Tyler G y Zohlen A. 1998. Plant seeds as mineral nutrient resource for seedlings – A comparison of plants from calcareous and silicate soils. *Annals of Botany* 81: 455–459.
- Voorst F. 1967. Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires). Serie Fitogeográfica 7; Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria; Buenos Aires.
- Vitousek KD y Denslow JS. 1986. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical rainforest. *Journal of Ecology* 74: 1167–1178.
- Werner PA. 1979. Competition and coexistence of similar species. En: Solbrig OT et al. (Eds) "Topics in plant population biology"; Columbia University Press; New York; pp. 287–310.
- Winer BJ. 1971. *Statistical principles in experimental design*. Segunda edición; McGraw-Hill; New York.
- Zohlen A y Tyler G. 2000. Immobilization of tissue iron on calcareous soil – differences

between calcicole and calcifuge plants. *Oikos* 89: 95–106.

behaviour of plants. *Annals of Botany* 94: 427–432.

Zohlen A y Tyler G. 2004. Soluble inorganic tissue phosphorus and calcicole – calcifuge

* Una version parcial de este capítulo ha sido publicada como:

Ribichich AM. 1996. *Celtis tala* Planchon (Ulmaceae s. l.) seedling establishment on contrasting soils and microdisturbances: a greenhouse trial concerning adults' field distribution pattern. *Flora* 191: 321–327.

EPÍLOGO: ALCANCES DE ESTA TESIS

En las áreas básica y aplicable del conocimiento

La Reserva El Destino es un sitio representativo de los paisajes y la biota del área costera del Río de la Plata, en la Pampa Deprimida (Vervoorst 1967; León, Burkart y Movia 1979; cf. Soriano et al. 1992) de Argentina (ver el prólogo de esta tesis). Comprende un área con un patrimonio natural significativo, especialmente por sus bosques xerofíticos (Fundación CEPA 1989; Stupino, Arturi y Frangi 2004), y ofrece un caso de interés para la investigación básica y aplicada en Biogeografía, Ecología y Biología de la Conservación. En el curso de esta tesis, aproximé el problema de la organización de la flora de la Reserva El Destino a través de distintos niveles estructurales.

En el nivel regional, mostré los inconvenientes que surgen de la aplicación de los modelos biogeográficos tradicionales (Cabrera 1976, Takhtajan 1986) y propuse una aproximación alternativa para la exploración del problema en cuestión (ver el capítulo uno de esta tesis). Elaboré un modelo fitogeográfico operativo, utilizando conceptos y herramientas de la estadística descriptiva (Sokal y Rohlf 1995) y la panbiogeografía (Croizat 1958; Henderson 1989; Craw 1989; Morrone y Crisci 1990; Grehan 1991, 2000; Craw, Grehan y Heads 1999), y lo ajusté al esquema biogeográfico subcontinental de Morrone (2001, 2004). Mediante un modelo nulo (Gotelli 2000, 2001), puse a prueba la independencia de las distribuciones regionales de las especies presentes en El Destino, las que luego contrasté con mi modelo fitogeográfico operativo. Según este análisis, la flora de la Reserva El Destino representa alrededor del 10 por ciento de la flora bonaerense y muestra una estructura regional no azarosa, con preponderancia de elementos tropicales en su composición, pero también con incidencia de elementos australes y andinos o de transición. Considero que este análisis formal es un avance significativo con respecto a la aplicación acrítica de cualquier sistema biogeográfico general, responde preguntas fundamentales sobre la estructura de la flora del sitio de estudio y sienta una base para un análisis de mayor precisión que podría involucrar una tesis completa.

Para abordar el problema de la organización local de los ensambles de plantas de El Destino, elaboré una síntesis de las teorías modernas sobre el ensamblaje de comunidades que asignan un rol central al origen común a partir de un acervo inicial de especies (Keddy 1992; Zobel 1992, 1997; Schluter y Ricklefs 1993; Eriksson 1996; Parker y Pickett 1998). Luego, conecté estos conceptos con las nociones teóricas que sustentan el uso de modelos nulos en la Ecología de Comunidades (Gotelli 2000, 2001) y con los fundamentos de la parsimonia cladística (Forey PL et al. 1992, Goloboff 1998). Aplicando estas ideas (ver el capítulo dos de esta tesis), reconocí en El Destino tres conjuntos de ensambles plausiblemente relacionados por una organización conjunta: 1) la estepa de llanura alta, que aparece como una expresión marginal del pastizal que alcanza su máximo desarrollo hacia el interior de

la provincia, 2) el complejo estepa de llanura baja – bosque xerofítico de *Celtis tala* y *Scutia buxifolia*, y 3) el pantano de planicie costera, que incluye un bosque hidrofítico degradado de *Erythrina crista-galli*. Estos dos últimos conjuntos representan unidades que se prolongan hacia el sur caracterizando en gran parte el paisaje de la costa bonaerense del Río de la Plata. Para ambos, pruebas de independencia de chi-cuadrado por simulación (Gotelli y Entsminger 2001) señalaron una alta probabilidad de que las estructuras de distribución geográfica de las especies no difieran entre los ensambles que los integran más que lo esperado por azar. Este resultado refuerza el supuesto de que cada conjunto está ensamblado a partir de un mismo fondo regional de especies y, en principio, contraría las hipótesis que sostienen que los bosques y su entorno difieren en sus acervos fitogeográficos (Cabrera 1976). Por su parte, los análisis por modelo nulo de la independencia de las ocurrencias de las especies del complejo estepa de llanura baja–bosque xerofítico y del pantano de planicie costera sugieren que, en ambos casos, los ensambles que los componen fueron estructurados no–azarosamente por procesos de ensamblaje. Los árboles de relaciones de máxima parsimonia de ensamblaje de ambos conjuntos muestran tendencias de cambio global que podrían relacionarse con los eventos de aumento de aridez y sucesivo aumento de humedad que posiblemente tuvieron lugar en el área durante el retiro del mar holocénico, entre 5000 y 1000 años antes del presente (Prieto 1996; Iriondo 1999; Cavallotto 2002; Cavallotto, Violante y Parker 2004). Interpreté mediante inferencias las reconstrucciones de máxima parsimonia de los cambios cruciales de composición específica a través de los árboles de relaciones de ensamblaje. Señalo a las especies potencialmente afectadas por restricciones ambientales, exclusión competitiva, limitación al reclutamiento o limitación a la dispersión. Mis inferencias pueden ser fácilmente formuladas como hipótesis operativas de trabajo que podrían ponerse a prueba en futuros estudios.

En el nivel comunitario, estudié el bosque xerofítico o “talar”, el ensamble más representativo de la Reserva El Destino (ver el capítulo tres de esta tesis). Comparé la estructura de stand (Stone y Porter 1998, McElhinny et al. 2005) de la vegetación leñosa de un fragmento de talar longevo y dos fracciones de talares con crecimiento post–corte mediante técnicas de análisis multivariado (Benzecri 1973, Hartigan 1975, Greenacre 1984) y estadística paramétrica (Meyer 1972) y no–paramétrica (Daniel 1978). Interpreté los resultados en el marco de las teorías sobre el ensamblaje de bosques (Grime 1979, Canham y Marks 1985, Vitousek 1985, Tilman 1986, Whitmore 1989, Givnish 2002). Las principales especies de árboles son: *Scutia buxifolia*, *Celtis tala* y *Jodina rhombifolia*, que presentan estructuras de tamaño típicas de poblaciones más o menos estables o en expansión y tolerantes a la sombra, y *Schinus longifolius*, que presenta estructuras de tamaño típicas de poblaciones pioneras. En el talar longevo se identifican tres stands diferentes: uno cercano al río dominado por *S. buxifolia* y dos interiores codominados por *S. buxifolia*–*C. tala*. Después de más de treinta años de crecimiento post–corte, un stand cercano a la costa del Río de la Plata alcanzó similar densidad, área basal total de árboles y grado de ramificación por árbol que su contraparte longeva, en tanto que un stand interior alcanzó similar densidad y área basal total de árboles que sus contrapartes longevas, pero no su complejidad estructural. La segregación espacial de la dominancia podría estar primariamente relacionada con el gradiente de stress edáfico que aumenta hacia el río y con la simultaneidad de las condiciones favorables para el crecimiento hacia comienzos de primavera. *Scutia buxifolia*, que

presenta características de tolerante al stress, predomina cerca del río mientras que *C. tala*, que presenta características de buen competidor, aparece con mejor desempeño hacia el interior, que es estacionalmente más favorable. En general, los bosques xerofíticos bonaerenses se hayan afectados por distintas actividades humanas y tienden a desaparecer. Los resultados de este capítulo brindan información útil para el diseño de acciones de conservación y recuperación de los distintos stands de estos bosques en la Reserva El Destino. El control del árbol exótico invasor *Ligustrum lucidum* es prioritario. Más allá de su importancia aplicada, las acciones sugeridas para la recuperación pueden ser diseñadas de manera que sirvan para poner a prueba las hipótesis propuestas acerca de la organización de estos talaes (ver Ashby 1987, Franklin 1988).

Para finalizar, como un primer paso hacia la elucidación de los mecanismos de organización intracomunitaria del bosque xerofítico, realicé un experimento en invernáculo para investigar los efectos de las diferencias de los suelos entre talaes cercanos y lejanos al río sobre las primeras fases del desarrollo de *Celtis tala* (ver el capítulo cuatro de esta tesis). En la Reserva El Destino, las densidades y las áreas basales de árboles totales no difieren significativamente entre bosques cercanos y lejanos al Río de la Plata y no se observan indicios de cambio en esta estructura. Sin embargo, *C. tala* muestra una distribución diferencial, con menor densidad cerca del río, aunque otros autores encontraron que no hay limitaciones a la dispersión de sus propágulos. Esta especie es la leñosa de mayor constancia en el bosque xerofítico bonaerense y tradicionalmente se la ha considerado restringida por los suelos que coloniza (Parodi 1940, Vervoorst 1967). En El Destino, los suelos de los talaes cercanos al río tienen menor disponibilidad de nutrientes, mayor salinidad, textura más fina y menor incidencia de microdisturbios que los suelos de los talaes internos. El desempeño durante los primeros estadios de crecimiento suele ser crucial para las leñosas (Kitajima y Fenner 2000) y su resultado frecuentemente es el condicionante primario del patrón de distribución de los árboles adultos (Grubb 1977, Harper 1977, Grime 1979, Grime y Hillier 2000). Propuse como hipótesis que el curso de la germinación y/o el crecimiento y la supervivencia de las plántulas de *C. tala* tienen un resultado diferenciado en el sentido perpendicular a la costa del río, afectado por las características de los suelos, que condiciona la distribución de los adultos. Desarrollé mi experimento bajo un diseño factorial cruzado que involucró origen y disturbio del suelo. Analicé la emergencia y la supervivencia de plántulas de *C. tala*, con estadística no-paramétrica (Sokal y Rohlf 1995), y su expansión cotiledonar, con estadística paramétrica univariada (Winer 1971, Sokal y Rohlf 1995) y multivariada (Morrison 1976), bajo cuatro tratamientos. La emergencia resultó alta y homogénea entre tratamientos. Por su parte, contrariamente a lo esperado, el éxito en el establecimiento, denotado por una expansión cotiledonar mayor o más rápida, fue más alto en suelo de talar costero que en suelo de talar interno y también más alto en suelo inalterado que en suelo sometido a disturbio previo. La supervivencia también fue mayor en suelo de talar costero. Estos resultados muestran que las características de los suelos de talar cercano al río no limitan en sí mismas el reclutamiento de *C. tala* en la fase plántula. Alternativamente, propongo que estas características podrían actuar sobre estadios posteriores, o bien que otras peculiaridades ambientales o interacciones bióticas pueden tener sobre la especie efectos diferenciados en el sentido perpendicular a la costa del río y ser explicativos de la distribución de los adultos. También destaco que *C. tala* muestra una alta capacidad de rebrotar con posterioridad a cortes o quiebres, de manera que, tal vez,

las restricciones sobre su regeneración sexual no tengan el impacto que suelen tener sobre la estructura y la dinámica poblacional de los árboles.

En mi formación doctoral

Una curiosidad inicial, ¿cómo está estructurada la flora de la Reserva El Destino?, impulsó el proceso activo de conocimiento que tiene a esta tesis como producto final. En la resolución del problema, busqué, elegí y generé datos e ideas. Elaboré interrogantes parciales y operé sobre cada conjunto de datos pertinentes a través de distintas técnicas de organización, análisis e interpretación de la información. Hice esto en el contexto de distintos marcos teóricos relacionados en una concepción general sobre la dinámica de las comunidades de plantas. A lo largo de este trabajo, me entrené en búsquedas bibliográficas, diseño y toma de muestras biológicas y estadísticas en el campo, técnicas de herbario, determinación taxonómica de plantas, diseño y toma de datos de experimentos controlados, estadística descriptiva, estadística predictiva paramétrica y no-paramétrica, análisis multivariados, modelos nulos, análisis de parsimonia, manejo de los programas de computación que realizan estos análisis y tratamiento y compatibilidad de distintos marcos teóricos. Adicionalmente, relacioné mis resultados con sus posibles usos en la gestión de la reserva, extendiendo mi objetivo básico hacia fines prácticos. Para finalizar, di un formato comunicable a mis hallazgos que está plasmado en el presente informe integral y en las publicaciones parciales (ver Cagnoni, Faggi y Ribichich 1995, 1996; Ribichich 1996; Ribichich y Protomastro 1998; Ribichich 2002, 2005). En suma, esta investigación me ha servido para afianzarme en un número de prácticas manuales y habilidades intelectuales que no se desarrollan plenamente durante la formación de grado y cuyo manejo me fortalece como investigadora, docente y profesional en las ciencias de la naturaleza.

REFERENCIAS

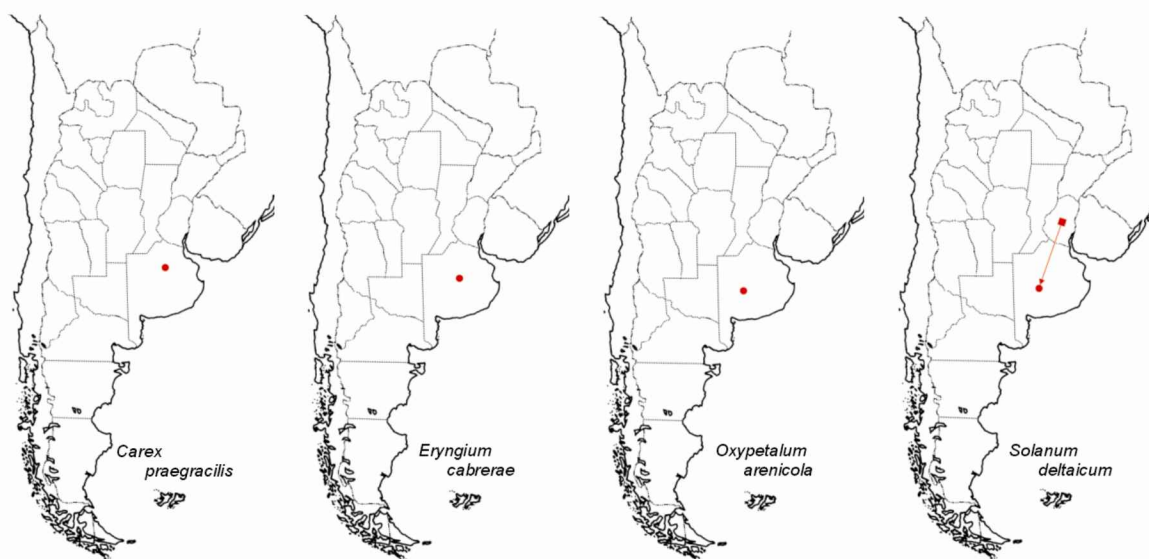
- Ashby WC. 1987. Forests. En: Gilpin ME, Jordan III WR y Aber JD (Eds) "Restoration ecology: a synthetic approach to ecological research"; Cambridge University Press; New York; pp. 89–108.
- Benzecri JP. 1973. L'analyse des correspondances; Dunod; Paris.
- Cabrera ÁL. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. En: Kugler WF (Ed) "Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería"; Tomo 2; Fascículo 1; Segunda edición; Acme; Buenos Aires.
- Canham CD y Marks PL. 1985. The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. En: Pickett STA y White P (Eds) "The ecology of natural disturbance and patch dynamics"; Academic Press; Orlando; pp. 197–216.
- Cagnoni M, Faggi AM y Ribichich A. 1995. Carta de vegetación de la Reserva El Destino. Contribuciones Científicas de la Sociedad Argentina de Estudios Geográficos: 21-28.
- Cagnoni M, Faggi AM y Ribichich A. 1996. La vegetación de la Reserva El Destino (partido de Magdalena, provincia de Buenos Aires). Parodiana 9: 25–44.
- Cavallotto JL. 2002. Evolución holocena de la llanura costera del margen sur del Río de la Plata. Revista de la Asociación Geológica Argentina 57: 376–388.
- Cavallotto JL, Violante RA y Parker G. 2004. Sea-level fluctuations during the last 8600 years in the de la Plata river (Argentina). Quaternary International 114: 155–165.

- Craw R. 1989. Quantitative panbiogeography: introduction to methods. *New Zealand Journal of Zoology* 16: 485–494.
- Craw RC, Grehan JR y Heads MJ. 1999. *Panbiogeography: tracking the history of life*. Oxford Biogeography Series; Number 11; Oxford University Press; Nueva York.
- Croizat L. 1958. *Panbiogeography*. Publicado por el autor; Caracas.
- Daniel WW. 1978. *Applied nonparametric statistic*; Houghton Mifflin Corporation; Boston.
- Eriksson O. 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos* 77: 248–258.
- Forey PL et al. (Eds). 1992. *Cladistics: a practical course in systematics*; The Systematics Association; Clarendon Press; Oxford.
- Franklin JF. 1988. Structural and functional diversity in temperate forests. En: Wilson EO (Ed) "Biodiversity"; National Academy Press; Washington D.C.; pp. 166–175.
- Fundación Centro de Estudios y Proyectos del Ambiente. 1989. *Naturaleza y cultura pampeana en el mapa del mundo: Parque Costero del Sur*. Comité de Argentina del Programa el Hombre y la Biosfera de la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura; La Plata.
- Givnish TJ. 2002. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica* 36: 703–743.
- Goloboff PA. 1998. *Principios básicos de cladística*. Sociedad Argentina de Botánica; Buenos Aires.
- Gotelli NJ. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606–2621.
- Gotelli NJ. 2001. Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology & Biogeography* 10: 337–343.
- Gotelli NJ y Entsminger GL. 2001. *EcoSim: null models software for ecology*; Version 7.0; Main frame. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>
- Greenacre MJ. 1984. *Theory and application of correspondence analysis*; Academic Press; London.
- Grehan JR. 1991. *Panbiogeography 1981–91: development of an earth/life synthesis*. *Progress in Physical Geography* 15: 331–363.
- Grehan JR. 2000. *Panbiogeografía 1981–2000: desarrollo de una síntesis tierra/vida*. *Anartia* 10: 1–42.
- Grime JP. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*; J Wiley and Sons; New York.
- Grime JP y Hillier SH. 2000. The contribution of seedling regeneration to the structure and dynamics of plant communities, ecosystems and larger units of the landscape. En: Fenner M (Ed) "Seeds: the ecology of regeneration in plant communities"; segunda edición; CAB International Publishing; Wallingford; pp. 361–374.
- Grubb PJ. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107–145.
- Harper JL. 1977. *Population biology of plants*; Academic Press; New York.
- Hartigan JA. 1975. *Clustering algorithms*; J Wiley and Sons; New York.
- Henderson IM. 1989. *Quantitative panbiogeography: an investigation into concepts and methods*. *New Zealand Journal of Zoology* 16: 495–510.
- Iriondo M. 1999. Climatic change in the South American plains: records of a continent-scale oscillation. *Quaternary International* 57/58: 93–112.
- Keddy PA. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157–164.
- Kitajima K y Fenner M. 2000. Ecology of seedling regeneration. En: Fenner M (Ed) "Seeds: the ecology of regeneration in plant communities"; segunda edición; CAB International Publishing; Wallingford; pp. 331–359.
- León RJC, Burkart SE y Movia CP. 1979. Relevamiento fitosociológico del pastizal del norte de la Depresión del Salado (partidos de Magdalena y Brandsen, Provincia de Buenos Aires). *Serie Fitogeográfica* 17; Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria; Buenos Aires.
- McElhinny C et al. 2005. Forest and woodland stand structural complexity: its definition and measurement. *Forest Ecology and Management* 218: 1–24.
- Meyer PL. 1972. *Introductory probability and statistical applications*; second edition; Addison-Wesley Publishing Company Incorporation; Massachusetts.
- Morrison DF. 1976. *Multivariate statistical methods*. Segunda edición; Mc Graw-Hill; Tokyo.

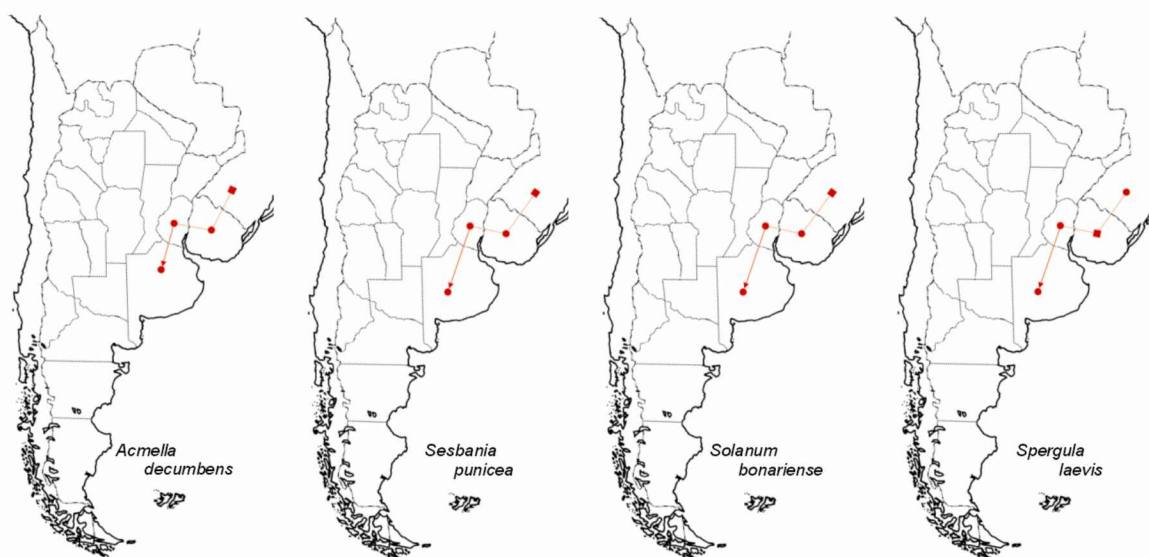
- Morrone JJ. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. Manuales y Tesis de la Sociedad Entomológica Aragonesa; Volumen 3; Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo; Oficina Regional de Ciencia y Tecnología para América Latina y el Caribe (UNESCO); Sociedad Entomológica Aragonesa; Zaragoza.
- Morrone JJ. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 48: 149-162.
- Morrone JJ y Crisci JV. 1990. Panbiogeografía: fundamentos y métodos. *Evolución biológica* 4: 119-140.
- Parker VT y Pickett STA. 1998. Historical contingency and multiple scales of dynamics within plant communities. En: Peterson DL y Parker VT (Eds) "Ecological scale. Theory and applications"; Columbia University; pp. 171-191.
- Parodi L. 1940. La distribución geográfica de los talaes de la provincia de Buenos Aires. *Darwiniana* 4: 33-56.
- Prieto AR. 1996. Late Quaternary vegetational and climatic changes in the pampa grassland of Argentina. *Quaternary Research* 45: 73-88.
- Ribichich AM. 1996. *Celtis tala* Planchon (Ulmaceae s. l.) seedling establishment on contrasting soils and microdisturbances: a greenhouse trial concerning adults' field distribution pattern. *Flora* 191: 321-327.
- Ribichich AM y Protomastro J. 1998. Woody vegetation structure of xeric forest stands under different edaphic site conditions and disturbance histories in the Biosphere Reserve Parque Costero del Sur, Argentina. *Plant Ecology* 139: 189-201.
- Ribichich AM. 2002. El modelo clásico de la fitogeografía de Argentina: un análisis crítico. *Interciencia* 27: 669-675, 715-716.
- Ribichich AM. 2005. From null community to non-randomly structured actual plant assemblages: parsimony analysis of species co-occurrences. *Ecography* 28: 88-98.
- Schluter D y Ricklefs RE. 1993. Species diversity: an introduction to the problem. En: Ricklefs RE y Schluter D (Eds) "Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives"; University of Chicago Press; pp. 1-10.
- Sokal RR y Rohlf FJ. 1995. Biometry. WH Freeman & Company; New York.
- Soriano A et al. 1992. Río de la Plata grasslands. En: Coupland RT (Ed) "Ecosystems of the world 8A. Natural grasslands"; Elsevier; pp. 367-407.
- Stone JN y Porter JL. 1998. What is forest stand structure and how to measure it? *Northwest Science* 72 (special issue 2): 25-26.
- Stupino SA, Arturi MF y Frangi JL. 2004. Estructura del paisaje y conservación de los bosques de *Celtis tala* Gill ex Planch del NE de la provincia de Buenos Aires. *Revista de la Facultad de Agronomía* 105 (2): 37-45.
- Takhtajan A. 1986. Floristic regions of the world. University of California; Berkeley.
- Tilman D. 1986. Resources, competition and the dynamics of plant communities. En: Crawley MJ (Ed) "Plant ecology"; Blackwell Scientific Publications; United Kingdom; pp. 51-76.
- Vervoorst F. 1967. Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires). Serie Fitogeográfica 7; Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria; Buenos Aires.
- Vitousek PM. 1985. Community turnover and ecosystem nutrient dynamics. En: Pickett STA y White P (Eds) "The ecology of natural disturbance and patch dynamics"; Academic Press; Orlando; pp. 325-334.
- Whitmore TC. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536-537.
- Winer BJ. 1971. Statistical principles in experimental design. Segunda edición; Mc Graw-Hill; New York.
- Zobel M. 1992. Plant species coexistence –the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos* 65: 314-320.
- Zobel M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* 12: 266-269.

**APÉNDICE 1: TRAZOS GEOGRÁFICOS DE LAS ESPECIES NATIVAS
CLASIFICADOS POR PATRONES Y VARIANTES (VER CAPÍTULOS 1 Y 2)**

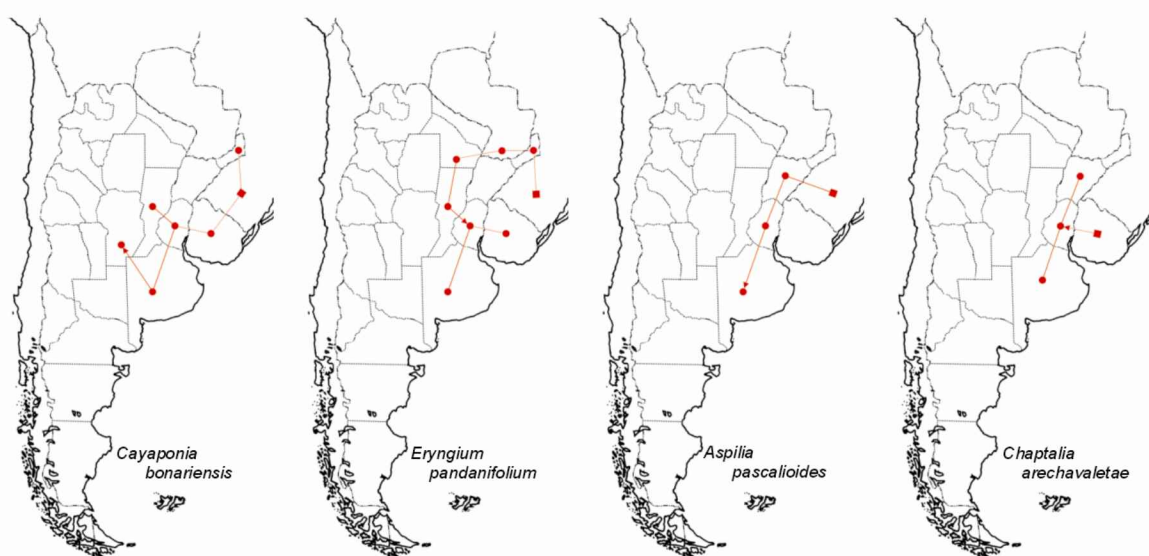
Tropicales - variante 1

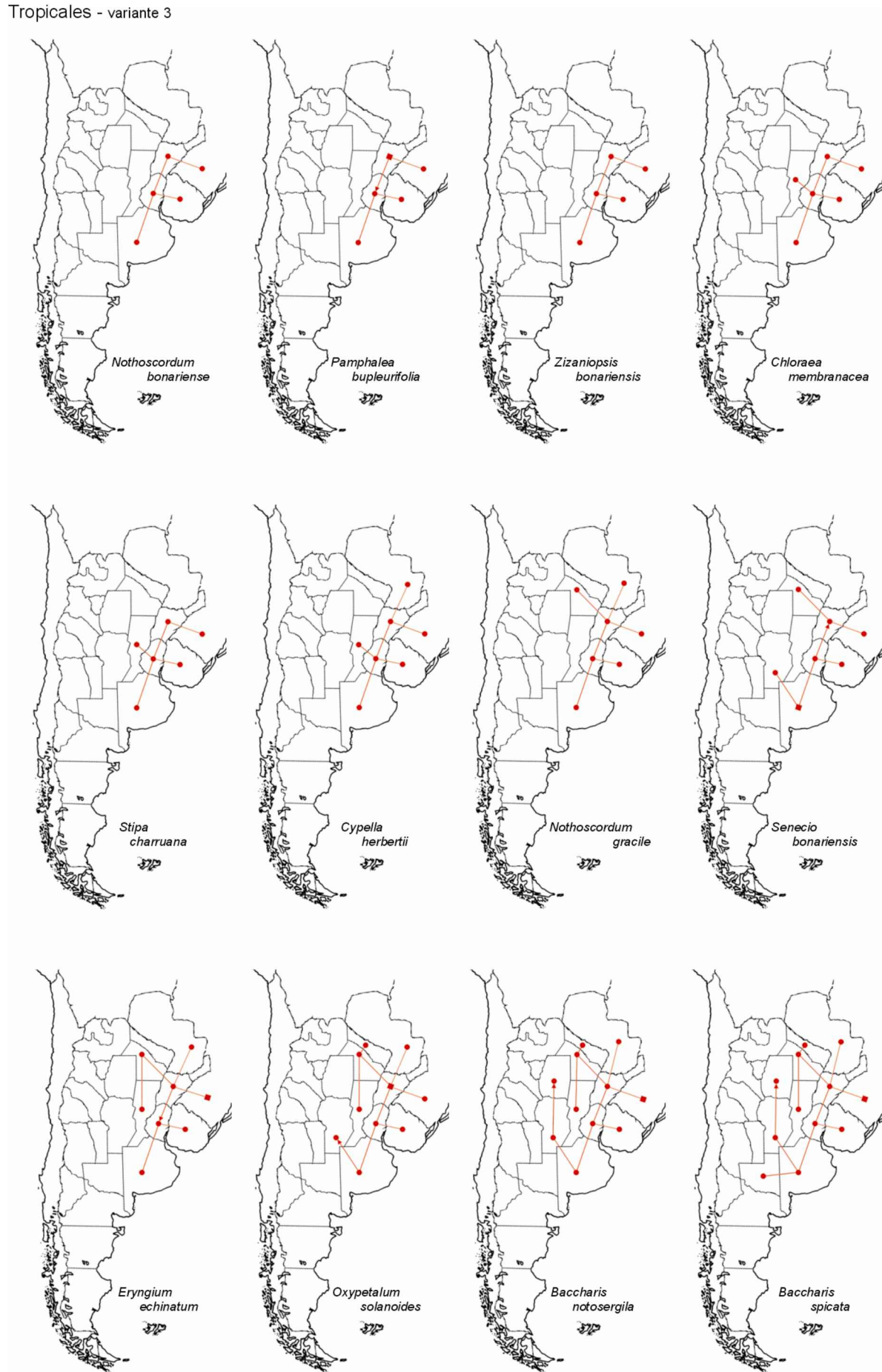


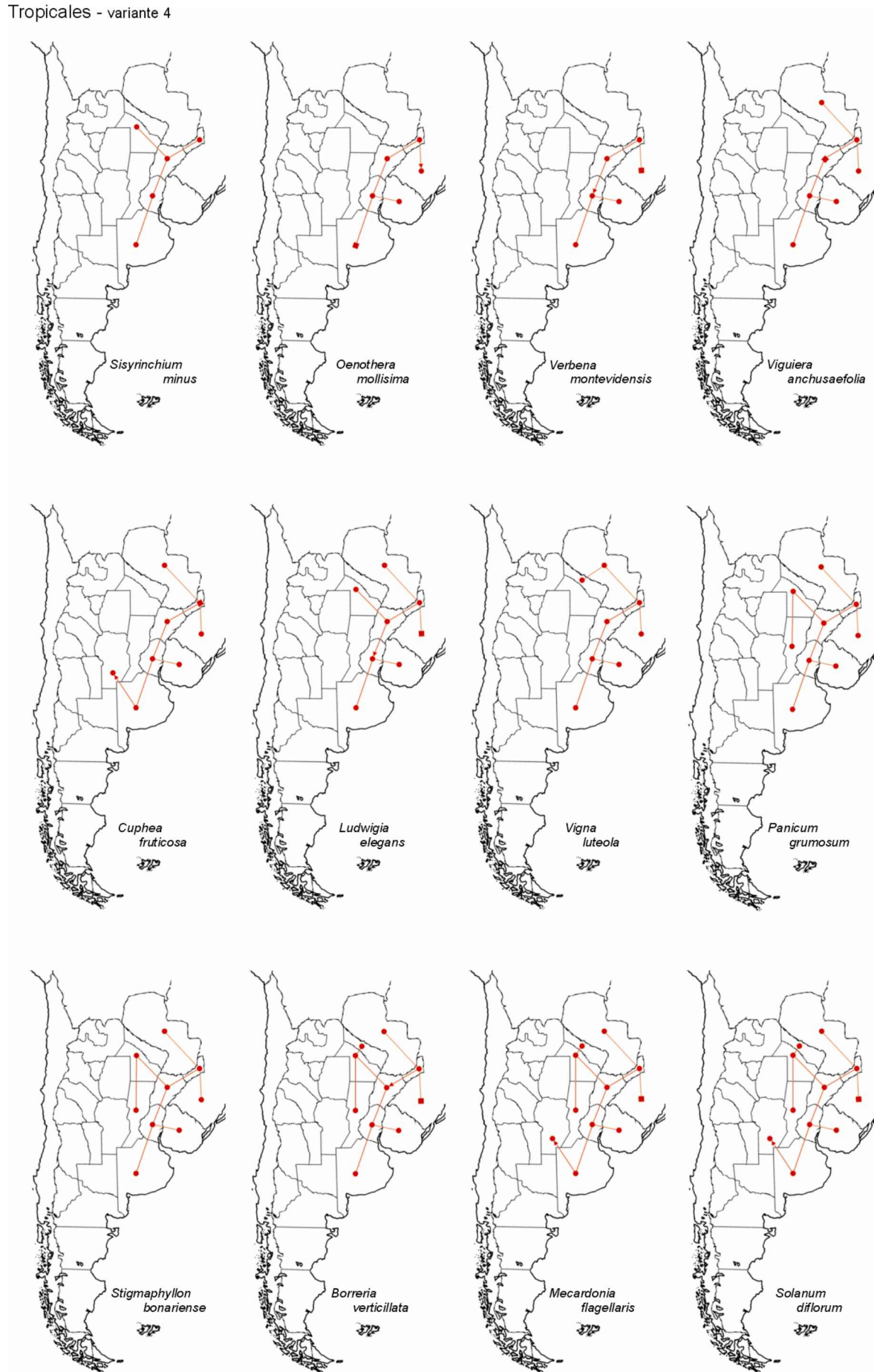
Tropicales - variante 2



Tropicales - variante 3







Tropicales - variante 4

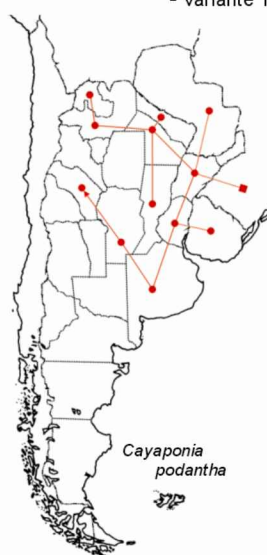


Tropicales - variante 5



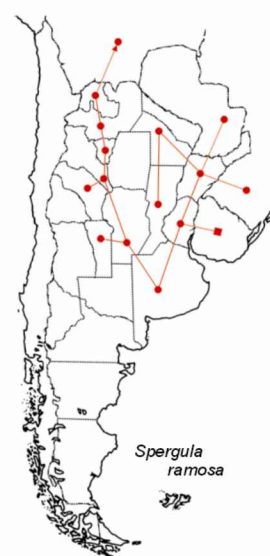
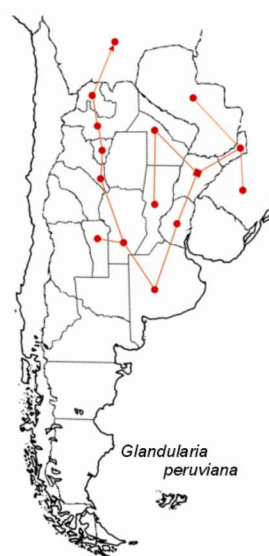
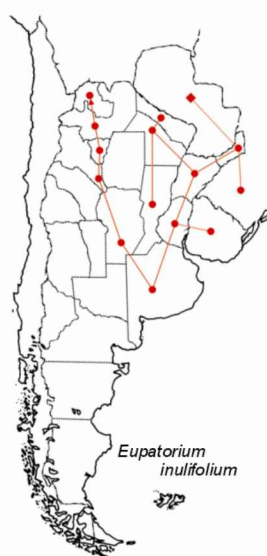
Tropical - andinos

- variante 1

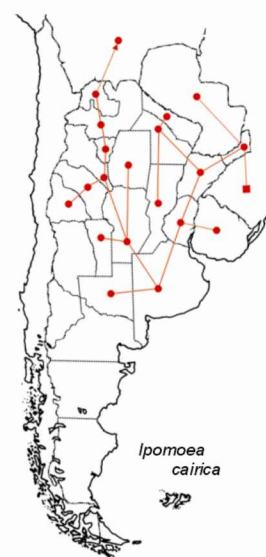
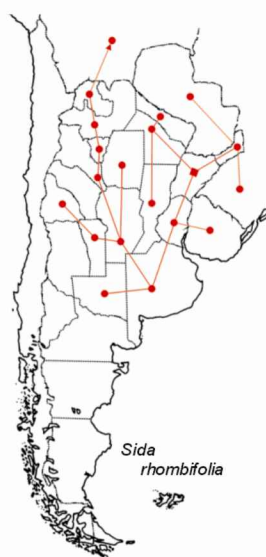
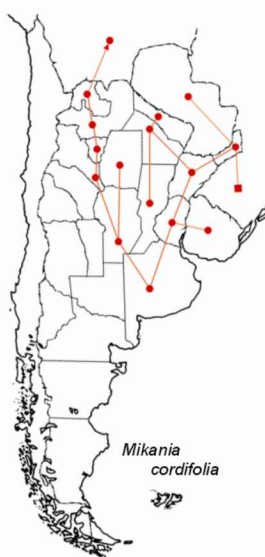
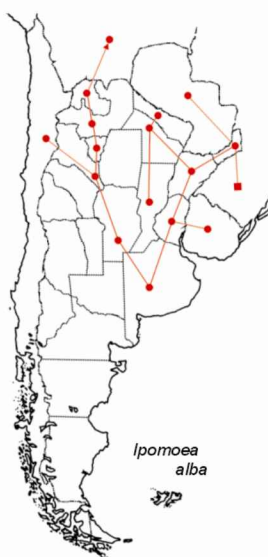


Tropical - andinos

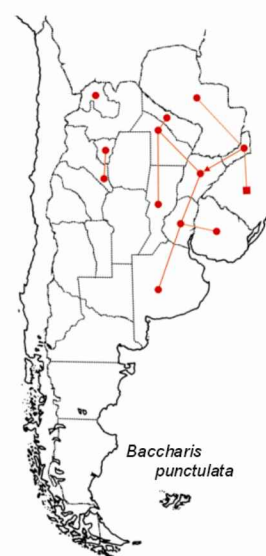
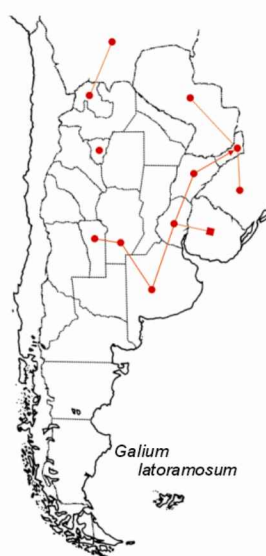
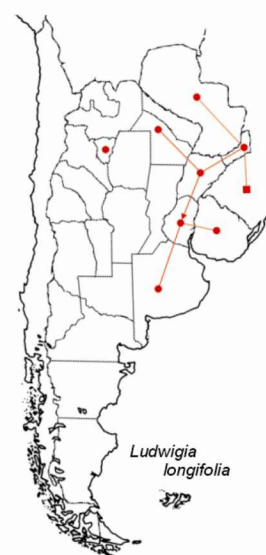
- variante 2



Tropical - andinos - variante 2



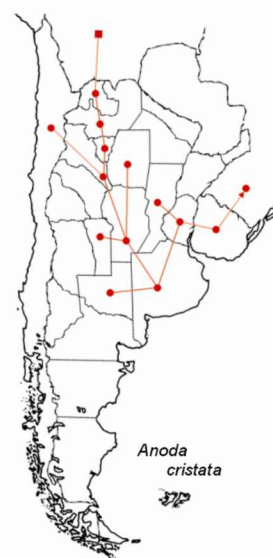
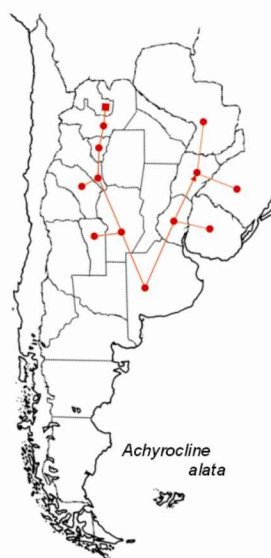
Tropical - andinos - variante 3



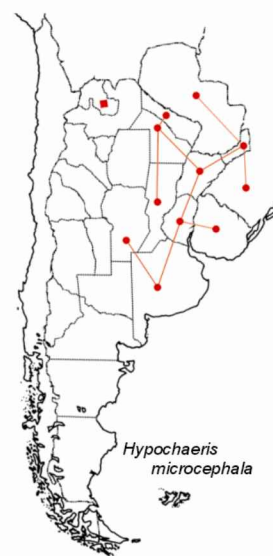
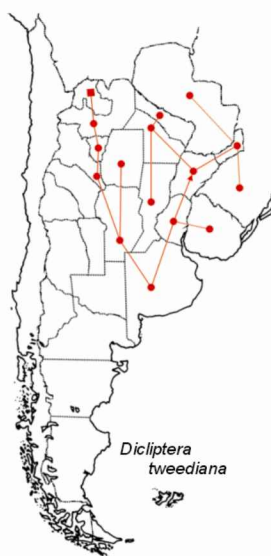
Tropical - andinos - variante 3



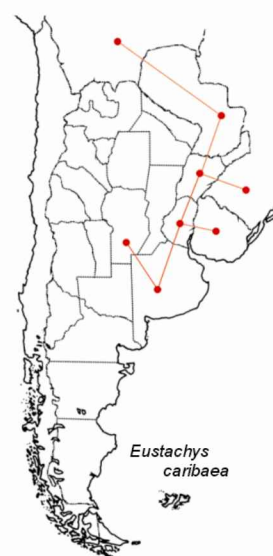
Andino - tropicales - variante 1

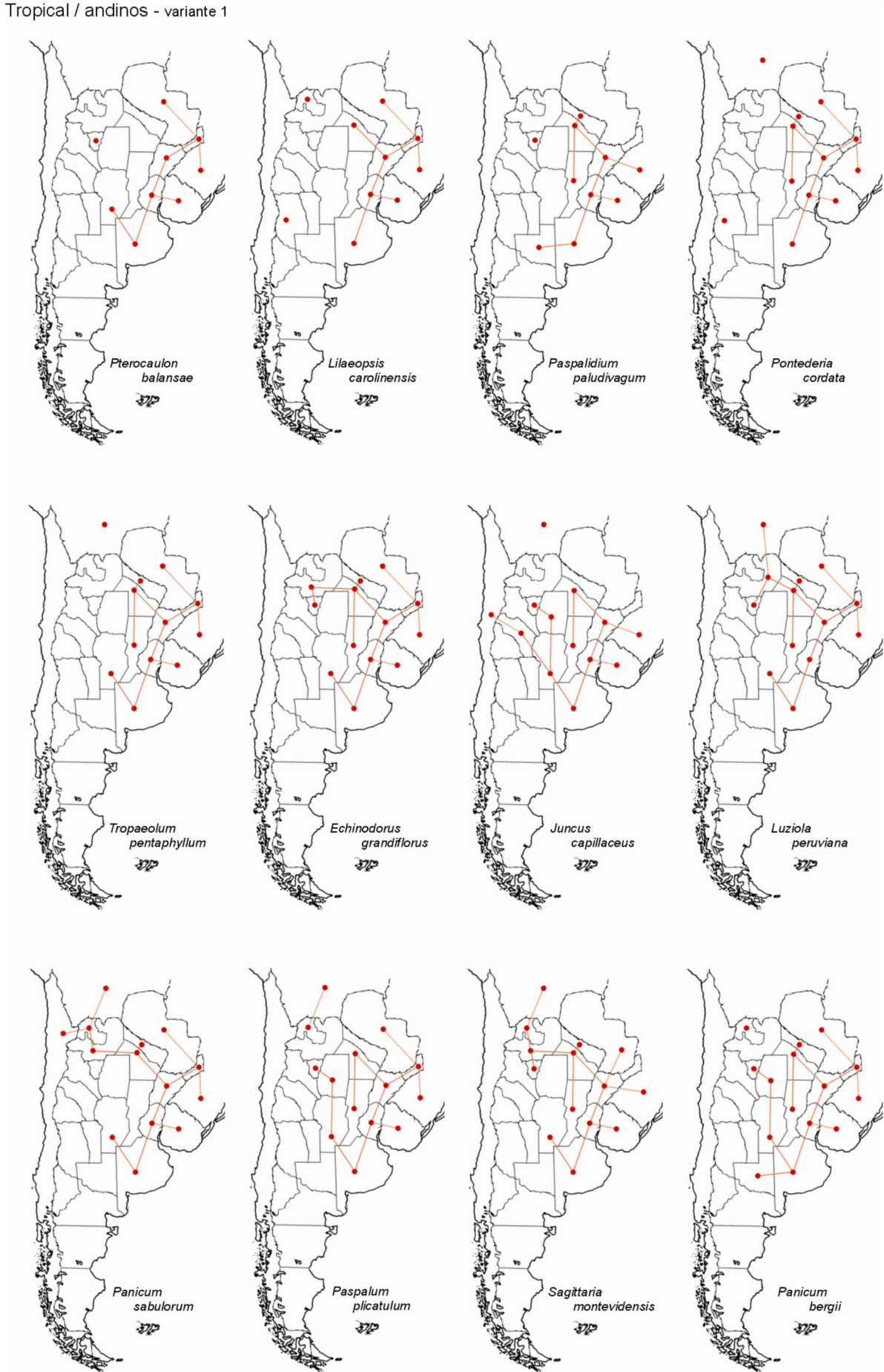


Andino - tropicales - variante 2



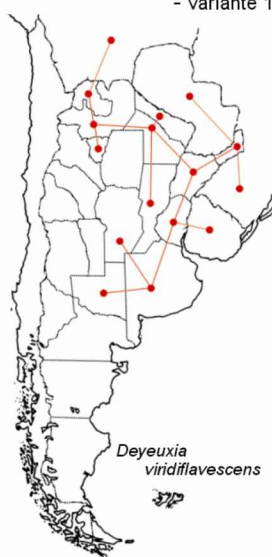
Tropical / andinos - variante 1





Tropical / andinos

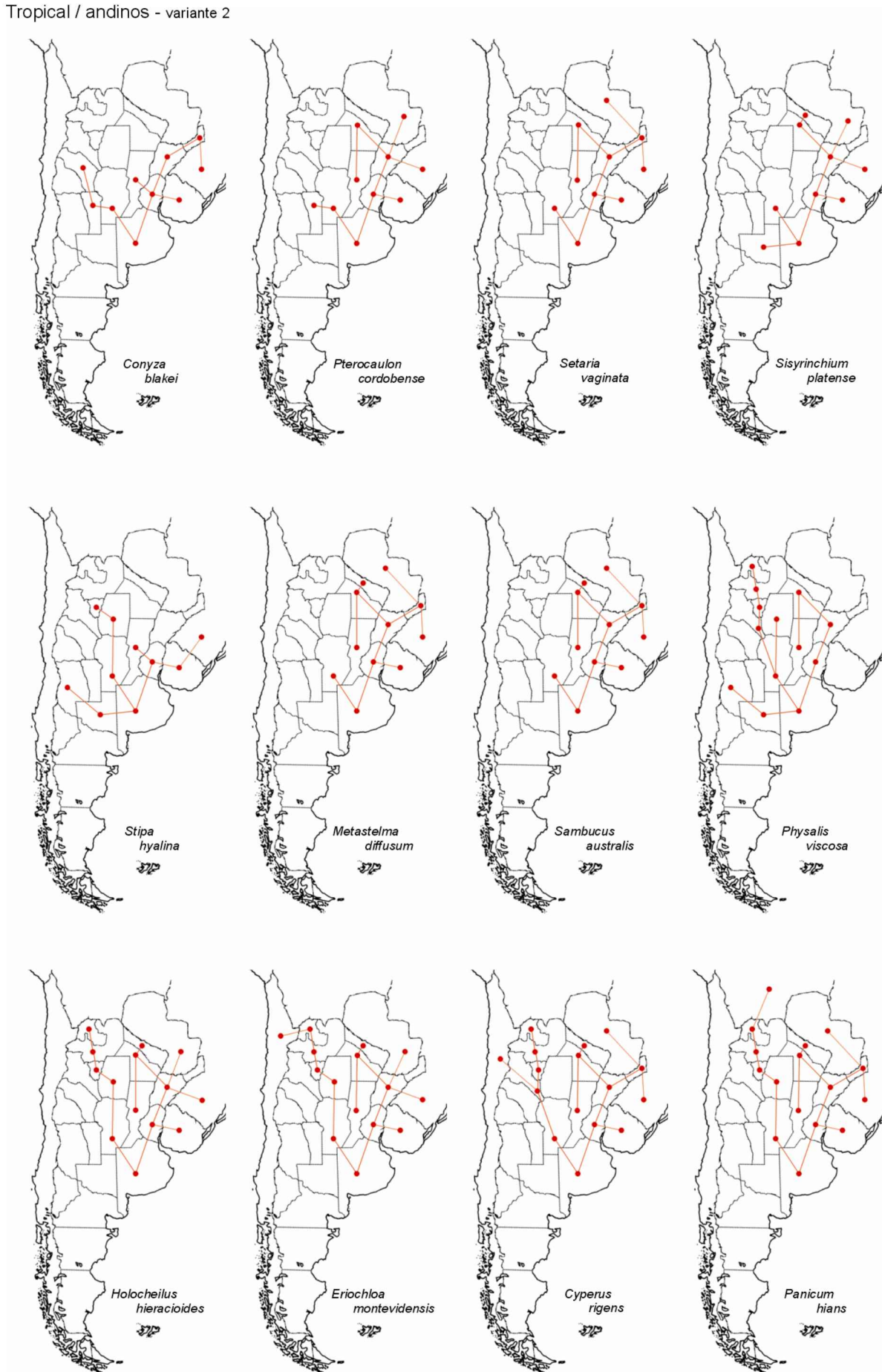
- variante 1



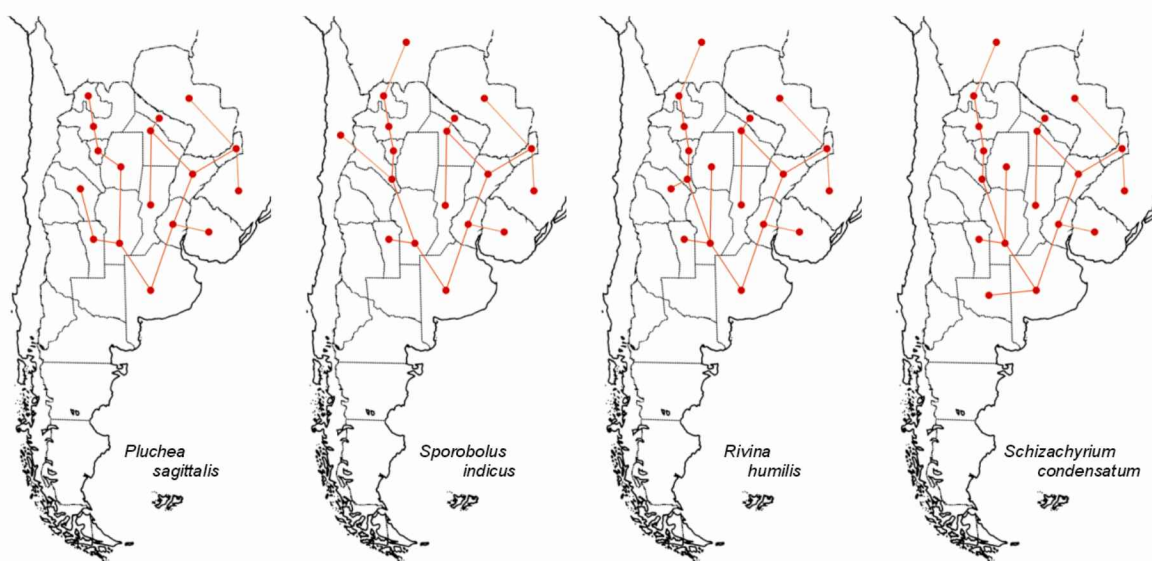
Tropical / andinos

- variante 2

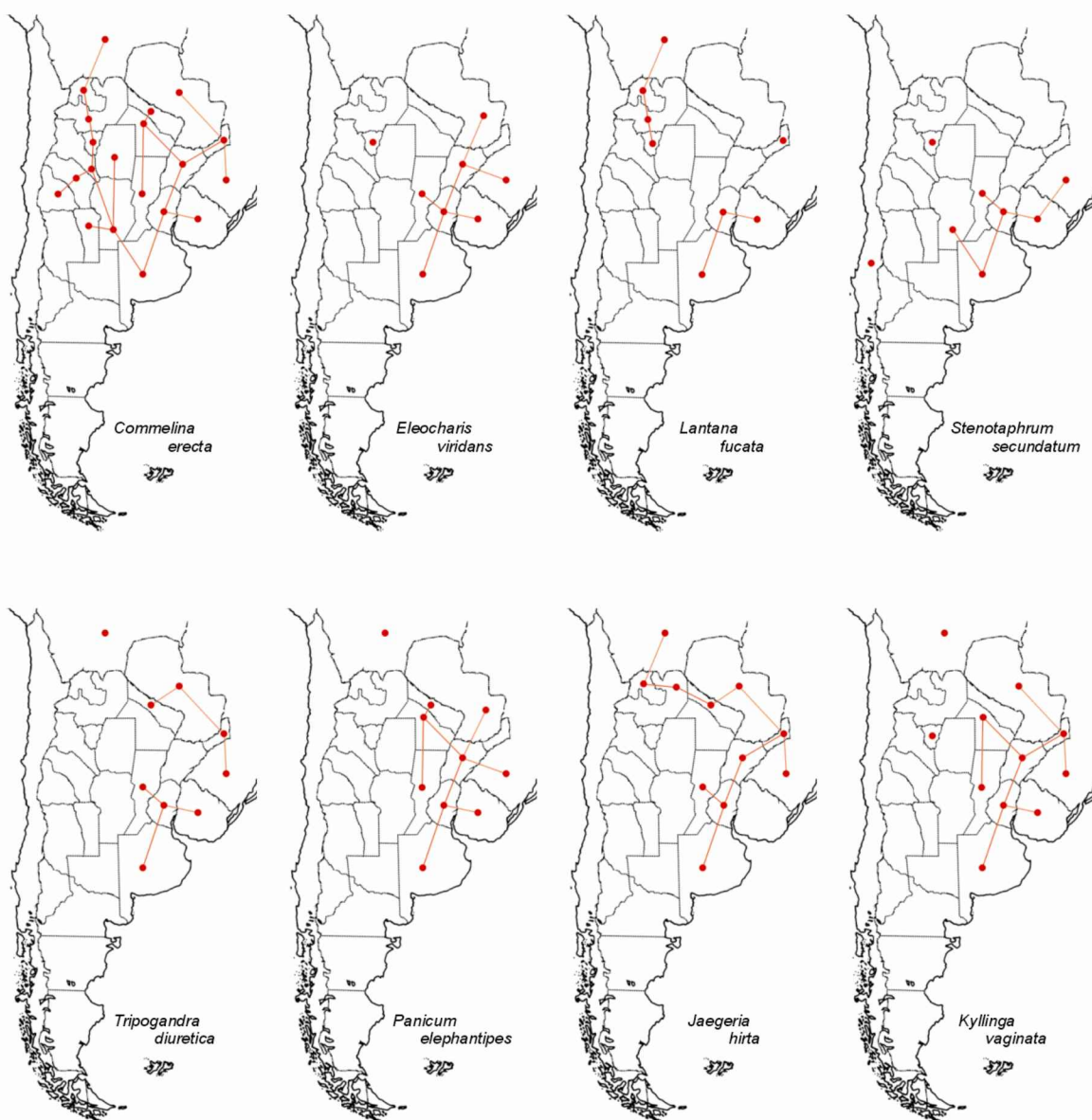




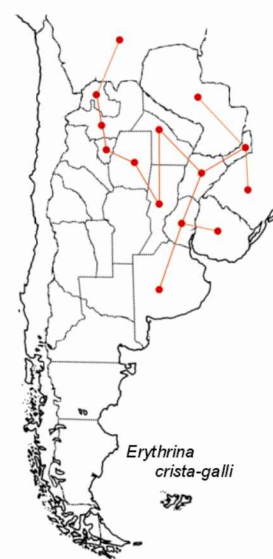
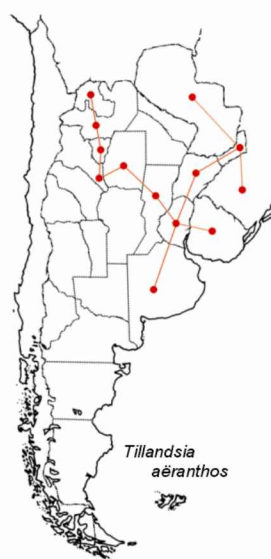
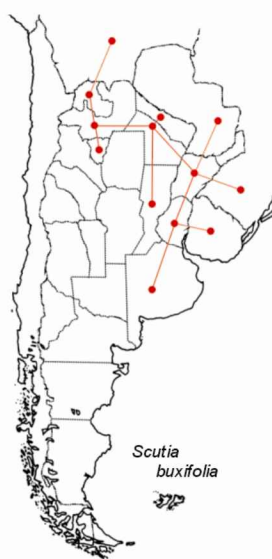
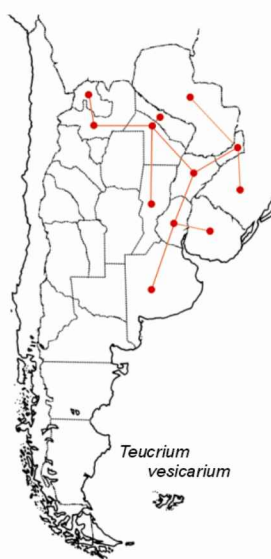
Tropical / andinos - variante 2



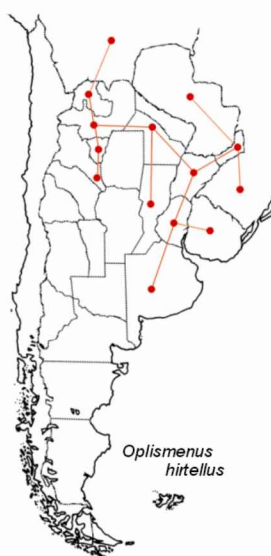
Tropical / andinos - variante 3



Tropical / andinos - variante 3

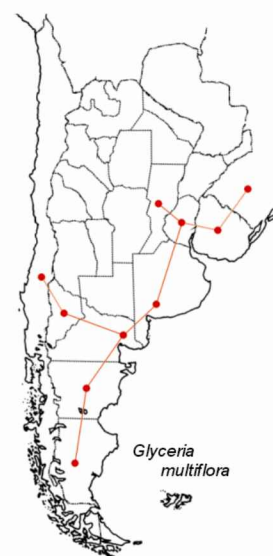


Tropical - australes

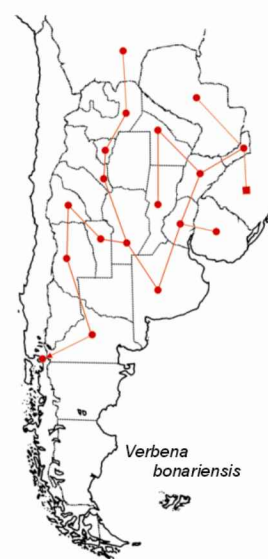
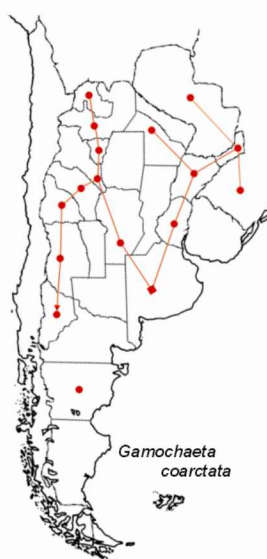


Austral - tropical

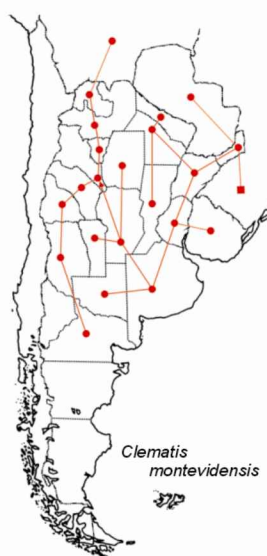
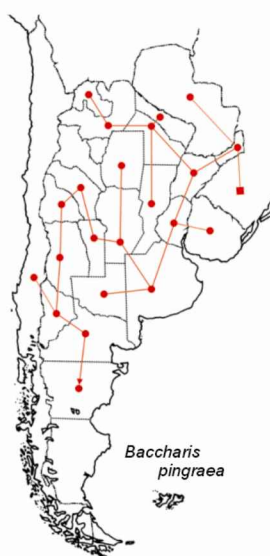
Tropical / australes



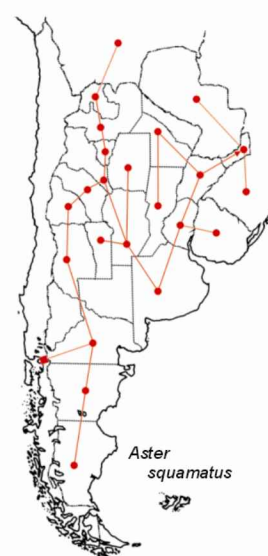
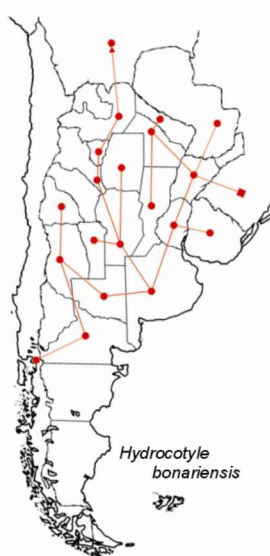
Tropical - andino - australes - variante 1



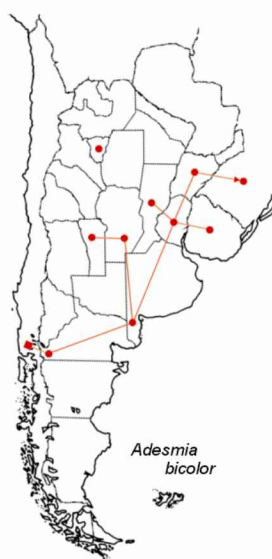
Tropical - andino - australes
- variante 2



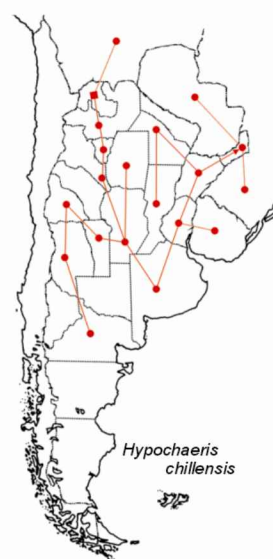
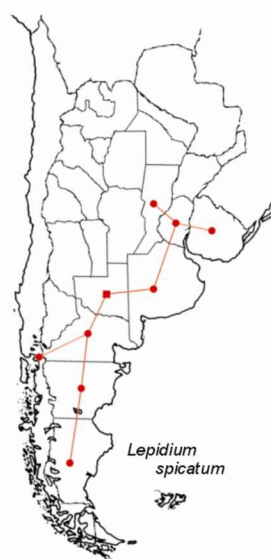
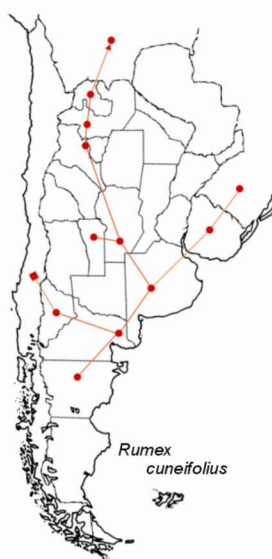
Austral - andino - tropicales



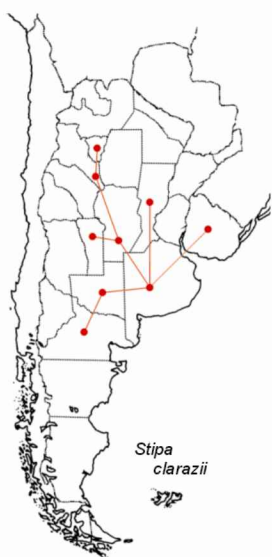
Austral - tropical - andinos

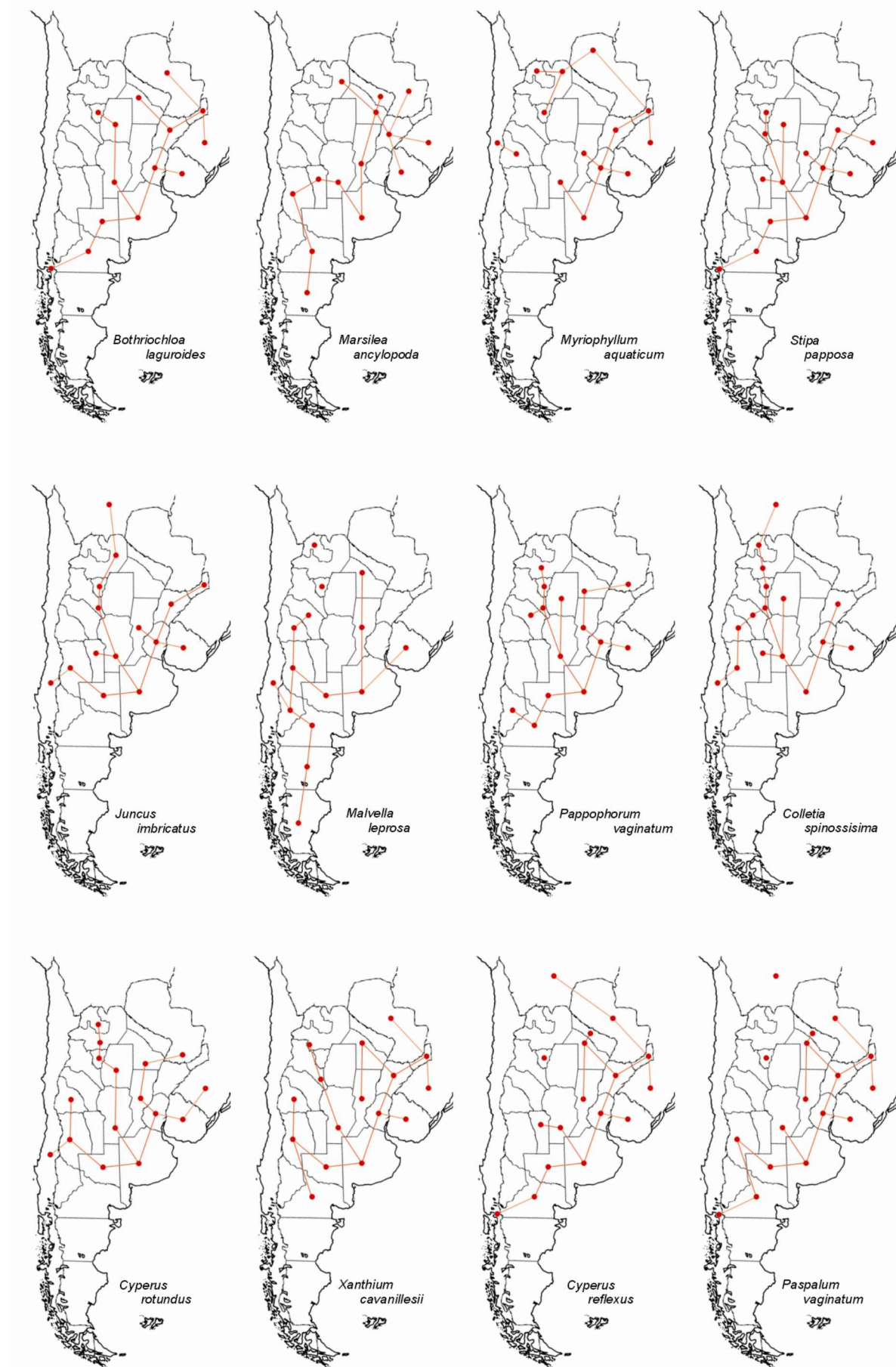


Andino - tropical / australes

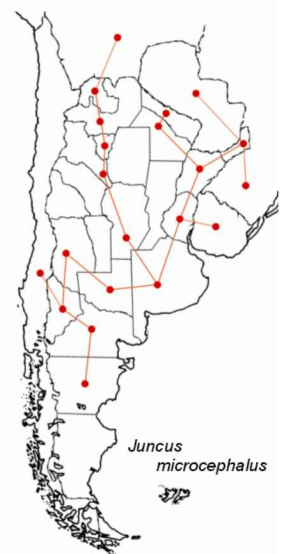
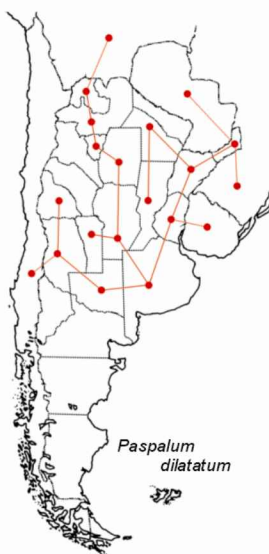
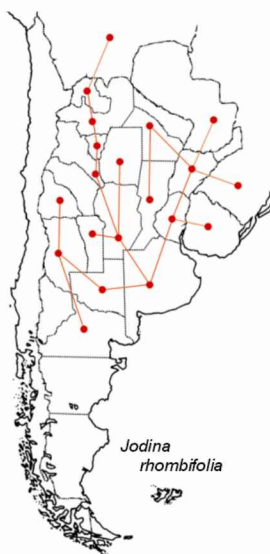
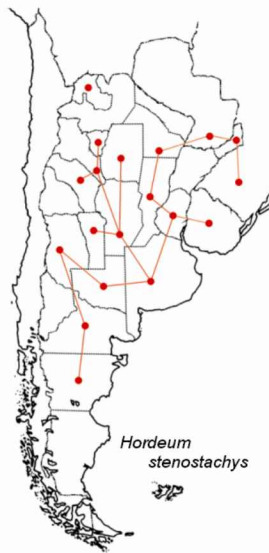
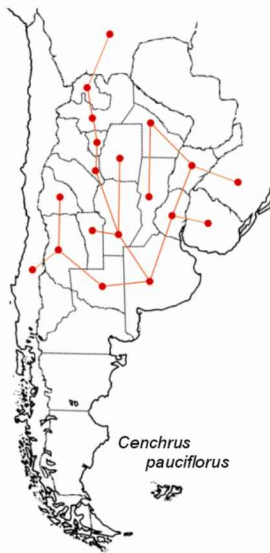
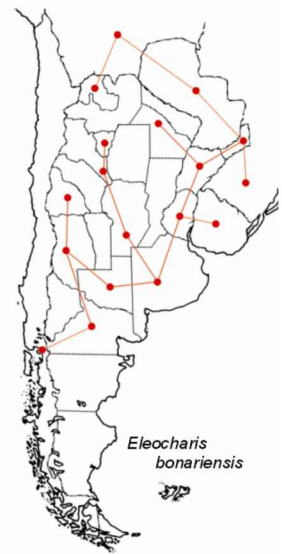
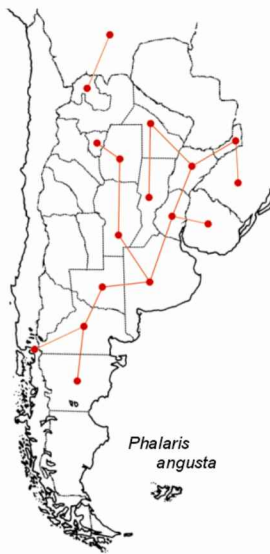


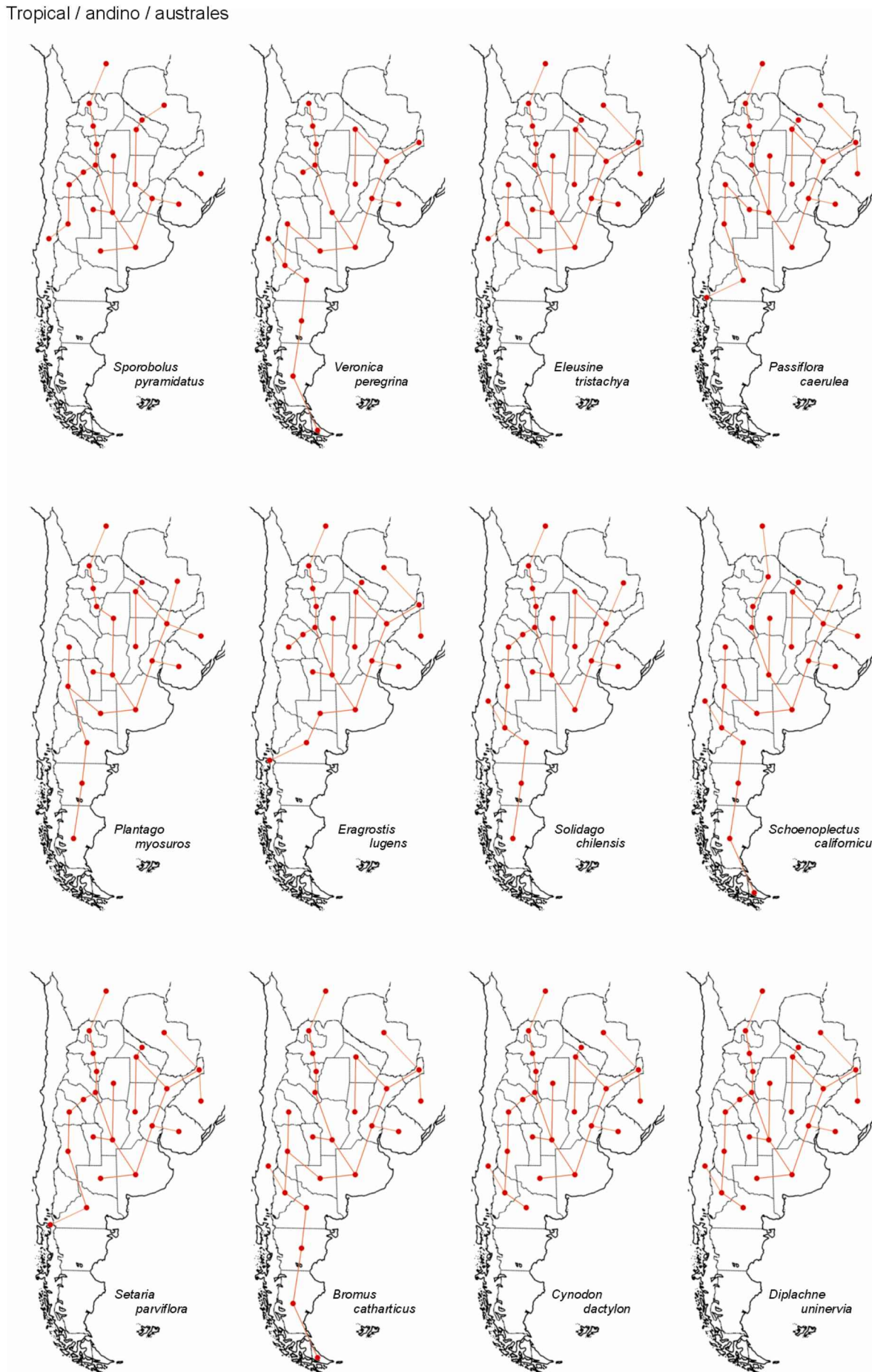
Tropical / andino / australes





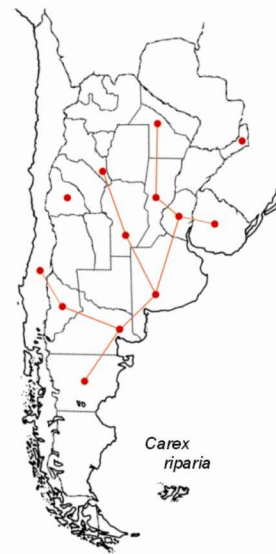
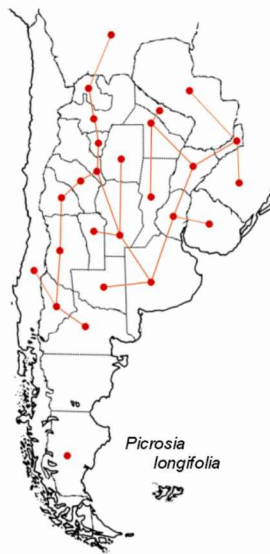
Tropical / andino / australes



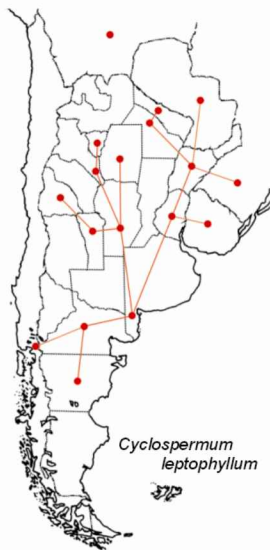


Tropical / andino / australes

Austral / tropical / andinos

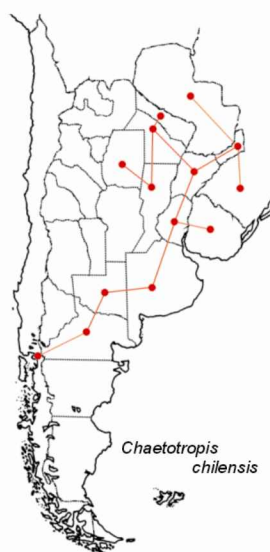


Tropical / austral / andinos

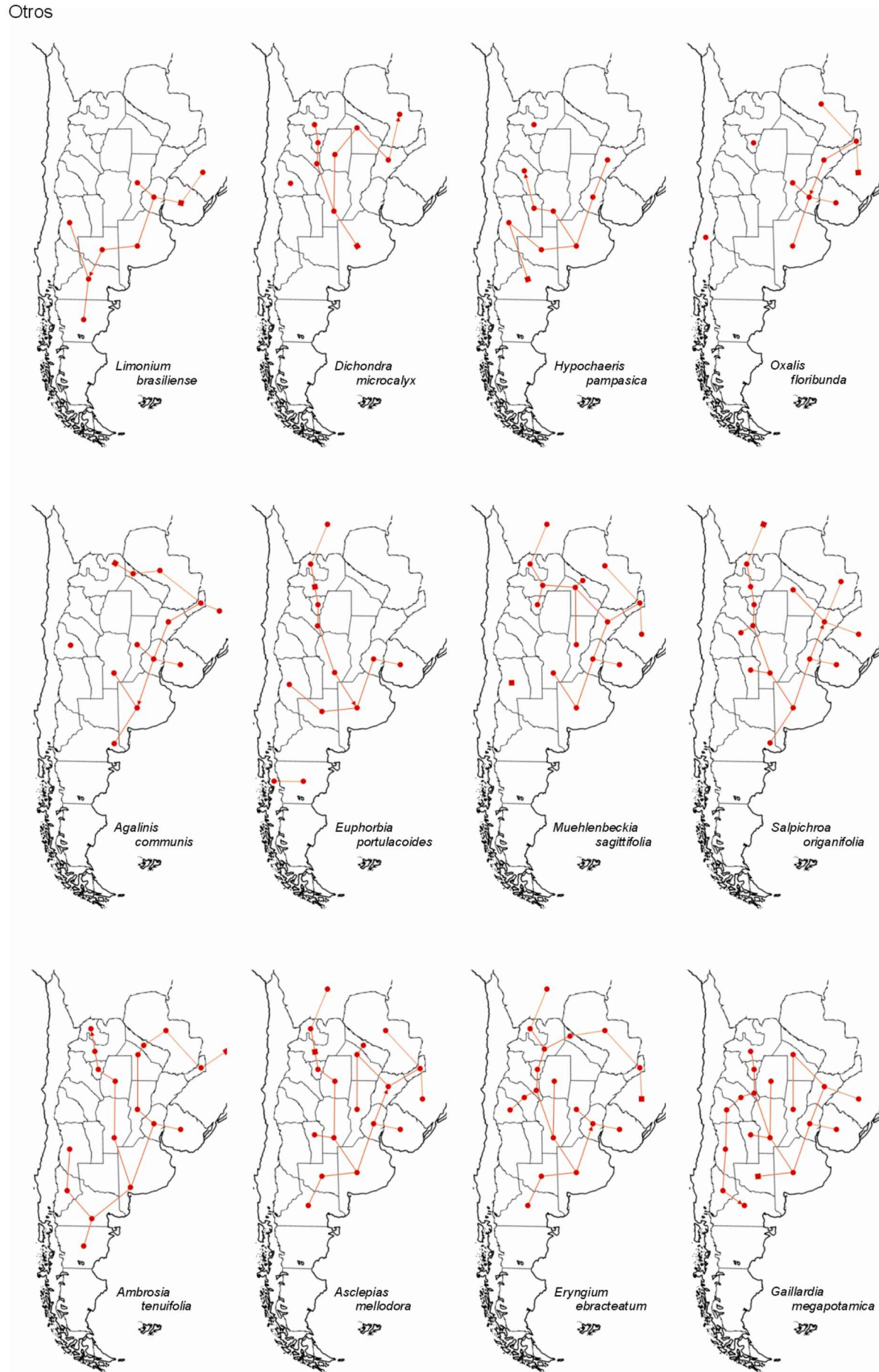


Andino / tropical / australes

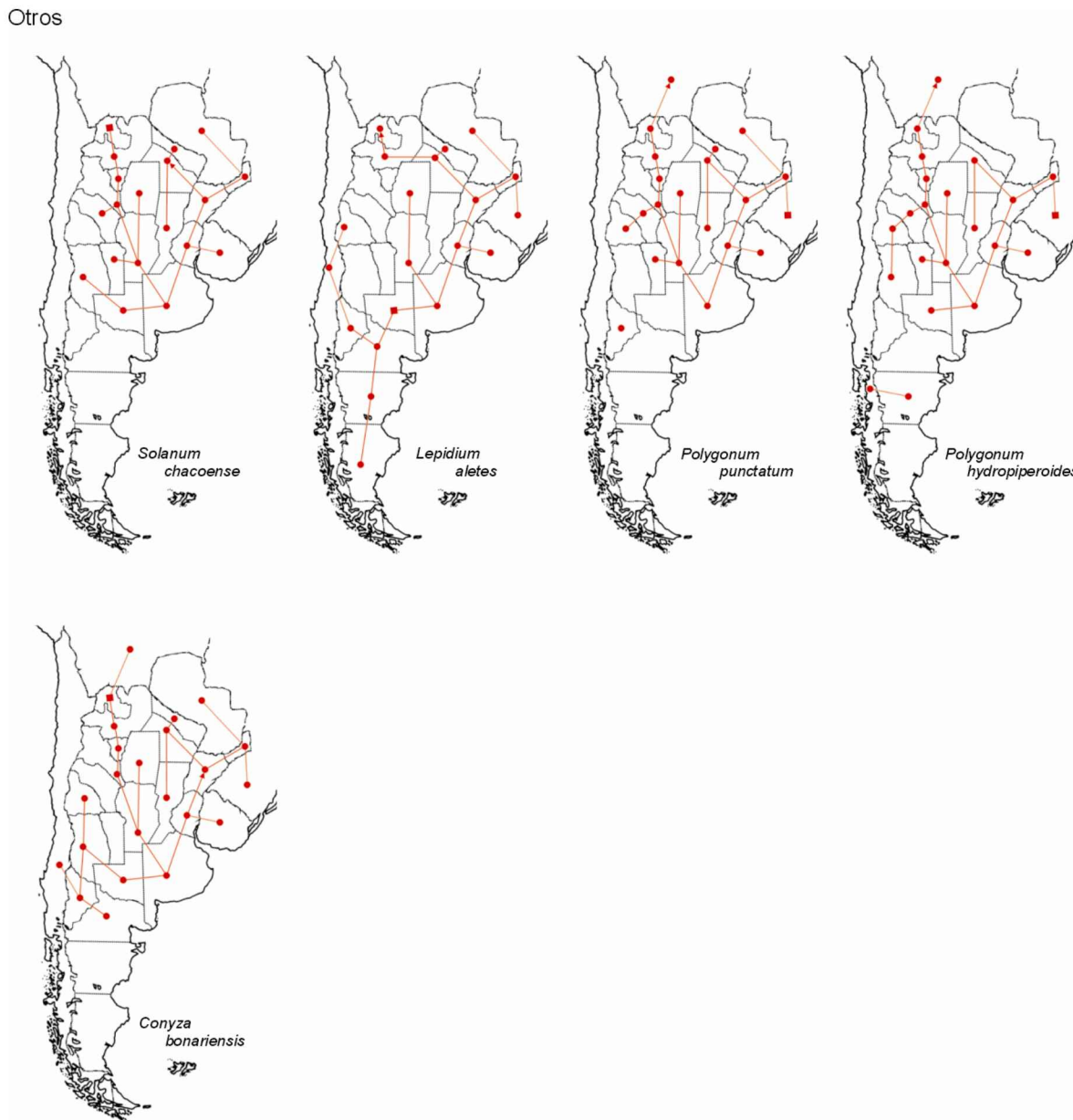
Otros



Otros



Otros



**APÉNDICE 2: NOMBRES COMPLETOS DE LAS ESPECIES
CORRESPONDIENTES A LOS ACRÓNIMOS UTILIZADOS EN LAS TABLAS 1, 2
Y 3 DEL CAPÍTULO 2**

ABREV.	NOMBRE DE LA ESPECIE	ABREV.	NOMBRE DE LA ESPECIE
Acamyr	<i>Acaena myriophylla</i> Lindl.	Cupfru	<i>Cuphea fruticosa</i> Spreng.
Achala	<i>Achyrocline alata</i> (Kunth) DC.	Cyclep	<i>Cyclosporum leptophyllum</i> (Pers.) Sprague
Acmdec	<i>Acmella decumbens</i> (Sm.) R.K. Jansen var. <i>decumbens</i>	*Cyncar	* <i>Cynara cardunculus</i> L.
Adebic	<i>Adesmia bicolor</i> (Poir.) DC.	Cyndac	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers. var. <i>dactylon</i>
Agacom	<i>Agalinis communis</i> (Cham. & Schtdl.) D'Arcy	Cypera	<i>Cyperus eragrostis</i> Lam.
Altphi	<i>Alternanthera philoxeroides</i> (Mart.) Griseb. f. <i>philoxeroides</i>	Cypher	<i>Cypella herbertii</i> (Lindl.) Herb. subsp. <i>herbertii</i>
Ambten	<i>Ambrosia tenuifolia</i> Spreng.	Cypref	<i>Cyperus reflexus</i> Vahl
Ampscs	<i>Amphibromus scabrivalvis</i> (Trin.) Swallen var. <i>scabrivalvis</i>	Cyprig	<i>Cyperus rigens</i> J. Presl & C. Presl subsp. <i>rigens</i> var. <i>rigens</i>
*Anaarv	* <i>Anagallis arvensis</i> L.	Cyprot	<i>Cyperus rotundus</i> L.
Anocri	<i>Anoda cristata</i> (L.) Schtdl. var. <i>brachyantha</i> (Rchb.) Hochr.	Danmon	<i>Danthonia montevidensis</i> Hack. & Arechav.
Apicom	<i>Apium commersonii</i> DC.	Deyvir	<i>Deyeuxia viridiflavescens</i> (Poir.) Kunth var. <i>montevidensis</i> (Nees) Cabrera & Rúgolo
Apisel	<i>Apium sellowianum</i> H. Wolff	Dicmic	<i>Dichondra microcalyx</i> (Hallier f.) Fabris
Ascmel	<i>Asclepias mellodora</i> A. St.-Hil.	Dictwe	<i>Dicliptera tweediana</i> Nees
Asppas	<i>Aspilia pascalioides</i> Griseb.	*Digsan	* <i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.
Astsqu	<i>Aster squamatus</i> (Spreng.) Hieron.	Dipuni	<i>Diplachne uninervia</i> (J. Presl) Parodi
Bacmon	<i>Bacopa monnieri</i> (L.) Pennell	Disspi	<i>Distichlis spicata</i> (L.) Greene var. <i>mendocina</i> (Phil.) Hack.
Bacnot	<i>Baccharis notoserгия</i> Griseb.	*Ducind	* <i>Duchesnea indica</i> (Andrews) Focke
Bacpin	<i>Baccharis pingraea</i> DC.	Echgra	<i>Echinodorus grandiflorus</i> (Cham. & Schtdl.) Micheli subsp. <i>grandiflorus</i>
Bacpun	<i>Baccharis punctulata</i> DC.	Echhel	<i>Echinochloa helodes</i> (Hack.) Parodi
Bacspi	<i>Baccharis spicata</i> (Lam.) Baill.	*Echpla	* <i>Echium plantagineum</i> L.
Bactri	<i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.	Echpol	<i>Echinochloa polystachya</i> (H.B.K.) Hitchc.
Bidlae	<i>Bidens laevis</i> (L.) Britton, Sterns & Poggenb.	Elebon	<i>Eleocharis bonariensis</i> Nees
Borver	<i>Borreria verticillata</i> (L.) G. Mey.	Elehau	<i>Eleocharis haumaniana</i> Barros
Botlag	<i>Bothriochloa laguroides</i> (DC.) Herter subsp. <i>laguroides</i>	Elemac	<i>Eleocharis maculosa</i> (Vahl) R. Br.
*Brarap	* <i>Brassica rapa</i> L.	Elemon	<i>Eleocharis montevidensis</i> Kunth
*Brimin	* <i>Briza minor</i> L.	Eletri	<i>Eleusine tristachya</i> (Lam.) Lam.
Brisub	<i>Briza subaristata</i> Lam.	Elevir	<i>Eleocharis viridans</i> Kük. ex Osten
Brocat	<i>Bromus catharticus</i> Vahl.	Elybre	<i>Elymus brevistaratus</i> (Hitchc.) A. Löve subsp. <i>scabrifolius</i> (Döll) A. Löve
*Brohor	* <i>Bromus hordeaceus</i> L.	Eralug	<i>Eragrostis lugens</i> Nees var. <i>lugens</i>
Calsep	<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br. var. <i>americana</i> (Sims) Kitag.	Erimon	<i>Eriochloa montevidensis</i> Griseb.
*Caraca	* <i>Carduus acanthoides</i> L.	Erycab	<i>Eryngium cabreriae</i> Pontiroli
Carbon	<i>Carex bonariensis</i> Desf. ex Poir. var. <i>bonariensis</i>	Erycri	<i>Erythrina crista-galli</i> L.
Carpra	<i>Carex praegracilis</i> W. Boott	Eryebr	<i>Eryngium ebracteatum</i> Lam. var. <i>ebracteatum</i>
Carrip	<i>Carex riparia</i> Curt. var. <i>chilensis</i> (Brongn. ex Duperrey) Kük.	Eryech	<i>Eryngium echinatum</i> Urb.
Caybon	<i>Cayaponia bonariensis</i> (Mill.) Mart.Crov.	Erypan	<i>Eryngium pandanifolium</i> Cham. & Schtdl.
Caypod	<i>Cayaponia podantha</i> Cogn.	Eupinu	<i>Eupatorium inulifolium</i> Kunth.
Celtal	<i>Celtis tala</i> Gillies ex Planch.	Euppor	<i>Euphorbia portulacoides</i> L. var. <i>portulacoides</i>
*Cencal	* <i>Centaurea calcitrapa</i> L.	Euscar	<i>Eustachys caribaea</i> (Spreng.) Herter
Cenpau	<i>Cenchrus pauciflorus</i> Benth.	Fespan	<i>Festuca pampeana</i> Speg.
*Cenpul	* <i>Centaureum pulchellum</i> (Sw.) Druce	Gaimeg	<i>Gaillardia megapota mica</i> (Spreng.) Baker
Cespar	<i>Cestrum parqui</i> L'Hér.	*Galapa	* <i>Galium aparine</i> L.
Chaare	<i>Chaptalia arechavaletae</i> Arechav.	Gallat	<i>Galium latoramosum</i> Clos
Chachi	<i>Chaetotropis chilensis</i> s Kunth	*Galpal	* <i>Galium palustre</i> L.
Chaelo	<i>Chaetotropis elongata</i> (H.B.K.) Björkman var. <i>longearistata</i> Nicora	Gamcoa	<i>Gamochoa coarctata</i> (Willd.) Kerguélén
Chiber	<i>Chloris berroi</i> Arechav.	Gamsim	<i>Gamochoa simplicicaulis</i> (Willd. ex Spreng.) Cabrera
Chlmem	<i>Chloraea membranacea</i> Lindl.	*Gaufra	* <i>Gaudinia fragilis</i> (L.) P. Beauv.
*Cirvul	* <i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	*Gerdis	* <i>Geranium dissectum</i> L.
Cispal	<i>Cissus palmata</i> Poir. var. <i>palmata</i>	Glaper	<i>Glandularia peruviana</i> (L.) Small
Cisstr	<i>Cissus striata</i> Ruiz & Pav. subsp. <i>argentina</i> (Suess.) Lombardi	*Gletri	* <i>Gleditsia triacanthos</i> L.
Clemon	<i>Clematis montevidensis</i> Spreng.	Glymul	<i>Glyceria multiflora</i> Steud.
Colspi	<i>Colletia spinosissima</i> J.F. Gmel.	Graper	<i>Gratiola peruviana</i> L.
Comere	<i>Commelina erecta</i> L.	Gridis	<i>Grindelia discoidea</i> Hook. & Arn.
Conbla	<i>Conyza blakei</i> (Cabrera) Cabrera	Gymspi	<i>Gymnocoronis spilanthoides</i> (Hook. & Arn.) DC.
Conbon	<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist var. <i>bonariensis</i>	Holhie	<i>Holocheilus hieracioides</i> (D. Don) Cabrera
Conmon	<i>Conyza monorchis</i> (Griseb.) Cabrera	*Hormur	* <i>Hordeum murinum</i> L. subsp. <i>leporinum</i> (Link) Arcang.
Corsel	<i>Cortaderia selloana</i> (Schult. & Schult.f.) Asch. & Graebn.	Horpus	<i>Hordeum pusillum</i> Nutt.
*Cotcor	* <i>Cotula coronopifolia</i> L.	Horste	<i>Hordeum stenostachys</i> Godr.
		Hydbon	<i>Hydrocotyle bonariensis</i> Lam.
		Hypchi	<i>Hypochaeris chillensis</i> (Kunth) Hieron.
		Hypmic	<i>Hypochaeris microcephala</i> (Sch. Bip.) Cabrera
		Hyppam	<i>Hypochaeris pampasica</i> Cabrera

ABREV.	NOMBRE DE LA ESPECIE
Ipoalb	<i>Ipomoea alba</i> L.
Ipocai	<i>Ipomoea cairica</i> (L.) Sweet
*Iriipse	* <i>Iris pseudacorus</i> L.
Jabint	<i>Jaborosa integrifolia</i> Lam.
Jaehir	<i>Jaegeria hirta</i> (Lag.) Less.
Jodrho	<i>Jodina rhombifolia</i> (Hook. & Arn.) Reissek
Junarc	<i>Juncus arcticus</i> Willd. var. <i>andicola</i> (Hook.) Balslev
Juncap	<i>Juncus capillaceus</i> Lam.
Junimb	<i>Juncus imbricatus</i> Laharpe
Junmic	<i>Juncus microcephalus</i> H.B.K.
Kylvag	<i>Kyllinga vaginata</i> Lam.
Lanfuc	<i>Lantana fucata</i> Lindl.
Lepale	<i>Lepidium aletes</i> J.F. Macbr. var. <i>alates</i>
Leppar	<i>Lepidium parodii</i> Thell.
Lepsi	<i>Lepidium spicatum</i> Desv. var. <i>spicatum</i>
*Ligluc	* <i>Ligustrum lucidum</i> W.T. Aiton
*Ligsin	* <i>Ligustrum sinense</i> Lour.
Lilcar	<i>Lilaeopsis carolinensis</i> J.M. Coult. & Rose
Limbra	<i>Limonium brasiliense</i> (Boiss.) Kuntze var. <i>brasiliense</i>
*Lolmul	* <i>Lolium multiflorum</i> Lam. var. <i>multiflorum</i>
*Lolper	* <i>Lolium perenne</i> L.
*Lonjap	* <i>Lonicera japonica</i> Thunb.
*Lotgla	* <i>Lotus glaber</i> Mill.
Ludele	<i>Ludwigia elegans</i> (Cambess.) Hara
Ludlon	<i>Ludwigia longifolia</i> (DC.) Hara
Ludpep	<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) P.H. Raven
Luzper	<i>Luziola peruviana</i> Gmelin
Mallep	<i>Malvella leprosa</i> (Ortega) Krapov.
Maranc	<i>Marsilea ancylopoda</i> A. Braun
Mecfla	<i>Mecardonia flagellaris</i> (Cham. & Schtdl.) Rosow subsp. <i>flagellaris</i>
*Medara	* <i>Medicago arabica</i> (L.) Huds.
*Medlup	* <i>Medicago lupulina</i> L.
*Medpol	* <i>Medicago polymorpha</i> L. var. <i>polymorpha</i>
*Melaze	* <i>Melia azederach</i> L.
Melbra	<i>Melica brasiliensis</i> Ard.
*Melind	* <i>Melilotus indicus</i> (L.) All.
*Meloff	* <i>Melilotus officinalis</i> (L.) Lam.
*Menpul	* <i>Mentha pulegium</i> L.
Metdif	<i>Metastelma diffusum</i> (Gillies ex Hook.) Decne.
Mikcor	<i>Mikania cordifolia</i> (L. f.) Willd.
Muesag	<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i> (Ortega) Meisn.
Myraqu	<i>Myriophyllum aquaticum</i> (Vell.) Verdc.
Notbon	<i>Nothoscordum bonariense</i> (Pers.) Beauverd
Notgra	<i>Nothoscordum gracile</i> (Dryand. ex Aiton) Stearn var. <i>macrostemon</i> (Kunth) Guagl.
Oenmol	<i>Oenothera mollissima</i> L.
Ophir	<i>Oplismenus hirtellus</i> (L.) P. Beauv. subsp. <i>setarius</i> (Lam.) Mez ex Ekman
Oxadeb	<i>Oxalis debilis</i> var. <i>corymbosa</i> (DC.) Lourteig
Oxaflo	<i>Oxalis floribunda</i> Lehm. subsp. <i>floribunda</i>
Oxaper	<i>Oxalis perdicaria</i> (Molina) Bertero
Oxyare	<i>Oxypetalum arenicola</i> Hauman ex Lillo
Oxysol	<i>Oxypetalum solanoides</i> Hook. & Arn.
Pambup	<i>Pamphalea bupleurifolia</i> Less.
Panber	<i>Panicum bergii</i> Arechav. var. <i>bergii</i>
Panele	<i>Panicum elephantipes</i> Nees ex Trin.
Pangru	<i>Panicum grumosum</i> Nees
Panhia	<i>Panicum hians</i> Elliott
Pansab	<i>Panicum sabulorum</i> Lam.
Papvag	<i>Pappophorum vaginatum</i> Buckley
Pardeb	<i>Parietaria debilis</i> G. Forst.
*Parinc	* <i>Parapholis incurva</i> (L.) C.E. Hubb.
Pascae	<i>Passiflora caerulea</i> L.
Pasdil	<i>Paspalum dilatatum</i> Poir.
Pasliv	<i>Paspalum lividum</i> Trin. ex Schtdl.

ABREV.	NOMBRE DE LA ESPECIE
Paspal	<i>Paspalidium paludivagum</i> (Hitchc. & Chase) Parodi
Paspli	<i>Paspalum plicatulum</i> Michx. var. <i>plicatulum</i>
Pasvag	<i>Paspalum vaginatum</i> Sw.
Pavsep	<i>Pavonia sepium</i> A. St.-Hil. subsp. <i>sepium</i>
Phaang	<i>Phalaris angusta</i> Nees ex Trin.
Phycan	<i>Phyla canescens</i> (Kunth) Greene
Phyvis	<i>Physalis viscosa</i> L.
Piclon	<i>Picrosia longifolia</i> D. Don
Pipbic	<i>Piptochaetium bicolor</i> (Vahl) Desv.
Pipsti	<i>Piptochaetium stipoides</i> (Trin. & Rupr.) Hack. var. <i>purpurascens</i> (Hack.) Parodi
Plaaus	<i>Plantago australis</i> Lam. subsp. <i>australis</i>
*Plalan	* <i>Plantago lanceolata</i> L.
*Plamaj	* <i>Plantago major</i> L.
Plamy	<i>Plantago myosuros</i> Lam.
Plusag	<i>Pluchea sagittalis</i> (Lam.) Cabrera
*Poaann	* <i>Poa annua</i> L.
*Polavi	* <i>Polygonum aviculare</i> L.
Polhyd	<i>Polygonum hydropiperoides</i> Michx. var. <i>hydropiperoides</i>
*Pollap	* <i>Polygonum lapathifolium</i> L.
*Polmon	* <i>Polygonum monspeliensis</i> (L.) Desf.
Polpun	<i>Polygonum punctatum</i> Elliot
Poncor	<i>Pontederia cordata</i> L.
Ptebal	<i>Pterocaulon balansae</i> Chodat
Ptecor	<i>Pterocaulon cordobense</i> Kuntze
Pucgla	<i>Puccinellia glaucescens</i> (Phil.) Parodi
*Ranmur	* <i>Ranunculus muricatus</i> L.
*Ranrep	* <i>Ranunculus repens</i> L. var. <i>repens</i>
Rivhum	<i>Rivina humilis</i> L.
*Rorpal	* <i>Rorippa palustris</i> (L.) Besser
Rumarg	<i>Rumex argentinus</i> Rech. f.
*Rumcri	* <i>Rumex crispus</i> L.
Rumcun	<i>Rumex cuneifolius</i> Campd.
Sagmon	<i>Sagittaria montevidensis</i> Cham. & Schtdl.
Salori	<i>Salpichroa origanifolia</i> (Lam.) Baill.
Samaus	<i>Sambucus australis</i> Cham. & Schtdl.
*Sarper	* <i>Sarcocornia perennis</i> (Mill.) A.J. Scott
Schcal	<i>Schoenoplectus californicus</i> (C.A. Meyer) Soják var. <i>californicus</i>
Schcon	<i>Schizachyrium condensatum</i> (H.B.K.) Nees
Schlön	<i>Schinus longifolia</i> (Lindl.) Speg. var. <i>longifolia</i>
Schpun	<i>Schoenoplectus pungens</i> (Vahl) Palla var. <i>badius</i> (J. Presl & C. Presl) S.G. Smith
Scigig	<i>Scirpus giganteus</i> Kunth
Scubux	<i>Scutia buxifolia</i> Reissek
Senbon	<i>Senecio bonariensis</i> Hook. & Arn.
Sespun	<i>Sesbania punicea</i> (Cav.) Benth.
Setpar	<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguelén var. <i>parviflora</i>
Setvag	<i>Setaria vaginata</i> Spreng.
*Setver	* <i>Setaria verticillata</i> (L.) P. Beauv.
Sidrho	<i>Sida rhombifolia</i> L.
*Silant	* <i>Silene antirrhina</i> L.
Sischi	<i>Sisyrinchium chilense</i> Hook.
Sismin	<i>Sisyrinchium minus</i> Engelm. & Gray
Sispla	<i>Sisyrinchium platense</i> I.M. Johnst.
Solbon	<i>Solanum bonariense</i> L.
Solcha	<i>Solanum chacoense</i> Bitter subsp. <i>chacoense</i>
Solchi	<i>Solidago chilensis</i> Meyen var. <i>chilensis</i>
Soldel	<i>Solanum deltaicum</i> Cabrera
Soldif	<i>Solanum diflorum</i> Vell.
Solgia	<i>Solanum glaucophyllum</i> Desf.
*Sonole	* <i>Sonchus oleraceus</i> L.
Spelae	<i>Spergula laevis</i> (Cambess.) D. Dietr.
Speram	<i>Spergula ramosa</i> (Cambess.) D. Dietr. subsp. <i>ramosa</i>
Spoid	<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.

ABREV.	NOMBRE DE LA ESPECIE	ABREV.	NOMBRE DE LA ESPECIE
Spopyr	<i>Sporobolus pyramidatus</i> (Lam.) Hitchc.	Trilah	<i>Trifurcia lahue</i> (Molina) Goldblatt subsp. <i>amoena</i> (Griseb.) Goldblatt
Stehyp	<i>Stemodia hyptoides</i> Cham. & Schtdl.	*Trirep	* <i>Trifolium repens</i> L. f. <i>repens</i>
Stesec	<i>Stenotaphrum secundatum</i> (Walter) Kuntze	Tristr	<i>Triglochin striata</i> Ruiz & Pav.
Stibon	<i>Stigmaphyllon bonariense</i> (Hook. & Arn.) C.E. Anderson	Tropen	<i>Tropaeolum pentaphyllum</i> Lam.
Sticha	<i>Stipa charruana</i> Arechav.	Typlat	<i>Typha latifolia</i> L.
Sticla	<i>Stipa clarazii</i> Ball	*Urture	* <i>Urtica urens</i> L.
Stifor	<i>Stipa formicarum</i> Delile	Verbon	<i>Verbena bonariensis</i> L.
Stihya	<i>Stipa hyalina</i> Nees	Vermont	<i>Verbena montevidensis</i> Spreng.
Stinee	<i>Stipa neesiana</i> Trin. & Rupr. var. <i>neesiana</i>	Verper	<i>Veronica peregrina</i> L. subsp. <i>xalapensis</i> (Kunth) Pennell
Stipap	<i>Stipa papposa</i> Nees	Vicgra	<i>Vicia graminea</i> Sm. var. <i>graminea</i>
Stiphi	<i>Stipa philippii</i> Steud.	Viganc	<i>Viguiera anchusaefolia</i> (DC.) Baker
Teuves	<i>Teucrium vesicarium</i> Mill.	Viglut	<i>Vigna luteola</i> (Jacq.) Benth.
Tilaër	<i>Tillandsia aëranthos</i> (Loisel.) L.B. Sm.	*Vulbro	* <i>Vulpia bromoides</i> (L.) S. F. Gray
*Tornod	* <i>Torilis nodosa</i> (L.) Gaertn.	Xancav	<i>Xanthium cavanillesii</i> Schouw
*Trapra	* <i>Tragopogon pratensis</i> L.	Zizbon	<i>Zizaniopsis bonariensis</i> (Balansa & Poitr.) Speg.
Tridiu	<i>Tripogandra diuretica</i> (Mart.) Handlos		

Aquí estoy en el camino, después de 20 años, 20 años perdidos... tratando de
aprender a usar las palabras

S Eliot