






# CLIMA Y FORMAS DE VIDA DE LAS PLANTAS EN LA TRANSICIÓN ANDINA - EXTRA-ANDINA DE LA PATAGONIA SEPTENTRIONAL ARGENTINA

## CLIMATE AND LIFE FORMS OF PLANTS IN THE ANDEAN - EXTRA-ANDEAN TRANSITION OF NORTHERN PATAGONIA FROM ARGENTINA


Alejandro Dezzotti\* , Andrea Medina  y Ariel Mortoro 

Sede San Martín de los Andes,  
Universidad Nacional del Comahue,  
Pasaje de la Paz 235, 8370 San  
Martín de los Andes, Argentina.

\*adezzotti@gmail.com

### Citar este artículo

DEZZOTTI, A., A. MEDINA & A. MORTORO. 2021. Clima y formas de vida de las plantas en la transición andina - extra-andina de la Patagonia septentrional argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 56: 347-369.

 DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v56.n3.32588>

### SUMMARY

**Background and aims:** Restricted self-locomotion exposes plants to stress which promotes adaptation. In the Andean - Extra-Andean ecotone of Argentinean Patagonia, adaptation has been mainly associated to aridity. In this research, the adaptation of plants to coldness was evaluated based on the analysis of life forms which represent a survival strategy during the unfavourable season.

**M&M:** In Aguas Frías (38° 46' S, 70° 54' W) and Litrán (38° 54' S, 71° 01' W), the climate was characterized through meteorological information and the vegetation types through a physiognomic - floristic approach. Plants were classified according to species, origin, growth form, and life form, and the abundance of each category was estimated through incidence data.

**Results:** The climate is cold temperate humid to semiarid, and the vegetation belongs to the Patagonian and Subantarctic phytogeographic provinces. The vegetation units comprised forests, steppes and grasslands. Total richness was 148; 139 species were natives and perennials, 122 herbaceous, 143 rare, and 64 belonged to a single unit. The similarity between units was low, and hemicryptophytes dominated the floristic (68%) and the vegetational (56%) biological spectra.

**Conclusions:** The intense environmental gradient shaped the strong compositional and structural variability of the vegetation, and coldness would have been a key factor judging by the dominance of a life form adapted to low temperatures. A better understanding of this relationships is essential for a sound management of Patagonian ecosystems.

### KEY WORDS

Cold stress, forest - steppe ecotone, species frequency, species richness.

### RESUMEN

**Introducción y objetivos:** La autolocomoción restringida expone a las plantas a estrés, que promueve la adaptación. En el ecotono andino - extraandino de la Patagonia argentina, la adaptación está asociada principalmente a la aridez. En este trabajo se investigó la adaptación de las plantas al frío, basada en el análisis de las formas de vida que representan una estrategia de supervivencia durante la estación desfavorable.


**M&M:** En Aguas Frías (38° 46' S, 70° 54' O) y Litrán (38° 54' S, 71° 01' O), se caracterizó el clima a través de información meteorológica y la vegetación en forma fisonómico - florística. Las plantas se clasificaron de acuerdo a la especie, el origen, la forma de crecimiento y la forma de vida, y la abundancia se estimó a través de datos de incidencia.

**Resultados:** El clima es templado frío húmedo - semiárido y la vegetación corresponde a las Provincias Patagónica y Subantártica. Las unidades de vegetación incluyeron bosques, estepas y praderas. La riqueza total fue 148; 139 especies fueron nativas, 122 herbáceas, 143 raras y 64 pertenecieron a una única unidad. La similitud entre unidades fue baja y las hemicriptófitas dominaron los espectros biológicos florístico (68%) y vegetacional (56%).

**Conclusiones:** El intenso gradiente ambiental modeló las marcadas diferencias de la vegetación, y el frío habría sido un factor clave a juzgar por la dominancia de una forma de vida adaptada a las bajas temperaturas. Una mayor comprensión de estas relaciones es esencial para el manejo de los ecosistemas patagónicos.

### PALABRAS CLAVE

Ecotono bosque - estepa, estrés por frío, frecuencia de especies, riqueza de especies.

Recibido: 30 Mar 2021  
Aceptado: 3 Ago 2021  
Publicado impreso: 30 Set 2021  
Editor: Ramiro Aguilar 

ISSN versión impresa 0373-580X  
ISSN versión on-line 1851-2372

## INTRODUCCIÓN

La autolocomoción restringida expone a las plantas a condiciones que afectan la homeostasis celular y les provocan estrés. El estrés es el estado subóptimo causado por factores abióticos (e.g., temperatura) y bióticos (e.g., parasitismo) que actúan en forma aislada, simultánea o sucesiva (Mickelbart *et al.*, 2015; Mosa *et al.*, 2017). Los efectos del estrés pueden ser interactivos y sinérgicos, y varían en forma inter- e intraespecífica de acuerdo al tipo, la cantidad, intensidad, duración, recurrencia y sincronización con respecto al ciclo diario y anual de los factores causales, y la edad y el estado de la planta (Fowden *et al.*, 1993; Verlues *et al.*, 2006; Claeys & Inzé, 2013).

El estrés promueve cambios morfológicos, fisiológicos y comportamentales que promueven la adaptación y la evolución biológica (Bijlsma & Loeschcke, 1997; Calowa & Forbes, 1998; Badyaev, 2005; Sørensen & Loeschcke, 2007; Bita & Gerats, 2013; Mickelbart *et al.*, 2015). Estos cambios pueden ser similares en diferentes especies que se desarrollan en ambientes equivalentes, a causa del origen monofilético o la convergencia evolutiva (Mickelbart *et al.*, 2015). Las plantas también pueden exhibir atributos originados a través de la exaptación evolutiva, que representan ventajas frente a factores múltiples como la sequía y herbivoría (Milchunas *et al.*, 1988; Armbruster, 1997). Los efectos del estrés pueden involucrar respuestas de tolerancia, evasión o escape (Badyaev, 2005; Gusta & Wisniewski, 2013; Mickelbart *et al.*, 2015). La extinción de una población o especie suele ser el resultado de factores de estrés múltiples e interactivos (Kristensen *et al.*, 2018).

El clima de una región incluye factores que pueden provocar estrés y promover adaptaciones específicas en las plantas (Bita & Gerats, 2013; Claeys & Inzé, 2013; Bonan, 2015; Pessaraki *et al.*, 2015). En las regiones extratropical y de montaña, los factores de estrés climáticos tienen un impacto mayor que los bióticos debido a la mayor variabilidad e imprevisibilidad (Bijlsma & Loeschcke, 1997; Kreyling, 2010). Las plantas de estos ambientes experimentan temperaturas bajas en forma crónica (e.g., congelamiento de invierno) y aguda (e.g., helada intensa de verano). Los mecanismos de evasión incluyen la protección del

tejido meristemático que retoma la multiplicación celular a partir de la primavera (Larcher, 2003; Baxter, 2014). La clasificación de las “formas de vida” (*sensu* Raunkiaer, 1934) se basa en la posición y protección de la yema meristemática apical del tallo relativa a la superficie del suelo, que representa una estrategia de evasión durante la estación climática desfavorable (Box, 2019). Entre las categorías de esta clasificación se encuentran las hemicriptófitas (yemas superficiales), geófitas (yemas subterráneas), caméfitas (yemas cerca del suelo), fanerófitas (yemas a mayor altura; nanofanerófitas con 0,5 - 2 m de altura de la planta, y mesofanerófitas con 5 - 50 m) y terófitas (sin yemas).

La posición de la yema predice otras respuestas de la planta al ambiente, porque está relacionada con la altura del tallo, las características de la hoja, la fenología, la productividad primaria y las estrategias frente a perturbaciones (e.g., capacidad de rebrote a través de órganos subterráneos) (Lavorel & Garnier, 2002; Ott *et al.* 2019). Esta clasificación se diseñó inicialmente para interpretar la posición de los meristemas inactivos como una respuesta de la planta a los periodos desfavorables de los climas templados. Posteriormente el concepto fue extendido a los trópicos (Sarmiento & Monasterio, 1983; Irl *et al.*, 2020). Los rasgos de las formas de vida constituyen un antecedente de los “tipos funcionales de las plantas”, utilizados en los modelos globales de clasificación y dinámica de la vegetación (Harrison *et al.*, 2010; Baxter, 2014; Box, 2019).

El ecotono es un área de transición de ecosistemas naturales o antropogénicos adyacentes y divergentes, donde la variación ambiental conforma un gradiente intenso (Kark, 2017). En la transición andina - extraandina de la Patagonia argentina, el patrón de circulación atmosférica del Último Máximo Glacial impulsó el desarrollo de un marcado ecotono bosque - estepa, que está modelado por el régimen moderno de disturbios geológicos y humanos (Huber *et al.*, 2004). Este ecotono es una región de altitud intermedia, templada y ventosa, donde ocurre una marcada transición de humedad, y con influencias mediterránea, asociada a veranos secos e inviernos lluviosos, y continental, relacionada con grandes amplitudes térmicas diaria y estacional (Prohaska, 1976; Jobbágy *et al.*, 1995; Paruelo *et al.*, 1998;

Garreaud *et al.*, 2013). En esta región, durante los últimos 50 años la temperatura aumentó 0,4 °C y la cantidad de días con helada se redujo 50%, y durante el s. XXI se proyecta un aumento de la temperatura entre 0,5 y 1 °C y una disminución de la precipitación de hasta 10% (Barros & Vera, 2015; IPCC, 2019). Se prevé que el invierno en las latitudes altas sea afectado de manera más significativa por el cambio climático (Kreyling, 2010).

En este ecotono, el déficit hídrico estival, resultante de la escasa precipitación y las altas temperatura e intensidad y frecuencia del viento, ejerce efectos marcados en la vegetación (Paruelo *et al.*, 2001, 2004), y la adaptación de las plantas se ha asociado principalmente a la aridez (Cabrera, 1976; Golluscio *et al.*, 1982; Soriano & Sala, 1983; Sala *et al.*, 1989; Aguiar *et al.*, 1996; Lauenroth, 1998; León *et al.*, 1998; Ghermandi *et al.*, 2004; Villagra *et al.*, 2011; Oyarzábal *et al.*, 2018; Matteucci *et al.*, 2019). Sin embargo, las bajas temperaturas constituirían otro factor de estrés crónico y agudo, con manifestaciones en la forma y fenología de las plantas. El objetivo de este trabajo fue investigar el clima y las adaptaciones al frío en los diferentes tipos de vegetación que se desarrollan en un área de la transición andina - extraandina en el Norte de la Patagonia argentina, basado particularmente en el análisis de las formas de vida de las plantas vasculares.

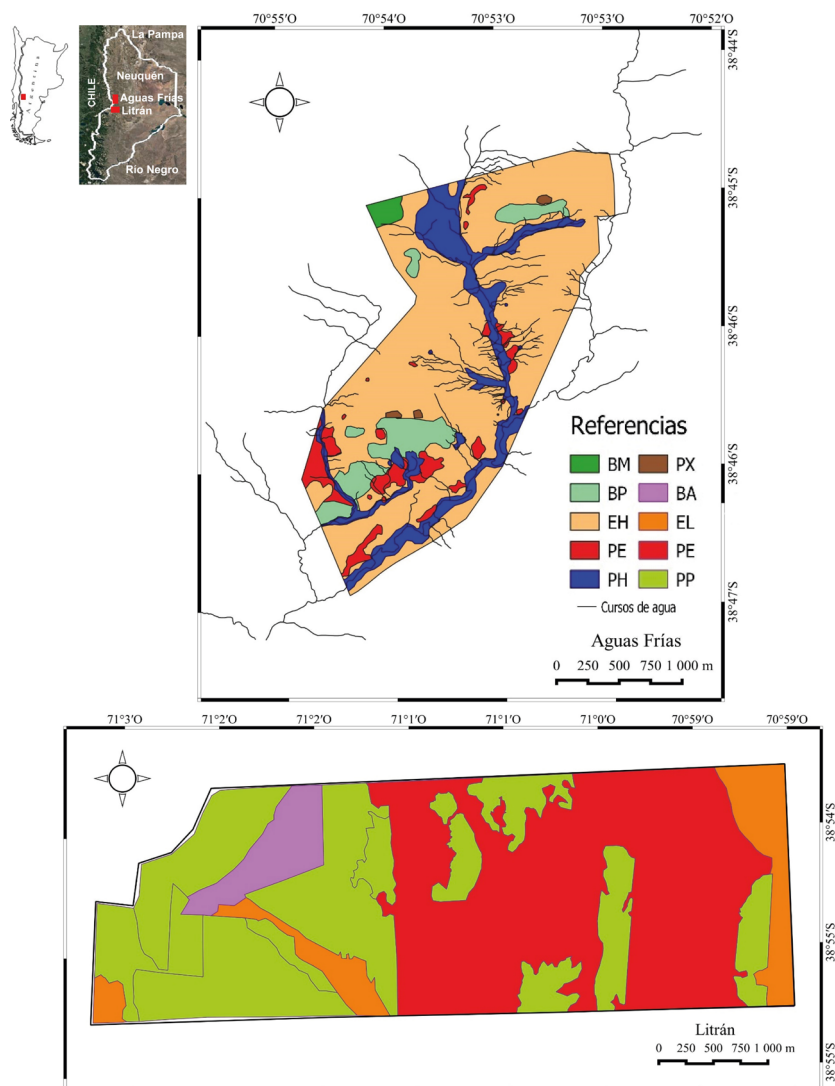
En este trabajo, se hipotetiza que las plantas dominantes en composición y abundancia en el área de estudio son las que exhiben formas de vida compatibles con la adaptación al frío, independientemente de la variabilidad de la vegetación asociada al intenso gradiente ambiental. En particular se prevé la mayor abundancia de hemicriptófitas y la presencia de geófitas y terófitas, cuyos comportamientos estructural y fenológico están asociados a las condiciones invernales frías de la región. Las plantas constituyen un grupo focal clave para monitorear el cambio ambiental, el estado de los ecosistemas y el uso de la tierra. La comprensión de las relaciones clima - vegetación es particularmente importante en el contexto actual de impacto humano intenso, frecuente y de gran escala, asociado a la destrucción y fragmentación de los ecosistemas naturales, la contaminación química, la pérdida de diversidad biológica y el calentamiento global.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio comprendió 1780 ha distribuidas en los campos Aguas Frías (38° 46' S, 70° 54' O) y Litrán (38° 54' S, 71° 01' O) (Fig. 1). La distancia en línea recta entre estas estaciones es 19 km. La geología de base corresponde a basaltos, andesitas, brechas, aglomerados volcánicos y depósitos glaciales no estratificados. Estos materiales están cubiertos por una capa de tefra Holocénica aportada por los volcanes activos de la cordillera de los Andes, que conforma el material parental de los suelos. La geomorfología consiste en montañas y valles con signos de glaciación y erosión, como lagos, circos, valles colgados y bloques erráticos. Los suelos dominantes corresponden a Andisoles Udivitrands y Endoaquands alofánicos. Aguas Frías presenta arroyos permanentes y temporarios cuyas aguas se desplazan en dirección Norte - Sur (Frugoni *et al.*, 2016).

La vegetación zonal es un mosaico de bosques altos y cerrados de latifoliadas caducifolias y coníferas, y pastizales y matorrales de menor cobertura aérea. La vegetación azonal e intrazonal está formada por praderas (León *et al.*, 1998; Cingolani *et al.*, 2000; Oyarzábal *et al.*, 2018; Matteucci *et al.*, 2019) (Fig. 1). Los disturbios están asociados a los incendios naturales e inducidos, y al pastoreo de herbívoros nativos e introducidos (Munist & Speck, 1982; Lauenroth, 1998; Gaitán *et al.*, 2009). La región forma parte de una ruta histórica de trashumancia de subsistencia, caracterizada por el desplazamiento del ganado desde los valles en invierno y hasta las laderas elevadas en verano (Frugoni *et al.*, 2016).

La caracterización del clima se basó en información sobre los valores medios mensuales de la precipitación ( $P_m$ ), temperatura ( $T_m$ ), humedad relativa ( $HR$ ), y velocidad ( $V_v$ ) y dirección del viento ( $V_d$ ), colectada en las estaciones meteorológicas Litrán Abajo (38° 45' S, 70° 52' O) y Salida Lago Aluminé (38° 58' S, 71° 03' O) (periodo 1999 - 2019; AIC, 2020). Litrán Abajo se utilizó para describir el clima de Aguas Frías (distancia 2,9 km) y Salida Lago Aluminé el de Litrán (7,4 km). El clima se clasificó de acuerdo a Köppen & Geiger (1936), a partir de la temperatura media de los meses más cálido ( $T_c$ ) y más frío ( $T_f$ ), la precipitación media de los meses más seco de verano ( $P_s$ ) y más húmedo de invierno ( $P_h/3$ ), y la cantidad de meses con temperatura mayor a 10 °C ( $T_{10}$ ). Para cada estación



**Fig. 1.** Mapa de vegetación de Aguas Frías y Litrán localizados en el centro - oeste de la provincia de Neuquén en la Argentina. BA: bosque de *A. araucana*, BM: bosque de *N. pumilio* y *A. araucana*, BP: bosque de *N. pumilio*, EH: estepa herbáceo arbustiva, EL: estepa herbácea, PE: peladero, PH: pradera higrófila, PP: plantación de pino, PX: pradera xerófila.

se determinaron la evapotranspiración potencial ( $ETp$ ) y el balance hídrico climático ( $BH$ ) mensuales, basado en la existencia de periodos húmedos ( $P_m \geq ETp$ ) y secos ( $P_m < ETp$ ) (Thornthwaite & Mather, 1957), según:

$$ETp = 16 \left( \frac{10 T_m}{\sum I_c} \right)^a \frac{N_s d}{12 30}$$

donde:

$$BH = P_m - ETp$$

- $ETp$  = evapotranspiración potencial mensual (mm)
- $T_m$  = temperatura media mensual ( $^{\circ}C$ )
- $I_c$  = índice de calor mensual
- $a$  = constante
- $N_s$  = cantidad máxima diaria de sol (h)
- $d$  = cantidad de días del mes
- $BH$  = balance hídrico climático mensual (mm)
- $P_m$  = precipitación total media mensual (mm)

## A. Dezzotti *et al.* - Clima y vegetación en la Patagonia argentina

Para cada estación se calculó un índice ombrotérmico de aridez mensual que combinó información de la precipitación y la demanda evaporativa de la atmósfera (de Martonne, 1926), según:

$$I_M = \frac{12 P_m}{T_m + 10}$$

donde:

$I_M$  = índice de aridez

$P_m$  = precipitación total media mensual (mm)

$T_m$  = temperatura media mensual (°C)

Si  $I_M < 5$  el clima es desértico,  $I_M = 5 - < 10$  subdesértico,  $I_M = 10 - < 20$  árido,  $I_M = 20 - < 30$  semiárido,  $I_M = 30 - < 40$  subhúmedo, y  $I_M \geq 40$  húmedo.

En una imagen satelital Aster (resolución 15 m, coordenadas Gauss Krüger banda 1, elipsoide WGS 1984), las unidades de vegetación se clasificaron en forma fisonómico - florística y se elaboraron mapas de vegetación. Esta clasificación se basó en la composición, el tamaño y la forma de crecimiento de las especies de plantas dominantes de acuerdo a la cobertura aérea y biomasa, y luego esta clasificación se verificó en el terreno. En cada unidad se localizaron sistemáticamente entre 10 y 30 estaciones de muestreo, a las cuales se les registró la posición geográfica (mediante un posicionador satelital), la altitud (con altímetro), la pendiente (con clinómetro) y la exposición (con brújula).

Desde el centro de cada estación se establecieron cuatro transectas de 10 m a lo largo de las direcciones Norte, Sur, Este y Oeste. En cada transecta, se localizó cada 1 m un punto de muestreo para determinar la presencia de plantas, utilizando el método del punto de intercepción ( $n = 5200$ ) (Kent, 2011). La frecuencia basada en datos de incidencia presencia / ausencia permite estimar la abundancia de plantas cuando existe la imposibilidad de establecer el límite físico de cada individuo (Jost *et al.*, 2011). Las especies se clasificaron de acuerdo a la forma de crecimiento (hierba, arbusto, árbol), el origen (nativa, exótica) y la forma de vida (terófito, geófito, hemicriptófito, caméfito, nanofanerófito, mesofanerófito), de acuerdo a las bases de datos de IBD (2021) y PLANEAR (2021).

Para cada unidad se determinaron la cantidad total de especies ( $S$ ) y de especies únicas ( $S_u$ ) y raras ( $R_{5\%}$ ).  $S_u$  representó las especies presentes en una sola unidad y  $R_{5\%}$  aquellas cuya frecuencia fue menor a 5% (McGill, 2011), según:

$$R_{5\%} = \frac{P_{i < 0.5}}{S}$$

donde

$R_{5\%}$  = índice de especies raras

$P_{i < 0.5}$  = frecuencia de la especie  $i$  con abundancia menor a 5%

$S$  = cantidad total de especies

La dominancia se determinó evaluando la frecuencia de las dos especies más abundantes (McNaughton & Wolf, 1970), según:

$$C_{McN} = \frac{P_1 + P_2}{\sum P_i} 100$$

donde:

$C_{McN}$  = índice de dominancia

$P_1, P_2$  = frecuencia de las dos especies más abundantes (1,2)

$P_i$  = frecuencia de la especie  $i$

La similitud entre unidades de vegetación se basó en la composición (Sørensen, 1948) y la frecuencia relativa de especies para  $N_v \geq 2$  (Morisita, 1959; Horn, 1966), según:

$$CS_{(N_v=2)} = \frac{2 S_{12}}{S_1 + S_2}$$

$$CS_{(N_v>2)} = \frac{N - \frac{R}{\hat{S}}}{N - 1}$$

$$CM_{(N_v=2)} = 1 - \frac{\sum_{i=1}^R (P_{i1} - P_{i2})^2}{\sum_{i=1}^R (P_{i1})^2 + \sum_{i=1}^R (P_{i2})^2}$$

$$CM_{(N_v>2)} = \frac{2 \sum_{i=1}^R \sum_{j < K} P_{ij} P_{ik}}{(N-1) \sum_{i=1}^R (P_{ij})^2 + \sum_{j=k}^N (P_{ij})^2}$$

donde:

$CS$  = coeficiente de similitud de Sørensen

$CM$  = coeficiente de similitud de Morisita Horn

$N_v$  = cantidad de unidades de vegetación

$P_i$  = abundancia de la especie  $i$

$S_{12}$  = cantidad de especies comunes entre la unidad 1 y 2

$S_i$  = cantidad de especies de la unidad 1

$\hat{S}$  = cantidad media de especies

$S$  = cantidad total de especies

$j, k$  = unidad de vegetación ( $j = K = 1, \dots, N_v$ )

La estructura de las formas de vida se estableció determinando los espectros biológicos florístico ( $EBF$ ) y vegetacional ( $EBV$ ).  $EBF$  representó el número de especies de cada forma de vida y en consecuencia, cada especie contribuyó de la misma forma, mientras que  $EBV$  consideró la abundancia de cada especie y, consecuentemente, cada una contribuyó al espectro en función de la frecuencia.

## RESULTADOS

### Clima

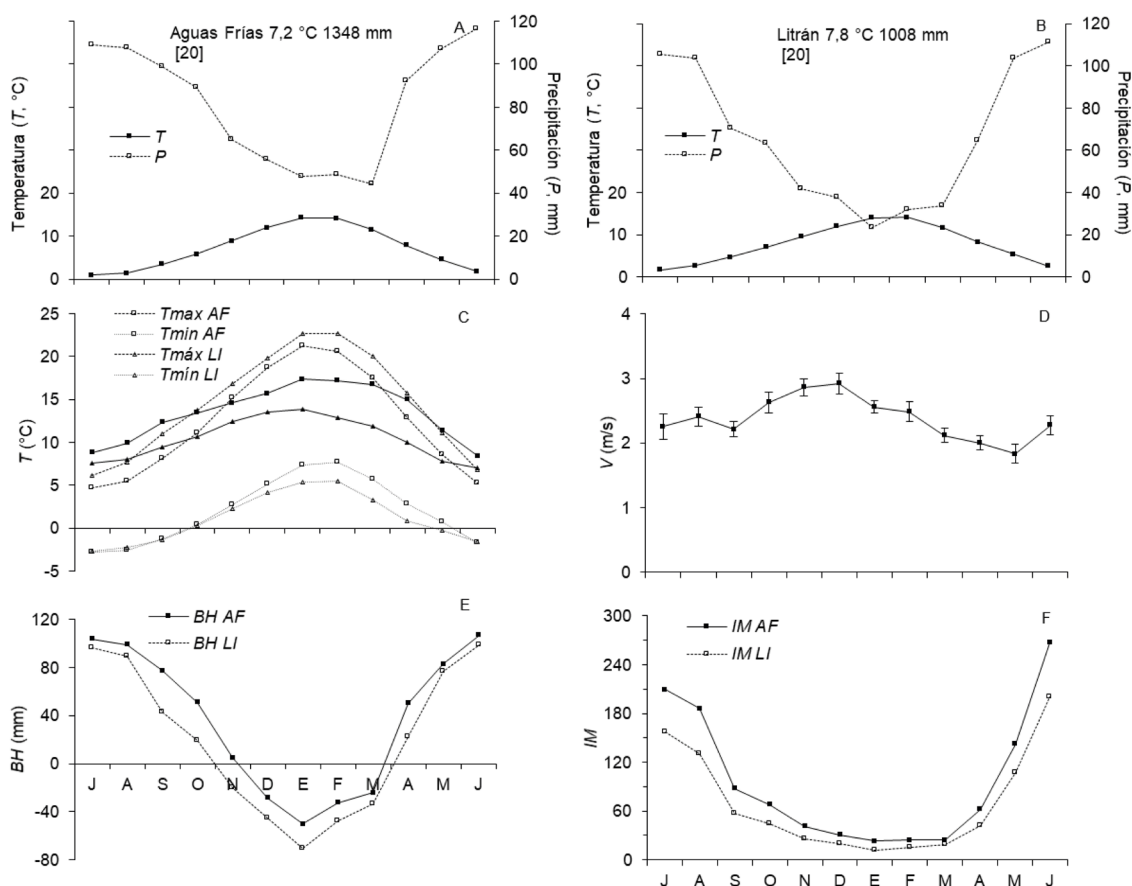
El clima de Aguas Frías es templado húmedo y frío (*Cfb*, Peel *et al.*, 2007) (Tabla 1). La temperatura media anual  $T_a = 7,2$  °C y la precipitación total media anual  $P_a = 1348$  mm (Fig. 2A). La diferencia de la temperatura media entre los meses cálidos (diciembre, enero, febrero) y fríos (junio, julio, agosto)  $\Delta T_{cf} = 12,1$  °C. La diferencia de la temperatura máxima y mínima media de los meses cálidos y fríos  $\Delta T_m = 29,7$  °C. Entre junio y setiembre,  $T_{min} < 0$  °C (junio: -1,7 °C, julio: -2,9 °C, agosto: -2,6 °C y setiembre: -1,2 °C). El coeficiente de variación medio de la temperatura mensual  $CV_t = 33,3\%$  (Fig. 2C). La diferencia de precipitación media entre los meses cálidos y fríos  $\Delta P = 479,4$  mm. El coeficiente de variación medio de la precipitación mensual  $CV_p = 67,5\%$ . Entre diciembre y febrero se registró  $P_m = 0$  mm y en

mayo de 2005 se registró la precipitación mensual máxima absoluta  $P_{>abs} = 460,0$  mm.  $CV_{hr} = 5,6\%$ , *BH* varió entre -24,2 mm (marzo) y 106,7 mm (junio), y se produjo déficit hídrico entre diciembre y marzo (Fig. 2E).  $I_M$  varió entre 23,5 (enero) y 267,1 (julio); entre abril y noviembre  $I_M > 40$  (húmedo, n = 8) y entre diciembre y marzo  $I_M < 30$  (semiárido, n = 4) (Fig. 2F).

El clima de Litrán es templado frío con verano seco (*Csb*, Peel *et al.*, 2007) (Tabla 1).  $T_a = 7,8$  °C y  $P_a = 1008$  mm (Fig. 2B).  $\Delta T_{cf} = 11,0$  °C y  $\Delta T_m = 32,3$  °C. Entre mayo y setiembre,  $T_{min} < 0$  °C (mayo: -0,3 °C, junio: -1,6 °C, julio: -2,7 °C, agosto: -2,2 °C y setiembre: -1,4 °C).  $CV_t = 21,6\%$  (Fig. 2C).  $\Delta P = 409,1$  mm) y  $CV_p = 74,7\%$ . En octubre, noviembre, diciembre y marzo  $P_m = 0$  mm y en junio de 2003  $P_{>abs} = 433$  mm. La velocidad media anual del viento  $V_v = 2,4$  m/s (EE = 0,12), el valor mínimo fue en abril (1,8 m/s) y el máximo fue en noviembre y diciembre (2,9 m/s) (n = 20). El 78,5% de los

**Tabla 1.** Características climáticas de Aguas Frías y Litrán.  $T_a$ : temperatura media anual,  $T_c$ : temperatura media del mes más cálido,  $T_f$ : temperatura media del mes más frío,  $T_{10}$ : cantidad de meses  $T_m > 10$  °C,  $T_m$ : temperatura media mensual,  $T_{>c}$ : temperatura media de los meses más cálidos,  $T_{>f}$ : temperatura media de los meses más fríos,  $T_{máx}$ : temperatura media mensual máxima,  $T_{mín}$ : temperatura media mensual mínima,  $P_a$ : precipitación total media anual,  $P_s$ : precipitación total media del mes más seco,  $P_h$ : precipitación total media del mes más húmedo,  $P_{máx}$ : precipitación total media mensual máxima,  $P_{mín}$ : precipitación total media mensual mínima,  $P_{c>}$ : precipitación total de los meses cálidos,  $P_{f>}$ : precipitación total de los meses fríos, *HR*: humedad relativa media mensual.

Variable	Aguas Frías	Litrán
$T_a$ (°C)	7,2	7,8
$T_c$ (°C)	14,3	14,1
$T_f$ (°C)	0,9	1,7
$T_{10}$ (meses)	4	4
$T_{>c}$ (°C)	13,5	13,4
$T_{>f}$ (°C)	1,4	2,3
$T_{máx}$ (°C)	24	25,8
$T_{mín}$ (°C)	-5,7	-6,5
$P_a$ (mm)	1348	1008
$P_s$ (mm)	44,4	23,5
$P_h/3$ (mm)	87,6	70,2
$P_{máx}$ (mm)	262,8	210,6
$P_{mín}$ (mm)	47,7	23,5
$P_{c>}$ (mm)	152,4	93,4
$P_{f>}$ (°C)	631,7	502,5
<i>HR</i> (%)	61,7	70,6



**Fig. 2.** Diagrama climático (A, B), temperatura máxima ( $T_{máx}$ ), mínima ( $T_{mín}$ ) y diferencia de temperatura ( $\Delta T$ ) (C), intensidad del viento ( $V$ ) (D), balance hídrico climático ( $BH$ ) (E), e índice de aridez ( $I_M$ ) (F) en Aguas Frías (AF) y Litrán (LI). Las barras verticales indican el error estándar de la media ( $n = 20$ ).

registros exhibió  $V_v = 1,5 - 3$  m/s y El 94,5% una dirección del viento S - SO y SO - O ( $n = 163$ ) (Fig. 2D).  $CV_{hr} = 4,3\%$ ,  $BH$  varió entre  $-70,4$  mm (enero) y  $98,6$  mm (junio), y se produjo déficit hídrico entre noviembre y marzo (Fig. 2E).  $I_M$  varió entre  $11,8$  (enero) y  $200,3$  (junio); entre abril y octubre  $I_M > 40$  (húmedo,  $n = 7$ ), noviembre y diciembre  $I_M = 20 - 30$  (semiárido,  $n = 2$ ) y entre enero y marzo  $I_M = 10 - 20$  (árido,  $n = 3$ ) (Fig. 2F).

### Vegetación

La vegetación forma parte de la transición entre los Distritos Subandino y Occidental de la Provincia Patagónica (Región Neotropical, Dominio Andino Patagónico) y el Distrito del Pehuén de la Provincia Subantártica (Región

Antártica, Dominio Subantártico) (Cabrera, 1976; Oyarzábal *et al.*, 2018). Las unidades de vegetación fueron el bosque puro de *Nothofagus pumilio* (BP; 2,0% del área de estudio), el bosque mixto de *N. pumilio* y *Araucaria araucana* (BM; 0,3%), el bosque abierto de *A. araucana* (BA; 3,5%), la plantación de *Pinus ponderosa* (PP; 30,4%), la estepa herbácea arbustiva (EH; 18,3%), la estepa herbácea (EL; 6,5%), la pradera higrófila (PH; 4,0%), la pradera xerófila (PX; 0,3%), y el peladero (PE; 34,7%) (Fig. 1).

En estas unidades de vegetación se identificaron 148 especies de plantas, de las cuales PE ( $S = 22$ ) y PH ( $S = 68$ ) exhibieron la menor y mayor riqueza, respectivamente (Tabla 2). El 42,7% de las especies estuvo presente en una sola unidad de

**Tabla 2.** Características de las plantas vasculares de Aguas Frías y Litrán. FC: forma de crecimiento, A: arbusto, H: hierba, T: árbol, FV: forma de vida, Ca: caméfito, Ge: geófito, Hc: hemcriptófito, Mf: mesofanerófito, Nf: nanofanerófito, Te: terófito, OR: origen, E: exótica, I: nativa, BA: bosque de *A. araucana*, BM: bosque de *N. pumilio* y *A. araucana*, BP: bosque de *N. pumilio*, EH: estepa herbácea arbustiva, EL: estepa herbácea, PE: peladero, PH: pradera higrófila, PP: plantación de pino, PX: pradera xerófila.

Especie	Familia	FC	FV	OR	BA	BM	BP	EH	EL	PE	PH	PP	PX
<i>Acaena magellanica</i>	Rosaceae	H	Ca	I									
<i>Acaena ovalifolia</i>	Rosaceae	H	Ca	I									
<i>Acaena pinnatifida</i>	Rosaceae	H	Hc	I									
<i>Acaena splendens</i>	Rosaceae	H	Ca	I									
<i>Adesmia corymbosa</i> var. <i>corymbosa</i>	Fabaceae	H	Ca	I									
<i>Agrostis inconspicua</i>	Poaceae	H	Hc	I									
<i>Alstroemeria aurea</i>	Alstroemeriaceae	H	Ge	I									
<i>Amelichloa brevipes</i>	Poaceae	H	Hc	I									
<i>Anagallis alternifolia</i> var. <i>alternifolia</i>	Primulaceae	H	Hc	I									
<i>Anemone multifida</i>	Ranunculaceae	H	Hc	I									
<i>Arachnitis uniflora</i>	Corsiaceae	H	Ge	I									
<i>Araucaria araucana</i>	Araucariaceae	T	Mf	I									
<i>Arenaria serpens</i>	Caryophyllaceae	H	Hc	I									
<i>Arjona patagonica</i>	Schoepfiaceae	H	Hc	I									
<i>Armeria maritima</i>	Plumbaginaceae	H	Hc	I									
<i>Austroblechnum microphyllum</i>	Blechnaceae	H	Hc	I									
<i>Azorella monantha</i>	Apiaceae	HA	Ca	I									
<i>Azorella nivalis</i>	Apiaceae	A	Ca	I									
<i>Azorella prolifera</i>	Apiaceae	A	Ca	I									
<i>Azorella trifoliolata</i>	Apiaceae	H	Hc	I									
<i>Azorella trifurcata</i>	Apiaceae	HA	Ca	I									
<i>Baccharis magellanica</i>	Asteraceae	A	Ca	I									
<i>Baccharis neaei</i>	Asteraceae	A	Ca	I									
<i>Berberis darwinii</i>	Berberidaceae	A	Nf	I									
<i>Berberis empetrifolia</i>	Berberidaceae	A	Ca	I									
<i>Berberis microphylla</i>	Berberidaceae	A	Nf	I									
<i>Blumenbachia sylvestris</i>	Loasaceae	H	Hc	I									
<i>Bromus tunicatus</i>	Poaceae	H	Hc	I									
<i>Calandrinia affinis</i>	Montiaceae	H	Hc	I									
<i>Calceolaria filicaulis</i> subsp. <i>filicaulis</i>	Calceolariaceae	H	Hc	I									
<i>Calceolaria polyrhiza</i>	Calceolariaceae	H	Hc	I									
<i>Caltha sagittata</i>	Ranunculaceae	H	Hc	I									
<i>Cardamine vulgaris</i>	Brassicaceae	H	Hc	I									
<i>Carex acaulis</i>	Cyperaceae	H	Hc	I									
<i>Carex aematorhyncha</i> var. <i>aematorhyncha</i>	Cyperaceae	H	Hc	I									
<i>Carex andina</i>	Cyperaceae	H	Hc	I									



A. Dezzotti *et al.* - Clima y vegetación en la Patagonia argentina

Especie	Familia	FC	FV	OR	BA	BM	BP	EH	EL	PE	PH	PP	PX
<i>Carex aphylla</i>	Cyperaceae	H	Hc	I									
<i>Carex boelckeiana</i>	Cyperaceae	H	Hc	I									
<i>Carex decidua</i>	Cyperaceae	H	Hc	I									
<i>Carex gayana</i> var. <i>densa</i>	Cyperaceae	H	Hc	I									
<i>Carex macloviana</i> var. <i>macloviana</i>	Cyperaceae	H	Ge	I									
<i>Carex subantarctica</i>	Cyperaceae	H	Hc	I									
<i>Cerastium arvense</i>	Caryophyllaceae	H	Hc	E									
<i>Cheilanthes glauca</i>	Pteridaceae	H	Hc	I									
<i>Chiliotrichum diffusum</i>	Asteraceae	A	Nf	I									
<i>Chloraea magellanica</i>	Orchidaceae	H	Ge	I									
<i>Chusquea culeou</i>	Poaceae	A	Nf	I									
<i>Cinnagrostis viridiflavescens</i> var. <i>montevicensis</i>	Poaceae	H	Hc	I									
<i>Collomia biflora</i>	Polemoniaceae	H	Te	I									
<i>Colobanthus lycopodiodes</i>	Caryophyllaceae	A	Ca	I									
<i>Colobanthus quitensis</i>	Caryophyllaceae	H	Hc	I									
<i>Cortaderia egmontiana</i>	Poaceae	H	Hc	I									
<i>Cryptogramma fumariifolia</i>	Pteridaceae	H	Hc	I									
<i>Deschampsia elongata</i>	Poaceae	H	Hc	I									
<i>Diplolepis nummulariifolia</i>	Apocynaceae	A	Ca	I									
<i>Discaria chacaye</i>	Rhamnaceae	A T	Nf	I									
<i>Eleocharis pseudoalbibracteata</i>	Cyperaceae	H	Hc	I									
<i>Elymus angulatus</i>	Poaceae	H	Hc	I									
<i>Empetrum rubrum</i>	Empetraceae	A	Ca	I									
<i>Ephedra chilensis</i>	Ephedraceae	A	Nf	I									
<i>Epilobium australe</i>	Onagraceae	H	Hc	I									
<i>Epilobium brachycarpum</i>	Onagraceae	H	Te	E									
<i>Escallonia alpina</i> var. <i>alpina</i>	Escalloniaceae	A	Nf	I									
<i>Euphorbia collina</i> var. <i>collina</i>	Euphorbiaceae	H	Hc	I									
<i>Festuca acanthophylla</i>	Poaceae	H	Hc	I									
<i>Festuca magellanica</i>	Poaceae	H	Hc	I									
<i>Festuca pallescens</i>	Poaceae	H	Hc	I									
<i>Galium richardianum</i> subsp. <i>richardianum</i>	Rubiaceae	H	Hc	I									
<i>Gamocarpha alpina</i> subsp. <i>alpina</i>	Calyceraceae	H	Hc	I									
<i>Gamocarpha graminea</i>	Calyceraceae	H	Ge	I									
<i>Gamochoaeta chamissonis</i>	Asteraceae	H	Hc	I									
<i>Gamochoaeta depilata</i>	Asteraceae	H	Hc	I									
<i>Gamochoaeta serpyllifolia</i>	Asteraceae	H	Hc	I									
<i>Gentiana prostrata</i>	Gentianaceae	H	Te	I									
<i>Gentianella magellanica</i>	Gentianaceae	H	Te	I									
<i>Geranium core-core</i>	Geraniaceae	H	Hc	I									

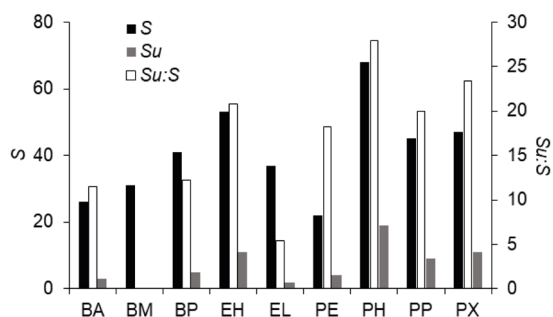
Especie	Familia	FC	FV	OR	BA	BM	BP	EH	EL	PE	PH	PP	PX
<i>Geranium sessiliflorum</i>	Geraniaceae	H	Hc	I									
<i>Gunnera magellanica</i>	Gunneraceae	H	Hc	I									
<i>Heliotropium paronychioides</i>	Boraginaceae	H	Te	I									
<i>Hordeum comosum</i>	Poaceae	H	Hc	I									
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	Apiaceae	H	Ge	I									
<i>Hypochaeris incana</i> var. <i>incana</i>	Asteraceae	H	Hc	I									
<i>Hypochaeris tenuifolia</i> var. <i>tenuifolia</i>	Asteraceae	H	Hc	I									
<i>Jarava hypsophila</i>	Poaceae	H	Hc	I									
<i>Juncus balticus</i> subsp. <i>andicola</i>	Juncaceae	H	Hc	I									
<i>Juncus scheuchzerioides</i>	Juncaceae	H	Hc	I									
<i>Koeleria spicata</i>	Poaceae	H	Hc	I									
<i>Lathyrus magellanicus</i> var. <i>longipes</i>	Fabaceae	H	Hc	I									
<i>Leucheria coerulescens</i>	Asteraceae	H	Hc	I									
<i>Leucheria thermarum</i>	Asteraceae	H	Hc	I									
<i>Littorella australis</i>	Plantaginaceae	H	Hc	I									
<i>Loasa argentina</i>	Loasaceae	H	Hc	I									
<i>Lobelia oligophylla</i>	Campanulaceae	H	Hc	I									
<i>Luzula excelsa</i>	Juncaceae	H	Hc	I									
<i>Maytenus chubutensis</i>	Celastraceae	A	Nf	I									
<i>Melilotus albus</i>	Fabaceae	HA	Hc	E									
<i>Microsteris gracilis</i>	Polemoniaceae	H	Te	I									
<i>Montiopsis gayana</i>	Montiaceae	H	Hc	I									
<i>Montiopsis umbellata</i>	Montiaceae	H	Hc	I									
<i>Nassauvia aculeata</i> var. <i>aculeata</i>	Asteraceae	HA	Ca	I									
<i>Nassauvia argentea</i>	Asteraceae	H	Ca	I									
<i>Nicoraepoa andina</i> var. <i>andina</i>	Poaceae	H	Hc	I									
<i>Nothofagus antarctica</i>	Nothofagaceae	T	Mf	I									
<i>Nothofagus pumilio</i>	Nothofagaceae	T	Mf	I									
<i>Olsynium junceum</i> subsp. <i>junceum</i>	Iridaceae	H	Hc	I									
<i>Osmorhiza berteroi</i>	Apiaceae	H	Hc	I									
<i>Pappostipa humilis</i> var. <i>humilis</i>	Poaceae	H	Hc	I									
<i>Pappostipa speciosa</i>	Poaceae	H	Hc	I									
<i>Perezia pedicularidifolia</i>	Asteraceae	H	Hc	I									
<i>Perezia recurvata</i>	Asteraceae	H	Hc	I									
<i>Phacelia secunda</i> var. <i>secunda</i>	Boraginaceae	HA	Hc	I									
<i>Phylloscirpus acaulis</i>	Cyperaceae	H	Hc	I									
<i>Pinus ponderosa</i>	Pinaceae	T	Mf	E									
<i>Plantago barbata</i> subsp. <i>barbata</i>	Plantaginaceae	H	Hc	I									
<i>Plantago monanthos</i> var. <i>monanthos</i>	Plantaginaceae	H	Hc	I									
<i>Poa denudata</i>	Poaceae	H	Hc	I									
<i>Poa holciformis</i>	Poaceae	H	Hc	I									

A. Dezzotti *et al.* - Clima y vegetación en la Patagonia argentina

Especie	Familia	FC	FV	OR	BA	BM	BP	EH	EL	PE	PH	PP	PX
<i>Poa obvallata</i>	Poaceae	H	Hc	I									
<i>Poa pratensis</i> subsp. <i>pratensis</i>	Poaceae	H	Hc	E									
<i>Polemonium micranthum</i>	Polemoniaceae	H	Te	I									
<i>Polygala salasiana</i>	Polygalaceae	H	Hc	I									
<i>Potentilla chilensis</i>	Rosaceae	H	Hc	I									
<i>Quinchamalium chilense</i>	Schoepfiaceae	H	Hc	I									
<i>Rhodophiala mendocina</i>	Amaryllidaceae	H	Ge	I									
<i>Ribes cucullatum</i>	Grossulariaceae	A	Nf	I									
<i>Rumex acetosella</i>	Polygonaceae	H	Hc	E									
<i>Rytidosperma violaceum</i>	Poaceae	H	Hc	I									
<i>Senecio baccharidifolius</i>	Asteraceae	A	Ca	I									
<i>Senecio bracteolatus</i> var. <i>bracteolatus</i>	Asteraceae	A	Nf	I									
<i>Senecio chilensis</i> var. <i>chilensis</i>	Asteraceae	A	Ca	I									
<i>Senecio linariifolius</i> var. <i>linariifolius</i>	Asteraceae	A	Ca	I									
<i>Senecio pachyphyllos</i>	Asteraceae	A	Ca	I									
<i>Senecio poeppigii</i> var. <i>poeppigii</i>	Asteraceae	A	Ca	I									
<i>Senecio subumbellatus</i> var. <i>microcephalus</i>	Asteraceae	A	Nf	I									
<i>Senecio zosterifolius</i>	Asteraceae	H	Hc	I									
<i>Silene chilensis</i>	Caryophyllaceae	H	Hc	I									
<i>Sisyrinchium arenarium</i> subsp. <i>arenarium</i>	Iridaceae	H	Ge	I									
<i>Sisyrinchium macrocarpum</i>	Iridaceae	H	Ge	I									
<i>Stenodraba parvifolia</i>	Brassicaceae	H	Hc	I									
<i>Symphotrichum glabrifolium</i>	Asteraceae	H	Hc	I									
<i>Taraxacum gilliesii</i>	Asteraceae	H	Hc	I									
<i>Taraxacum officinale</i>	Asteraceae	H	Hc	E									
<i>Tiquilia nuttallii</i>	Boraginaceae	H	Hc	I									
<i>Trifolium repens</i>	Fabaceae	H	Hc	E									
<i>Tristagma patagonicum</i>	Alliaceae	H	Ge	I									
<i>Veronica serpyllifolia</i>	Plantaginaceae	H	Hc	E									
<i>Viola maculata</i> var. <i>maculata</i>	Violaceae	H	Hc	I									
<i>Zephyranthes gracilifolia</i>	Amaryllidaceae	H	Ge	I									

vegetación ( $S_u = 64$ ) y el 2,7% de las especies fue cosmopolita ( $C = 4$ ), de las cuáles una fue nativa (*Poa obvallata*) y tres exóticas (*Cerastium arvense*, *Rumex acetosella* y *Taraxacum officinale*). En cada unidad,  $S_u$  varió entre 0 (BM) y 19 (PH), y la relación  $S_u:S$  varió entre 0 (BM) y 27,9% (PH). En PP,  $S_u = 9$ , mientras que en EL,  $S_u = 2$  y en EH,  $S_u = 11$  (Fig. 3). La similitud global entre unidades de vegetación  $CS_{(Nv>2)} = 0,67$  y  $CM_{(Nv>2)} = 0,13$ .

El 69,4% de las unidades exhibieron  $CS_{(Nv=2)}$  entre 0,21 y 0,40, mientras que el 27,8% fue entre 0,41 y 0,60. El 61,1% de las unidades exhibieron una similitud  $CM_{(Nv=2)}$  entre 0 y 0,20, mientras que sólo dos comparaciones tuvieron una similitud mayor a 0,61 (BM - BP,  $CM_{(Nv=2)} = 0,834$ ; EH - PX,  $CM_{(Nv=2)} = 0,778$ ).  $CS_{(Nv=2)}$  varió entre 0,24 (BA - BP) y 0,78 (EH - PH). Entre las unidades de bosque,  $CS_{(Nv=2)}$  varió entre 0,24 (BA - BP) y 0,56 (BM - BP) y

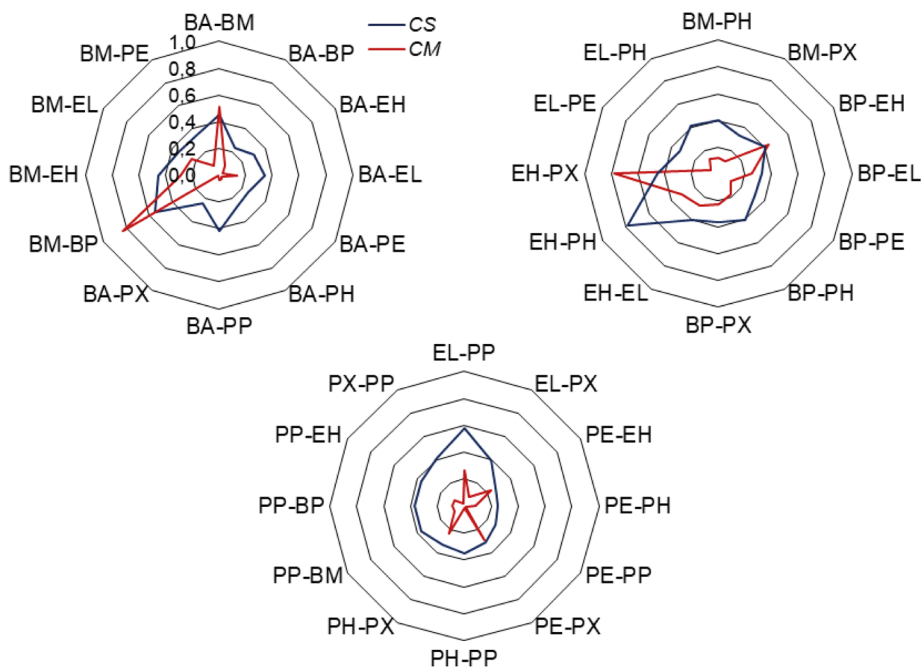


**Fig. 3.** Cantidad de especies de plantas total (S), únicas (S<sub>u</sub>) y relación S<sub>u</sub>:S en las unidades de vegetación de Aguas Frías y Litrán. BA: bosque de *A. araucana*, BM: bosque de *N. pumilio* y *A. araucana*, BP: bosque de *N. pumilio*, EH: estepa herbáceo arbustiva, EL: estepa herbácea, PE: peladero, PH: pradera higrófila, PP: plantación de pino, PX: pradera xerófila, BA: bosque de *A. araucana*, BM: bosque de *N. pumilio* y *A. araucana*, BP: bosque de *N. pumilio*, EH: estepa herbáceo arbustiva, EL: estepa herbácea, PE: peladero, PH: pradera higrófila, PP: plantación de pino, PX: pradera xerófila.

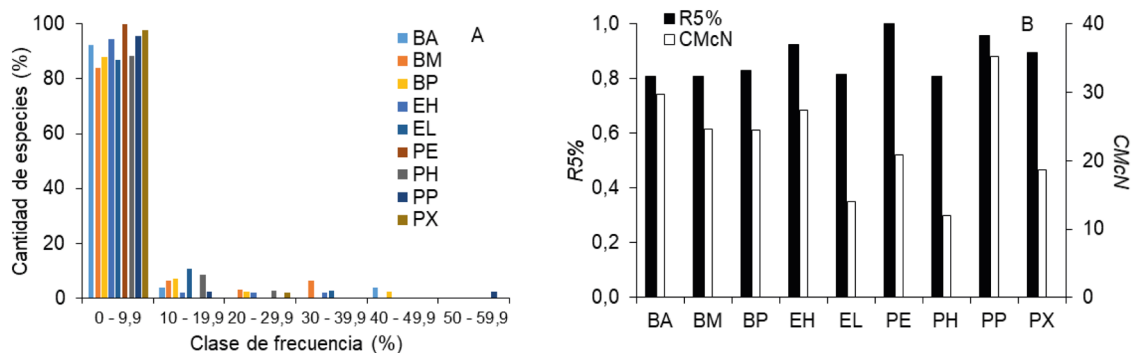
entre las de pradera PX - PH fue  $CS_{(Nv=2)} = 0,33$ . La mayoría de las comparaciones exhibieron  $CM_{(Nv=2)} < 0,10$ . Entre las unidades de bosque,  $CM_{(Nv=2)}$  varió entre 0,038 (BA - BP) y 0,834 y entre las unidades de pradera PX - PH,  $CM_{(Nv=2)} = 0,23$  (Fig. 4).

En el área de estudio, la cantidad de especies que exhibió  $P = 0 - 4,9\%$  fue 141 (95,3%),  $P = 5 - 9,9\%$  fue 4 (2,7%) y  $P = 10 - 14,9\%$  fue 3 (2,0%); ninguna especie presentó  $P > 15\%$ . El valor mínimo de  $R_{5\%}$  fue 0,806 (BM) y el máximo fue 1 (PE). En cada unidad, entre 83,9% (BM,  $S = 26$ ) y 100% de las especies (PE,  $S = 22$ ) presentó  $P < 10\%$ . Sólo una especie alcanzó  $P = 50 - 59,9\%$  (en PP, *P. ponderosa*) y sólo dos especies alcanzaron  $P = 40 - 49,9\%$  (en BA, *A. araucana* y en BP, *N. pumilio*) (Fig. 5A). El índice de dominancia global  $C_{McN} = 10,9$  y el valor mínimo fue 11,9 (PH); PP ( $C_{McN} = 35,3$ ) presentó el valor máximo de dominancia (Fig. 5B).

Las especies que exhibieron la mayor frecuencia en cada unidad fueron *A. araucana* (46,1%; BA), *N. pumilio* (38,9%; BM y 47,0%; BP), *Festuca pallescens* (37,5%; EH y 25,2; PX), *Festuca*



**Fig. 4.** Similitud entre las unidades de vegetación de Aguas Frías y Litrán medida entre 0 y 1 basada en la composición (CS) y frecuencia relativa de plantas vasculares (CM). BA: bosque de *A. araucana*, BM: bosque de *N. pumilio* y *A. araucana*, BP: bosque de *N. pumilio*, EH: estepa herbáceo arbustiva, EL: estepa herbácea, PE: peladero, PH: pradera higrófila, PP: plantación de pino, PX: pradera xerófila.



**Fig. 5.** Cantidad de especies de plantas vasculares (A), y cantidad de especies raras ( $R_{5\%}$ ) e índice de dominancia ( $CMcN$ ) (B) en las unidades de vegetación de Aguas Frías y Litrán. BA: bosque de *A. araucana*, BM: bosque de *N. pumilio* y *A. araucana*, BP: bosque de *N. pumilio*, EH: estepa herbáceo arbustiva, EL: estepa herbácea, PE: peladero, PH: pradera higrófila, PP: plantación de pino, PX: pradera xerófila.

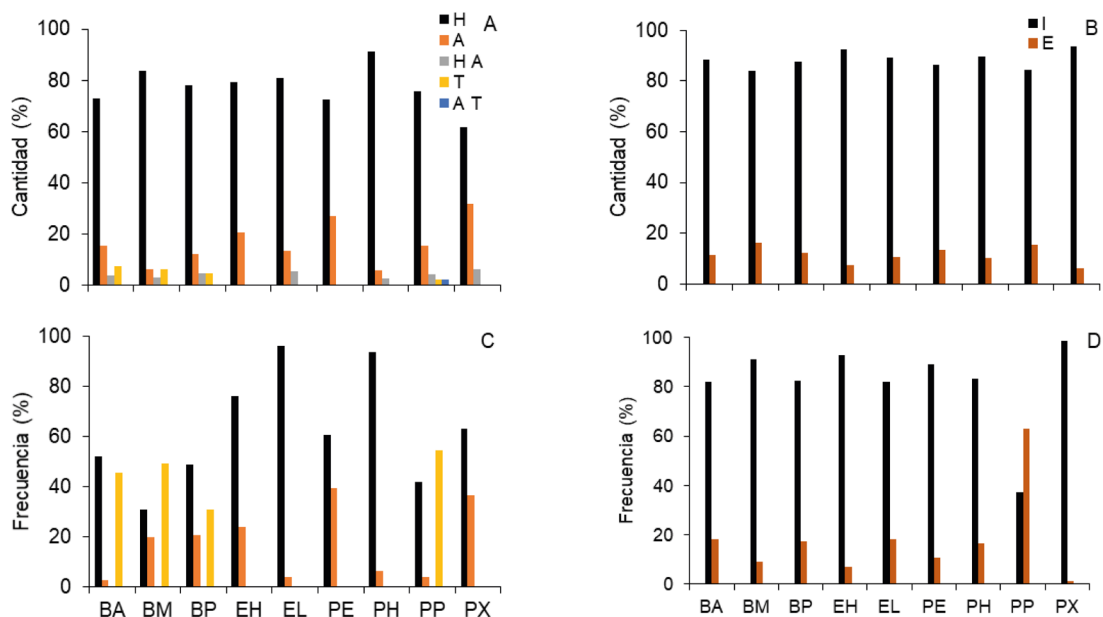
*acanthophylla* (36,4%; EL), *Chusquea culeou* (4,3; PE), *Cortaderia egmontiana* (26,8; PH) y *P. ponderosa* (57,9; PP). En el bosque los árboles presentaron la mayor frecuencia, en la estepa y pradera las herbáceas, y en el peladero las arbustivas. La cantidad total de familias fue 49; la cantidad de familias en las unidades de vegetación varió entre 9 (PE) y 24 (PP). Las familias más diversas fueron Asteraceae ( $S = 26$ ; 17,3% de las especies) y Poaceae ( $S = 23$ ; 15,3%), mientras que 23 familias (46,9%) sólo contaron con una especie. Poaceae fue la familia más frecuente en 7 de las 9 unidades de vegetación, mientras que en PP fue la segunda más frecuente (24,6%), y en BA la tercera (11,6%).

#### Atributos de las plantas

La cantidad de especies herbáceas fue 115 (77,7%), herbáceas o arbustivas 5 (según el tipo de vegetación; 3,4%), arbustivas 23 (15,5%), arbóreas o arbustivas 1 (según el tipo de vegetación, *Discaria chacaye*, 0,7%) y arbóreas 4 (*P. ponderosa*, *A. araucana*, *N. pumilio* y *Nothofagus antarctica*; 2,7%). El 24,7% de las especies fueron graminoideas (gramíneas, ciperáceas y poáceas;  $S = 36$ ), y el 15,3% fueron gramíneas ( $S = 22$ ). La frecuencia de especies herbáceas fue 58,3%, herbáceas o arbustivas 1,6%, arbustivas 13,6%, arbóreas o arbustivas <0,1% y arbóreas 16,1%. La frecuencia de gramíneas fue 64,6% y de graminoideas 70,7%. El 93,9% de las especies fue nativa ( $S = 139$ ); las exóticas fueron *Cerastium*

*arvense*, *Epilobium brachycarpum*, *Melilotus albus*, *P. ponderosa*, *Poa pratensis* subsp. *pratensis*, *Rumex acetosella*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium repens* y *Veronica serpyllifolia*. Las especies nativas representaron el 77,1% de la frecuencia. La cantidad de especies herbáceas varió entre 61,7% (PX) y 91,2% (PH) (Fig. 6A), y la de nativas entre 83,9% (BM) y 93,6% (PX) (Fig. 6B). La frecuencia de especies herbáceas varió entre 30,9% (BM) y 96,3% (EL), mientras que la de árboles fue 31,0% en BP, 45,5% en BA, 49,3% en BM y 54,5% en PP (Fig. 6C). La frecuencia de especies nativas varió entre 37,2% (PP) y 98,7% (PX) (Fig. 6D).

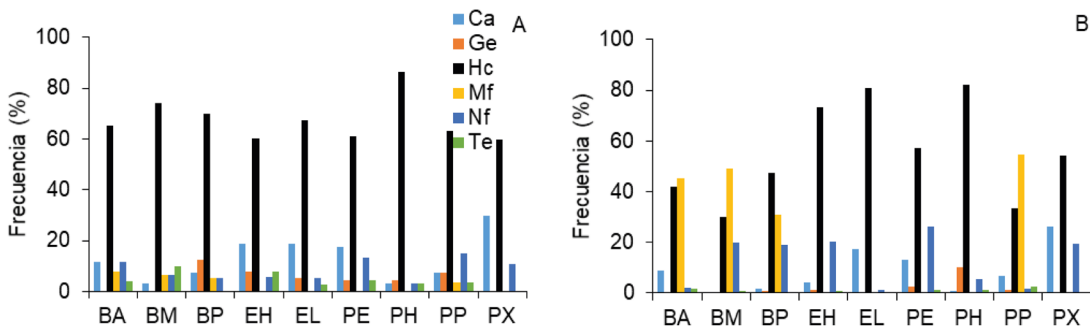
El *EBF* estuvo dominado por las hemicriptófitas ( $S = 94$ ; 63,5%) y caméfitas ( $S = 21$ ; 14,2%), mientras que las geófitas, nanofanerófitas, terófitas y mesofanerófitas fueron 11 (7,4%), 11 (7,4%), 7 (4,7%) y 4 (2,7%) especies, respectivamente. La cantidad de hemicriptófitas fue mayor en todas las unidades de vegetación, y varió entre 59,6% (PX) y 86,6% (PH). La cantidad de caméfitas varió entre 3,0% (PH) y 29,8% (PX), la de geófitas entre 0% (BM, BA, PX) y 12,5% (BP), y la de terófitas entre 0% (BP, PX) y 9,7% (BM). Las nanofanerófitas fueron importantes en PX (10,6%), BA (11,5%) y PE (13,0%) (Fig. 7A). El *EBV* estuvo dominado por las hemicriptófitas (52,7%) y mesofanerófitas (26,9%), mientras que las nanofanerófitas, caméfitas, geófitas y terófitas representaron el 11,3%, 6,0%, 2,0% y 1,3%, respectivamente. La frecuencia de hemicriptófitas fue mayor en todas las unidades de vegetación,



**Fig. 6.** Cantidad (arriba) y frecuencia de especies de plantas vasculares (abajo) en las unidades de vegetación de Aguas Frías y Litrán con relación a la forma de crecimiento (**A, C**) y el origen (**B, D**). H: hierba, A: arbusto, T: árbol, I: nativa, E: exótica, BA: bosque de *A. araucana*, BM: bosque de *N. pumilio* y *A. araucana*, BP: bosque de *N. pumilio*, EH: estepa herbáceo arbustiva, EL: estepa herbácea, PE: peladero, PH: pradera higrófila, PP: plantación de pino, PX: pradera xerófila.

y varió entre 30,2% (BM) y 80,8% (EL), y la de mesofanerófitas fue mayor en BP (31,0%), BA (45,5%), BM (49,3%) y PP (54,5%). La frecuencia de caméfitas varió entre 0% (BM) y 26,1% (PX), la de geófitas entre 0% (BM y BA) y 10,3% (PH) y

la de terófitas entre 0% (BP, PX) y 2,6% (PP). Las nanofanerófitas alcanzaron en todas las unidades valores de frecuencia entre 18,9 y 26,2%, excepto en PH, BA, PP y EL donde la frecuencia fue menor a 5,8% (Fig. 7B).



**Fig. 7.** Espectro biológico florístico (**A**) y vegetacional (**B**) en las unidades de vegetación de Aguas Frías y Litrán. Ca: caméfitas, Ge: geófitas, Hc: hemicriptófitas, Mf: mesofanerófitas, Nf: nanofanerófitas, Te: terófitas, BA: bosque de *A. araucana*, BM: bosque de *N. pumilio* y *A. araucana*, BP: bosque de *N. pumilio*, EH: estepa herbáceo arbustiva, EL: estepa herbácea, PE: peladero, PH: pradera higrófila, PP: plantación de pino, PX: pradera xerófila.

## DISCUSIÓN

En el área de estudio, la latitud, la cordillera de los Andes, la corriente de Humboldt, la temperatura relativa del océano y el Sistema de Alta Presión del Pacífico determinan un clima templado ventoso, con inviernos fríos y húmedos y veranos cálidos y secos, y con amplitud térmica estacional mayor a 10 °C que aumenta hacia el Este. Durante la estación cálida, la intensidad de la radiación solar aumenta y la humedad relativa, la nubosidad y la precipitación disminuyen, y aumenta la demanda evaporativa de la atmósfera (Prohaska, 1976; Paruelo *et al.*, 1998; Nicholson, 2011; Sagredo & Lowell, 2012; Garreaud *et al.*, 2013). El aumento de la altitud provoca la disminución de la temperatura, y el aumento de las nevadas y heladas, la humedad relativa y el viento (Paruelo *et al.*, 1998; Garreaud *et al.*, 2013). A su vez, las laderas de exposición Sur reciben la menor cantidad de radiación, que disminuye a medida que aumenta la pendiente del terreno (Bonan, 2015).

Este patrón climático general es compatible con la información de las estaciones de muestreo. Aguas Frías (*Cfb*) y Litrán (*Csb*) exhiben un clima templado frío, con la temperatura del mes más cálido igual o mayor a 10 °C, y con la temperatura del mes más frío entre -3 y 18 °C, y la de cada uno de los cuatro meses más cálidos igual o mayor a 10 °C y menor a 22 °C. El clima frío del área de estudio está asociado a la presencia de temperaturas mínimas medias mensuales por debajo del punto de congelación durante 4 ó 5 meses del año. Sin embargo, Aguas Frías presenta un clima más húmedo y con la precipitación distribuida más uniformemente a lo largo del año, mientras que Litrán presenta un clima con verano seco, y con la precipitación del mes más seco de la mitad cálida del año, menor a 30 mm y menor a 1/3 de la precipitación del mes más húmedo de la mitad fría del año.

La diferente distancia de los campos al límite de altas cumbres de la cordillera de los Andes promovería en Aguas Frías (distancia  $\approx$  4 km) un clima más frío y húmedo que en Litrán ( $\approx$  33 km), y con una distribución más uniforme de la precipitación, vinculado a la ausencia de estación de sequía relativa, mayores precipitaciones totales, máxima, mínima y de los meses más cálidos y fríos, y menores temperaturas medias, máximas,

mínimas y de los meses fríos, y menor amplitud térmica, aridez y evapotranspiración potencial (Jobbágy *et al.*, 1995). Este fenómeno está asociado a la cordillera de los Andes, que provoca cambios adiabáticos del aire húmedo que proviene del Oeste, y cuya subsidencia causa el descenso exponencial intenso de la precipitación a medida que aumenta la distancia de la cordillera hacia el Este (Jobbágy *et al.*, 1995; Smith & Evans, 2007). El clima hacia el Este y el Sur de las estaciones de muestreo se vuelve más frío y árido (clima semiárido templado frío, *Bsk*, y clima árido templado frío, *Bwk*) (Peel *et al.*, 2007).

La variación intensa del clima, el relieve y el suelo determinó la enorme heterogeneidad fisonómico - florística presente en una superficie relativamente pequeña. En los sitios más occidentales de altitud intermedia y húmedos se desarrolló el bosque natural, el puro de *N. pumilio* y mixto con *A. araucana* al Oeste sobre laderas de exposición Sur y Oeste, y el abierto de *A. araucana* al Este. La estepa fue la unidad de vegetación más extensa en los suelos zonales, pero en las áreas de mayor altitud los arbustos fueron muy escasos (Frugoni *et al.*, 2016). Las praderas edáficas de herbáceas no gramíneas crecieron en los fondos de valle sobre suelos intrazonales anegados (higrófila), y en los afloramientos rocosos basálticos y andesíticos de altura sobre suelos azonales superficiales (xerófila) (Szarzynski, 2000; Frugoni *et al.*, 2016; Matteucci *et al.*, 2019). El peladero es un área de acumulación y deflación intensamente modelada por factores naturales y antropogénicos, cuya superficie está cubierta por tefra volcánica (lapilli y ceniza gruesa y fina) no alterada post-deposicionalmente y dominada por pumita (Frugoni *et al.*, 2016). A pesar de la enorme heterogeneidad, las especies fueron preferentemente herbáceas (81%) y nativas (94%).

En las unidades de vegetación se registró una abundante cantidad de especies de plantas comunes, a juzgar por el alto valor de similitud global basada en la composición. Sin embargo, el desempeño de estas especies fue desigual, teniendo en cuenta que la similitud basada en la frecuencia fue extremadamente baja, y sólo aumentó entre unidades de fisonomía equivalente (e.g., bosque puro y bosque mixto). En estas unidades también se registró una enorme cantidad de especies únicas y una escasa cantidad de cosmopolitas. Este patrón caracterizado por la presencia en el área de estudio

de un amplio conjunto de especies comunes que exhibieron un desempeño equivalente sólo entre las unidades fisonómicamente similares, estaría explicado por la pronunciada variabilidad ambiental que promovería la existencia de una escasa cantidad de plantas capaces de adaptarse a ella. Esta distribución desigual de la abundancia de especies, definida por una enorme mayoría de especies raras y no dominantes, es además compatible con el patrón generalizado presente en las comunidades de plantas (McGill, 2011). La pradera higrófila fue la unidad que exhibió la mayor riqueza y proporción de especies únicas, que es compatible con la diversidad de los humedales de la Patagonia (Chimner *et al.*, 2011; Weigandt *et al.*, 2015). La dominancia de las asteráceas y gramíneas fue previamente indicada en la Patagonia (Oyarzábal *et al.*, 2018; Matteucci *et al.*, 2019).

En el área de estudio, la dominancia de hemicriptófitas en cantidad y frecuencia de especies es indicativa del efecto del frío sobre la vegetación; estas plantas producen vástagos en primavera, pero sólo sobrevive al invierno la parte basal que porta las yemas protegidas por las porciones secas. Las caméfitas fueron particularmente importantes en la pradera xerófila. Esta unidad sería más fría y seca que las circundantes, porque estaría expuesta a menor temperatura y mayor amplitud diaria y estacional en comparación debido a la mayor insolación y frecuencia e intensidad del viento y la menor humedad del aire en verano (Szarzynski, 2000). En consecuencia, la forma de vida caméfitas representaría al mismo tiempo una adaptación al frío y la aridez. Estos afloramientos rocosos se interpretan como refugios de paleoflora adaptada al frío (Speziale & Ezcurra, 2012), e impondrían restricciones al desarrollo de otras formas de vida (e.g., a las geófitas por el escaso desarrollo de suelo).

Las terófitas ocuparon casi todas las unidades de vegetación pero exhibieron muy baja frecuencia, probablemente porque el clima ejercería un efecto negativo sobre especies que dependen exclusivamente de la reproducción sexual (Körner, 2003). Las geófitas estuvieron presentes en la mayoría de las unidades de vegetación pero con una frecuencia baja; estas plantas atraviesan la estación fría mediante órganos subterráneos protegidos bajo el suelo. Las nanofanerófitas, representadas por los arbustos, ocuparon todas las unidades pero con una frecuencia particularmente baja en la

estepa de altura, lo que reflejaría la baja capacidad de adaptación de esta forma de vida al frío más extremo (Körner, 2003; Marini *et al.*, 2012).

Las mesofanerófitas, que incluyeron árboles de mediana altura, alcanzaron la mayor riqueza y abundancia en las áreas occidentales de altitud intermedia, que es una tendencia global de la distribución arbórea asociada con el aumento de la humedad y la ausencia de frío extremo (Vázquez & Givnish, 1998; Bhattarai & Vetaas, 2003). Los cambios dimensionales y arquitecturales a lo largo de la altitud de *N. pumilio* y *N. antarctica*, que conforman el límite altitudinal superior del bosque y el matorral, constituyen mecanismos de adaptación al frío que se suman a la condición de especies deciduas (González *et al.*, 2006; Stecconi *et al.*, 2010; Peri *et al.*, 2013; Matteucci *et al.*, 2019). *Pinus ponderosa* ocupa el 95% de la superficie plantada en la Patagonia andina, debido principalmente a la capacidad de tolerar la sequía de verano, y las bajas temperaturas de invierno (Oliver & Ryker, 1990; Abella & Denton, 2009; MAGyP, 2014).

Las plantas exóticas espontáneas fueron hemicriptófitas y terófitas, y exhibieron una riqueza y frecuencia muy baja en todas las unidades de vegetación. Este patrón es compatible con la “hipótesis del filtro climático”, que propone que la distribución de especies nativas y exóticas está regulada fundamentalmente por el clima y no por la actividad humana (e.g., creación de nuevos nichos ecológicos, esfuerzo de introducción de especies) (Weiher & Keddy, 1999). Por el contrario, en muchas regiones la distribución de las plantas exóticas se relaciona con la presión de los propágulos y la disponibilidad de nuevos nichos creados por la actividad humana (Marini *et al.*, 2012).

En los hábitats fríos permanentes y ocasionales, la supervivencia y el desarrollo de las plantas depende de la sincronización del ciclo de vida al periodo más cálido, una forma compacta de baja estatura y la protección basal y subterránea de las yemas (Kaplan *et al.*, 2003; Körner, 2003, Ott *et al.*, 2019). Esto permite desacoplar la temperatura del aire y la de planta, provocando una acumulación de calor en el dosel y la capa superior del suelo durante los periodos de radiación moderada a alta. Como consecuencia de estas adaptaciones, el espectro florístico tiende a estar dominado



por hemicriptófitas y caméfitas; las geófitas son importantes en los climas más estacionales, y las terófitas sólo adquieren relevancia en los ambientes más cálidos (e.g., pisos altitudinales inferiores) (Körner, 2003).

El patrón de las formas de vida de Aguas Frías y Litrán fue consistente con el de otras regiones a lo largo de gradientes de altitud y latitud. En el NO de India entre 4180 a 6000 m, el espectro florístico estaba dominado por hemicriptófitas (62,1%) y terófitas (22,3%), y por encima de los 4900 m, las terófitas desaparecieron y las hemicriptófitas adquirieron una importancia mayor (Klimeš, 2003). En los Montes Hindu Kush del NO de Pakistán, entre 4000 y 5400 el aumento de la altitud se relacionó con el aumento de hemicriptófitas y geófitas, y la disminución de fanerófitas, caméfitas y terófitas (Agakhanyanz & Breckle, 1995). En la cordillera de Qilian del N de China, entre 1400 y 2000 m, la riqueza de terófitas fue 48%, pero por encima de los 3600 m disminuyó hasta menos de 5%, mientras que las hemicriptófitas aumentaron con la altitud, y fueron la forma de vida dominante por encima de 2400 m y la única por encima de 4000 m (Wang *et al.* 2002). En el Monte Armstrong de Nueva Zelanda entre 1.200 y 2.200 m, la dominancia de hemicriptófitas y caméfitas aumentó con la elevación (84%), mientras que las geófitas y nanofanerófitas se restringieron a las altitudes más bajas (Mark *et al.* 2000). En la Sierra Nevada de California entre 3045 y 3350 m, la riqueza y cobertura de terófitas disminuyó en forma intensa con el aumento de la altitud (Jackson & Bliss, 1982). En las latitudes altas, a medida que disminuye la cantidad acumulada de días con temperatura media por debajo de un determinado umbral térmico, las meso- y microfanerófitas dan paso a las nanofanerófitas y caméfitas, y las hemicriptófitas se vuelven dominantes y las terófitas raras (Kaplan *et al.*, 2003; Harrison *et al.*, 2010).

En la transición bosque - estepa de la Patagonia argentina, las formas de vida dominantes fueron compatibles con la adaptación al frío. Sin embargo, existen adaptaciones a factores simples o múltiples de estrés abiótico y biótico con manifestaciones en el tamaño y la forma de los individuos. En particular, en esta área de estudio las plantas tendieron a presentar en forma simultánea tamaño pequeño, forma cespitosa y en cojín compacto, cutícula gruesa y reproducción vegetativa; estos

atributos de estructura y desarrollo representarían ventajas frente a la aridez, el frío, el viento y la herbivoría (Cabrera, 1976; Golluscio *et al.*, 1982, 2011; Soriano & Sala, 1983; Aguiar *et al.*, 1996; Lauenroth, 1998; León *et al.*, 1998; Ghermandi *et al.*, 2004; Villagra *et al.*, 2011; Oyarzábal *et al.*, 2018; Matteucci *et al.*, 2019).

## CONCLUSIONES

El intenso gradiente ambiental del área de estudio modeló la variabilidad composicional y fisonómica de la vegetación, pero el frío sería un regulador significativo de los patrones y procesos ecosistémicos a juzgar por la dominancia de hemicriptófitas, y la presencia de terófitas, geófitas, que representan plantas que durante el invierno mueren, o se les reduce completa o significativamente la parte aérea. Sin embargo, la sequía de verano también juega un papel clave y en consecuencia, el clima patagónico frío y ventoso, de transición húmedo árido, continental y mediterráneo, impone enormes restricciones al desempeño de las plantas. Los modelos climáticos regionales proyectan durante el presente siglo, un aumento de la temperatura y una disminución de la precipitación que afectaría en forma particular al invierno. En el ecotono bosque - estepa, el mayor estrés hídrico y térmico resultante promovería el aumento de las especies xerófilas, la disminución de las criófilas y la retracción de la vegetación arbórea, hidrófila y la que habita en los afloramientos rocosos. Las comunidades estarían expuestas a una mayor tensión ambiental, que además podría aumentar su sensibilidad a la degradación antropogénica actual. Es necesario realizar más investigación descriptiva y experimental sobre la relación clima - vegetación, teniendo en cuenta la presencia de factores de estrés naturales y artificiales que ponen en riesgo la funcionalidad de los ecosistemas patagónicos.

## CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Todos los autores colectaron la información de campo, AD fue el responsable principal del diseño, el análisis de los datos y la redacción del trabajo, AMe clasificó las plantas y AMo llevó a cabo los análisis basados en SIG.

## AGRADECIMIENTOS

Este estudio contó con la colaboración de R. Sbrancia y H. Attis Beltrán y la financiación de la Universidad Nacional del Comahue y el Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca de la Nación. Yacimientos Petrolíferos Fiscales y la Corporación Forestal Neuquina permitieron colectar datos en el área de estudio, y la Autoridad Interjurisdiccional de Cuencas proveyó la información climática. Los revisores anónimos contribuyeron a mejorar sustancialmente el texto.

## ABREVIATURAS

A	arbusto
<i>a</i>	constante de Thornthwaite
AF	Aguas Frías
BA	Bosque de <i>A. araucana</i>
BH	balance hídrico climático mensual (mm)
BM	Bosque de <i>N. pumilio</i> y <i>A. araucana</i>
BP	Bosque de <i>N. pumilio</i>
Bsk	Clima semiárido templado frío
Bwk	Clima árido templado frío
C	cosmopolita
Ca	caméfito
Cfb	clima templado húmedo frío
CM	coeficiente similitud de Morisita Horn
$C_{McN}$	índice de dominancia
CS	coeficiente de similitud de Sørensen
Csb	clima templado frío con verano seco
$CV_{hr}$	coeficiente de variación de la humedad relativa (%)
$CV_p$	coeficiente de variación la precipitación (%)
$CV_t$	coeficiente de variación de la temperatura (%)
<i>d</i>	cantidad de días del mes (n)
E	exótica
EBF	espectro biológico florístico
EBV	espectro biológico vegetacional
EH	Estepa herbáceo arbustiva
EL	Estepa herbácea
ETp	evapotranspiración potencial (mm)
FC	forma de crecimiento
FV	forma de vida
Ge	geófito
H	hierba
Hc	hemcriptófito
HR	humedad relativa media mensual (%)
I	nativa

$I_c$	índice de calor mensual
$I_M$	índice de aridez
LI	Litrán
Mf	mesofanerófito
Nf	nanofanerófito
$N_s$	cantidad máxima diaria de sol (h)
$N_v$	cantidad de unidades de vegetación (n)
OR	origen
$P_a$	precipitación total media anual (mm)
$P_{>abs}$	precipitación total mensual máxima absoluta (mm)
PE	Peladero
PH	Pradera higrófila
$P_h$	precipitación total media del mes más húmedo (mm)
$P_{>c}$	precipitación total de los meses cálidos (mm)
$P_{f>}$	precipitación total de los meses fríos (mm)
$P_i$	frecuencia de la especie <i>i</i>
$P_m$	precipitación total media mensual (mm)
$P_{máx}$	precipitación total media mensual máxima (mm)
$P_{mín}$	precipitación total media mensual mínima (mm)
PP	Plantación de pino
$P_s$	precipitación total media del mes más seco (mm)
PX	Pradera xerófila
$R_{5\%}$	índice de especies raras
<i>S</i>	cantidad total de especies (n)
$S_u$	especie única
T	árbol
$T_a$	temperatura media anual (°C)
$T_c$	temperatura media del mes más cálido (°C)
$T_{>c}$	temperatura media de los meses más cálidos (°C)
Te	terófito
$T_f$	temperatura media del mes más frío (°C)
$T_{f>}$	temperatura media de los meses más fríos (°C)
$T_m$	temperatura media mensual (°C)
$T_{máx}$	temperatura media mensual máxima (°C)
$T_{mín}$	temperatura media mensual mínima (°C)
$T_{10}$	cantidad de meses $T_m > 10$ °C (n)
$V_d$	dirección del viento (°)
$V_v$	velocidad del viento (m/s)
$\Delta P$	diferencia de precipitación (mm)
$\Delta T_{cf}$	diferencia de temperatura meses cálidos y fríos (°C)
$\Delta T_m$	diferencia de temperatura máxima y mínima (°C)

## BIBLIOGRAFÍA

- ABELLA, S. R. & C. W. DENTON. 2009. Spatial variation in reference conditions: historical tree density and pattern on a *Pinus ponderosa* landscape. *Can. J. Forest Res.* 39: 2391-2403. <https://doi.org/10.1139/X09-146>
- AGAKHANYANTZ, O. E. & S. W. BRECKLE. 1995. Origin and evolution of the mountain flora in middle Asia and neighbouring mountain regions. In: CHAPIN F. S. & C. H. KÖRNER (eds.), *Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences*, pp. 63-80. Springer, Berlin. <https://doi.org/10.1080/00040851.1982.12004277>
- AGUIAR, M. R., J. M. PARUELO, O. E. SALA & W. K. LAUENROTH. 1996. Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: an example from the Patagonian steppe. *J. Veg. Sci.* 7: 381-390. <https://doi.org/10.2307/3236281>
- AIC. 2020. *Datos meteorológicos de las estaciones Litrán Abajo y Salida Lago Aluminé durante 1999 y 2019*. Autoridad Interjurisdiccional de las Cuencas de los ríos Limay, Neuquén y Negro, Cipolletti.
- ARMBRUSTER, W. S. 1997. Exaptations link evolution of plant-herbivore and plant-pollinator interactions: a phylogenetic inquiry. *Ecology* 78: 1661-1672. <https://doi.org/10.2307/2266091>
- BADYAEV, A. V. 2005. Role of stress in evolution: from individual adaptability to evolutionary adaptation. In: HALLGRIMSSON, B. & B. K. HALL (eds.), *Variation: a central concept in biology*, pp. 277-302. Elsevier, London. <https://doi.org/10.1016/B978-012088777-4/50015-6>
- BARROS, V. & C. VERA. 2015. *Cambio climático en Argentina: tendencias y proyecciones*. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación - Centro de Investigaciones del Mar y la Atmósfera, Buenos Aires.
- BAXTER, B. 2014. Plant acclimation and adaptation to cold environments. In: FRANKLIN, K. A. & P. A. WIGGE (eds.), *Temperature and plant development*, pp. 19-48. Wiley - Blackwell, London. <https://doi.org/10.1002/9781118308240>
- BHATTARAI, K. R. & O. R. VETAAS. 2003. Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 12: 327-340. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00044.x>
- BIJLSMA, R. & V. LOESCHCKE. 1997. *Environmental stress, adaptation and evolution*. Birkhauser Verlag, Basel. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2005.00962.x>
- BITA, C.E. & T. GERATS. 2013. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress - tolerant crops. *Front. Plant Sci.* 4: 1-18. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00273>
- BONAN, G. 2015. *Ecological climatology: concepts and applications*. Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107339200>
- BOX, E. O. 2019. Form and character diversity of potential world vegetation. *Flora* 254: 203-221. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.03.001>
- CABRERA, A. L. 1976. *Regiones fitogeográficas argentinas*. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, ACME, Buenos Aires.
- CALOWA, P. & V. E. FORBES. 1998. How do physiological responses to stress translate into ecological and evolutionary processes? *Comp. Biochem. Phys. A* 120: 11-16. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(98\)10003-X](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(98)10003-X)
- CHIMNER, R. A., G. L. BONVISSUTO, M. V. CREMONA, J. J. GAITÁN & C. R. LÓPEZ. 2011. Ecohydrological conditions of wetlands along a precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Ecol. Austral* 21: 329-337.
- CINGOLANI, A. M., D. BRAN, C. LÓPEZ & J. AYESA. 2000. Comunidades vegetales y ambiente en el ecotono boreal entre los distritos patagónicos Central y Occidental (Río Negro, Argentina). *Ecol. Austral* 10: 47-61.
- CLAEYS, H. & D. INZÉ. 2013. The agony of choice: how plants balance growth and survival under water-limiting conditions. *Plant Physiol.* 162: 1768-1779. <https://doi.org/10.1104/pp.113.220921>
- DE MARTONNE, E. 1926. L'indice d'aridité. *Bull. Assoc. Geogr. Fr.* 9: 3-5.
- FOWDEN, L., T. MANSFIELD & J. STODDART. 1993. *Plant adaptation to environmental stress*. Chapman & Hall, London.
- FRUGONI, M., A. DEZZOTTI, A. MEDINA, R. SBRANCIA & A. MORTORO. 2016. Design and evaluation of an afforestation project based on geopedologic and ecological information in north-western Patagonia, Argentina. In: ZINCK, A., G. METTERNICHT, G. BOCCO & H. DEL VALLE (eds.), *Geopedology: an integration*

- of geomorphology and pedology for soil and landscape studies*, pp. 480-504. Springer, Berlin.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-319-19159-1\\_30](https://doi.org/10.1007/978-3-319-19159-1_30)
- GAITÁN, J., C. LÓPEZ & D. BRAN. 2009. Efectos del pastoreo sobre el suelo y la vegetación en la estepa patagónica. *Ciencia del Suelo* 27: 261-270. GARREAUD, R., P. LÓPEZ, M. MINVIELLE & M. ROJAS. 2013. Large scale control on the Patagonian climate. *J. Climate* 26: 215-230.  
<https://doi.org/10.1175/JCLI-D-12-00001.1>
- GHERMANDI, L., N. GUTHMANN & D. BRAN. 2004. Early post-fire succession in Northwestern Patagonia grasslands. *J. Veg. Sci.* 15: 67-76.  
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02238.x>
- GOLLUSCIO, R. A., R. LEÓN & S. PERELMAN. 1982. Caracterización fitosociológica de la estepa del oeste de Chubut, su relación con el gradiente ambiental. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 21: 299-324.
- GOLLUSCIO, R. A., F. P. CAVAGNARO & M. D. VALENTA. 2011. Arbustos de la estepa patagónica: ¿adaptados a tolerar la sequía o el pastoreo? *Ecol. Austral* 21: 61-70.
- GONZÁLEZ, M. E., C. DONOSO, P. OVALLE & G. MARTÍNEZ PASTUR. 2006. *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser. Lengua, roble blanco, lengar, roble de Tierra del Fuego. Familia: Fagaceae. In: DONOSO, C. (ed.), *Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina: autoecología*, pp. 486-500. Marisa Cuneo Ediciones, Valdivia, Chile.
- HORN, H. S. 1966. Measurement of overlap in comparative ecological studies. *Am. Nat.* 100: 419-424. <https://doi.org/10.1086/282436>
- HARRISON, S. P., I. C. PRENTICE, D. BARBONI, K. E. KOHFELD, J. NI & J-P. SUTRA. 2010. Ecophysiological and bioclimatic foundations for a global plant functional classification. *J. Veg. Sci.* 21: 300-317.  
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01144.x>
- HUBER, U. M., V. MARKGRAF & F. SCHABITZ. 2004. Geographical and temporal trends in late Quaternary fire histories of Fuego - Patagonia South America. *Quat. Sci. Rev.* 23: 191-198.  
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2003.11.002>
- IBD. 2021. Flora del Conosur [online]. Instituto de Botánica Darwinion. Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales - CONICET. Disponible en: <http://www2.darwin.edu.ar> [Acceso: 24 Mayo 2021].
- IPCC. 2019. *Climate change and land: special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems*. The Intergovernmental Panel on Climate Change. World Meteorological Organization, Ginebra.
- IRL, S. D., A. OBERMEIER, C. BEIERKUHNLEIN & M. J. STEINBAUER. 2020. Climate controls plant life-form patterns on a high-elevation oceanic island. *J. Biogeogr.* 00: 1-13.  
<https://doi.org/10.1111/jbi.13929>
- JACKSON, L. E. & L. C. BLISS. 1982. Distribution of ephemeral herbaceous plants near treeline in the Sierra Nevada, California, USA. *Arct. Alp. Res.* 14: 33-42.  
<https://doi.org/10.1080/00040851.1982.12004277>
- JOBBÁGY, E. G., J. M. PARUELO & R. LEÓN. 1995. Estimación del régimen de precipitación a partir de la distancia a la cordillera en el noroeste de la Patagonia. *Ecol. Austral* 5: 47-53.
- JOST, L., A. CHAO & R. L. CHAZDON. 2011. Compositional similarity and  $\beta$  (beta) diversity. In: MAGURRAN, A. E. & B. J. MCGILL (eds.), *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*, pp. 66-84. Oxford University Press, Oxford.
- KAPLAN, J. O., N. H. BIGELOW, I. C. PRENTICE, S. P. HARRISON, P. J. BARTLEIN, T. R. CHRISTENSEN, W. CRAMER, N. V. MATVEYEVA, A. D. MCGUIRE, D. F. MURRAY, V. Y. RAZZHIVIN, B. SMITH, D. A. WALKER, P. M. ANDERSON, A. A. ANDREEV, L. B. BRUBAKER, M. E. EDWARDS & A. V. LOZHKIN. 2003. Climate change and arctic ecosystems: modelling, paleodata-model comparisons, and future projections. *J. Geophys. Res.* 108: 1-17.  
<https://doi.org/10.1029/2002JD002559>
- KARK, S. 2017. *Effects of ecotones on biodiversity: reference module in life sciences*. Oxford University Press, Oxford.  
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.02290-1>
- KENT, M. 2011. *Vegetation description and data analysis: a practical approach*. Wiley - Blackwell, New York.
- KLIMEŠ, L. 2003. Life-forms and clonality of vascular plants along an altitudinal gradient in E Ladakh (NW Himalayas). *Basic Appl. Ecol.* 4: 317-328.  
<https://doi.org/10.1078/1439-1791-00163>
- KÖPPEN, W. & R. GEIGER. 1936. *Das geographische System der Klimate*. Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin.

## A. Dezzotti *et al.* - Clima y vegetación en la Patagonia argentina

- KÖRNER, C. 2003. *Alpine plant life*. Springer Verlag, Berlin. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18970-8>
- KREYLING, J. 2010. Winter climate change: a critical factor for temperate vegetation performance. *Ecology* 91: 1939-1948.
- KRISTENSEN, T. N., T. KETOLA & I. KRONHOLM. 2018. Adaptation to environmental stress at different timescales. *Ann. Ny. Acad. Sci.* 1476: 5-22. <https://doi.org/10.1111/nyas.13974>
- LARCHER, W. 2003. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer Verlag, Berlin. <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-662-05214-3>
- LAUENROTH, W. K. 1998. Guanacos, spiny shrubs and the evolutionary history of grazing in the Patagonian steppe. *Ecol. Austral* 8: 211-216.
- LAVOREL, S. & E. GARNIER. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16: 545-556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- LEÓN, R., D. BRAN, M. COLLANTES, J. M. PARUELO & A. SORIANO. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecol. Austral* 8: 125-144.
- MAGYP. 2014. *Argentina: plantaciones forestales y gestión sostenible*. Unidad de Cambio Rural, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, Buenos Aires.
- MARINI, L., A. BATTISTI, E. BONA, G. FEDERICI, F. MARTINI, M. PAUTASSO & P. E. HULME. 2012. Alien and native plant life-forms respond differently to human and climate pressures. *Global Ecol. Biogeogr.* 21: 534-544. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00702.x>
- MARK, A. F., K. J. M. DICKINSON & R. G. M. HOFSTEDE. 2000. Alpine vegetation, plant distribution, life forms and environments in a perhumid New Zealand Region: oceanic and tropical high mountain affinities. *Arctic Antarct. Alpine Res.* 32: 240-254. <https://doi.org/10.2307/1552522>
- MATTEUCCI, S. D., A. F. RODRÍGUEZ & M. E. SILVA. 2019. Vegetation. In: RUBIO G., R. LAVADO & F. PEREYRA (eds.), *The soils of Argentina*, pp. 49-62. Springer, Berlin. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-76853-3\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-319-76853-3_4)
- MCGILL, B. J. 2011. Species abundance distributions. In: MAGURRAN, A. & B. MCGILL (eds.), *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*, pp. 105-122. Oxford University Press, Oxford.
- MCNAUGHTON, S. J. & L. L. WOLF. 1970. Dominance and the niche in ecological systems. *Science* 167: 131-139. <https://doi.org/10.1126/science.167.3915.131>
- MICKELBART, M. V., P. M. HASEGAWA & J. BAILEY-SERRES. 2015. Genetic mechanisms of abiotic stress tolerance that translate to crop yield stability. *Nat. Rev. Genet.* 16: 237-251. <https://doi.org/10.1038/nrg3901>
- MILCHUNAS, D. G., O. E. SALA & W. K. LAUENROTH. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *Am. Nat.* 132: 87-106.
- MORISITA, M. 1959. *Measuring of interspecific association and similarity between communities*. Memoires of the Faculty of Science, Kyushu University, Tokyo.
- MOSA, K.A., A. ISMAIL & M. HELMY. 2017. *Plant stress tolerance*. Springer Briefs in Systems Biology, Springer, Berlin. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-59379-1\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-59379-1_1)
- MUNIST, E. & N. H. SPECK. 1982. Uso de la tierra de la zona Ingeniero Jacobacci - Maquinchao. In: INTA (ed.), *Sistemas fisiográficos de la zona Ingeniero Jacobacci - Maquinchao (Provincia de Río Negro)*, pp. 209-215. Colección Científica 19, INTA, Buenos Aires.
- NICHOLSON, S. E. 2011. *Dryland climatology*. Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511973840>
- OLIVER, W. W. & R. A. RYKER. 1990. *Pinus ponderosa*. In: BURNS, R. M. & B. H. HONKALA (eds.), *Silvics of North America. Volume 1: Conifers*, pp. 413-424. Agriculture Handbook 654, USDA Forest Service, Washington DC.
- OYARZÁBAL, M., J. CLAVIJO, L. OAKLEY, F. BIGANZOLI, P. TOGNETTI, I. BARBERIS, H. MATURO, R. ARAGÓN, P. CAMPANELLO, D. PRADO, M. OESTERHELD & R. LEÓN. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecol. Austral* 28: 40-63. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>
- OTT, J. P., J. KLIMEŠOVÁ & D. C. HARTNETT. 2019. The ecology and significance of below-ground bud banks in plants. *Ann. Bot.* 123: 1099-1118. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz051>
- PARUELO, J. M., A. BELTRÁN, E. JOBBÁGY, O. E. SALA & R. A. GOLLUSCIO. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecol. Austral* 8: 85-101.

- PARUELO, J. M., E. JOBBÁGY & O. E. SALA. 2001. Current distribution of ecosystem functional types in temperate South America. *Ecosystems* 4: 683-698. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0037-9>
- PARUELO, J. M., R. A. GOLLUSCIO, J. P. GUERSCHMAN, A. CESA, V. V. JOUVE & M. F. GARBULSKY. 2004. Regional scale relationships between ecosystem structure and functioning: the case of the Patagonian steppes. *Global Ecol. Biogeogr.* 13: 385-395. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2004.00118.x>
- PEEL, M. C., B. L. FINLAYSON & T. A. MCMAHON. 2007. Updated world map of the Köppen - Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sc.* 11: 1633-1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- PERI, P. L., G. MARTÍNEZ PASTUR, L. MONELOS & M. BEROIZ. 2013. La distribución continental más oriental de *Nothofagus antarctica* en el río Gallegos (Santa Cruz). *Anales Inst. Patagonia* 41: 113-117. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-686X2013000100010>
- PESSARAKLI, M., M. HAGHIGHI & A. SHEIBANIRAD. 2015. Plant responses under environmental stress conditions. *Adv. Plants Agric. Res.* 2: 276-286. <http://dx.doi.org/10.15406/apar.2015.02.00073>
- PLANEAR. 2021. *Plantas endémicas de la Argentina*. Laboratorio de Plantas Vasculares, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur. Disponible en: <http://www.lista-planear.org> [Acceso: 24 Mayo 2021].
- PROHASKA, F. 1976. The climate of Argentina, Paraguay and Uruguay. In: SCHWERDTFEGER, W. (ed.), *World survey of climatology: climates of Central and South America*, pp. 13-112. Elsevier, Amsterdam. <https://doi.org/10.1002/qj.49710343520>
- RAUNKIÆR, C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford University Press, Oxford.
- SAGREDO, E. & T. LOWELL. 2012. Climatology of Andean glaciers: a framework to understand glacier response to climate change. *Global Planet. Change* 86: 101-109. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2012.02.010>
- SALA, O. E., R. A. GOLLUSCIO, W. K. LAUENROTH & A. SORIANO. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia* 81: 501-505. <https://doi.org/10.1007/BF00378959>
- SARMIENTO, G. & M. MONASTERIO. 1983. Life forms and phenology. In: BOURLIERE, F. (ed.), *Ecosystems of the World XIII: Tropical Savannas*, pp. 79-108. Elsevier, Amsterdam.
- SMITH, R. B. & J. P. EVANS. 2007. Orographic precipitation and water vapor fractionation over the southern Andes. *J. Hydrometeor.* 8: 3-19. <https://doi.org/10.1175/JHM555.1>
- SØRENSEN, T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Biol. Skrif.* 5: 1-34. SØRENSEN, J. G. & V. LOESCHCKE. 2007. Studying stress responses in the post-genomic era: its ecological and evolutionary role. *J. Biosci.* 32: 447-456. <https://doi.org/10.1007/s12038-007-0044-x>
- SORIANO, A. & O. E. SALA. 1983. Ecological strategies in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio* 56: 9-15. <https://doi.org/10.1007/BF00036131>
- SPEZIALE, K. L. & C. EZCURRA. 2012. The role of outcrops in the diversity of Patagonian vegetation: relicts of glacial palaeofloras? *Flora* 207: 141-149. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.09.002>
- STECCONI, M., J. PUNTIERI & D. BARTHÉLÉMY. 2010. An architectural approach to the growth forms of *Nothofagus pumilio* (Nothofagaceae) along an altitudinal gradient. *Botany* 88: 699-709. <https://doi.org/10.1139/B10-040>
- SZARZYNSKI, J. 2000. Xeric islands: environmental conditions on inselbergs. In: POREMBSKI, S. & W. BARTHLOTT. *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*, pp. 37-48. Springer, Berlin. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-59773-2\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-642-59773-2_3)
- THORNTHWAITE, C. W. & J. R. MATHER. 1957. *Instructions and tables for computing potential evapotranspiration and the water balance*. Publications in Climatology 10, Drexel Institute of Technology, Centerton.
- VÁZQUEZ, J. A. & T. J. GIVNISH. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *J. Ecol.* 86: 999-1020. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00325.x>
- VERLUES, P. E., M. AGARWAL, S. KATIYAR-AGARWAL, J. ZHU & J-K. ZHU. 2006. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *Plant J.* 45: 523-539. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02593.x>

## A. Dezzotti *et al.* - Clima y vegetación en la Patagonia argentina

- VILLAGRA, P., C. GIORDANO, J. ÁLVAREZ, J. CAVAGNARO, R. GUEVARO, R. EVERT, C. ARANZAZÚ SARTOR, C. PASSERA & S. GRECO. 2011. Ser planta en el desierto: estrategias de uso de agua y resistencia al estrés hídrico en el Monte Central de Argentina. *Ecol. Austral* 21: 21-42.
- WANG, G., G. ZHOU, L. YANG & Z. LI. 2002. Distribution, species diversity and life-form spectra of plant communities along an altitudinal gradient in the northern slopes of Qilianshan Mountains, Gansu, China. *Pl. Ecol.* 165: 169-181.  
<https://doi.org/10.1023/A:1022236115186>
- WEIGANDT, M., J. GYENGE, M. E. FERNÁNDEZ, S. VARELA & T. SCHLICHTER. 2015. Afforestations and wetlands, are they a good combination? Study of water fluxes in two cases of Patagonian wetlands. *Ecohydrology* 8: 416-425.  
<https://doi.org/10.1002/eco.1512>
- WEIHER, E. & P. A. KEDDY. 1999. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge.

