

MARZO 2022

VOLUMEN 57 (1)

Boletín de la  
Sociedad Argentina de  
**BOTÁNICA**



**S Δ B**  
**SOCIEDAD ARGENTINA DE BOTÁNICA**

ISSN 0373-580X Córdoba, Argentina



## BOLETÍN DE LA SOCIEDAD ARGENTINA DE BOTÁNICA

Es el órgano de difusión de la Sociedad Argentina de Botánica encargado de editar trabajos científicos originales, revisiones y reseñas en todas las ramas de la biología vegetal y de los hongos. Se edita un volumen anual con cuatro entregas trimestrales. Los trabajos son sometidos a un sistema de arbitraje antes de ser aceptados. Las instrucciones a los autores pueden consultarse en las siguientes páginas en Internet. Authors instructions can be consulted on the following web pages: <http://www.botanicaargentina.org.ar> y <http://revistas.unc.edu.ar/index.php/BSAB>

El Boletín está incorporado al Nucleo Básico de revistas científicas argentinas y Scielo (Scientific Electronic Library On Line) y es citado en Science Citation Index Expanded, Current Contents (Agriculture, Biology & Environmental Sciences), Scopus, AGRICOLA, Index to American Botanical literature, Periódica, Latindex, Excerpta Botanica, The Kew Record of Taxonomic Literature, CAB (Center for Agriculture and Bioscience International), Biosis Previews, Biological Abstracts.

### Directora

ANA MARÍA GONZALEZ. Inst. de Botánica del Nordeste, Corrientes. [boletinsab@gmail.com](mailto:boletinsab@gmail.com)

### Editores Asociados

GABRIEL BERNARDELLO. Inst. Multidisciplinario de Biología Vegetal, Córdoba, Argentina.

**Briología:** JUAN B. LARRAIN. Pontificia Univ. Católica de Valparaíso, Chile. GUILLERMO SUAREZ. Inst. Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

**Ecología y Conservación:** RAMIRO AGUILAR y MELISA GIORGIS. Inst. Multidisciplinario de Biología Vegetal, Córdoba, Argentina. NATALIA AGUIRRE. Grupo de Investigación en Biodiversidad y Recursos Naturales, Colombia. SILVIA LOMASCOLO. Inst. de Ecología Regional, Tucumán, Argentina. LIA MONTTI. Inst. Investigaciones Marinas y Costeras, Mar del Plata, Argentina. JUAN CARLOS MORENO SAIZ. Univ. Autónoma Madrid, España. KARINA L. SPEZIALE. INIBIOMA, San Carlos de Bariloche, Argentina.

**Etnobotánica:** NORMA I. HILGERT. Inst. de Biología Subtropical, Puerto Iguazú, Misiones, Argentina. MANUEL PARDO DE SANTAYANA. Univ. Autónoma de Madrid, España.

**Ficología:** SYLVIA BONILLA. Facultad de Ciencias, Univ. de la República, Montevideo, Uruguay.

**Fisiología:** FEDERICO MOLLARD. Univ. de Buenos Aires, Argentina.

**Fitoquímica:** MARÍA PAULA ZUNINO. Univ. Nacional de Córdoba, IMBIV, Córdoba, Argentina.

**Genética y Evolución:** PAOLA GAIERO. Fac. de Agronomía, Univ. de la República, Uruguay. VIVIANA SOLIS NEFFA. Inst. de Botánica del Nordeste, Corrientes, Argentina.

**Micología:** LEOPOLDO IANONNE. Univ. de Buenos Aires, Bs. As., Argentina. MARIA VICTORIA VIGNALE. Inst. Biotecnología de Misiones (InBioMis) e Inst. Misionero de Biodiversidad (IMiBio), Misiones Argentina.

**Morfología y Anatomía:** ANA MARÍA GONZALEZ. Inst. de Botánica del Nordeste, Corrientes, Argentina.

**Paleobotánica:** GEORGINA DEL FUEYO. Museo Arg. Cs. Nat. Bernardino Rivadavia, Bs. As., Argentina.

**Palinología:** GONZALO J. MARQUEZ. Univ. Nacional de La Plata, Bs. As., Argentina.

**Plantas Vasculares:** CAROLINA I. CALVIÑO. Univ. Nacional del Comahue, Bariloche, Río Negro, Argentina. FRANCO E. CHIARINI. Inst. Multidisciplinario de Biología Vegetal, Córdoba, Argentina. DIEGO GUTIÉRREZ. Museo Arg. Cs. Nat. Bernardino Rivadavia, CABA, Argentina. OLGA G. MARTINEZ. Univ. Nacional de Salta, Argentina. ROBERTO M. SALAS. Inst. de Botánica del Nordeste, Corrientes, Argentina.

### Secretaría de Edición

ADRIANA PEREZ. Inst. Multidisciplinario de Biología Vegetal, Córdoba.

### Asesores Editoriales

**Anatomía:** NANUZALUIZA DE MENEZES. Univ. Sao Paulo, Sao Paulo, Brasil.

**Biología Reproductiva:** MARCELO AIZEN. Univ. Nacional del Comahue, Bariloche, Río Negro.

**Briología:** DENISE PINHEIRO DA COSTA. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.

**Ecología:** MARCELO CABIDO. Inst. Multidisciplinario de Biología Vegetal, Córdoba.

**Etnobotánica:** PASTOR ARENAS. CEFYBO, Univ. de Buenos Aires.

**Ficología:** LEZILDA CARVALHO TORGAN. Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.

**Genética y Evolución:** LIDIA POGGIO. Univ. de Buenos Aires.

**Micología:** MARIO RAJCHENBERG. Centro de Inv. y Extensión Forestal Andino Patagónico, Esquel, Chubut.

**Paleobotánica y Palinología:** MARTA MORBELLI. Univ. Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires.

**Plantas Vasculares:** CECILIA EZCURRA. Univ. Nacional del Comahue, Bariloche, Río Negro. JEFFERSON PRADO. Inst. de Bot., San Pablo, Brasil. FERNANDO ZULOAGA. Inst. Bot. Darwinion, San Isidro, Buenos Aires.

**Sistemática Filogenética:** PABLO GOLOBOFF. Fundación Miguel Lillo, Tucumán.

El Boletín es propiedad de la Sociedad Argentina de Botánica. Domicilio legal: Av. Angel Gallardo 470 CABA.

© Sociedad Argentina de Botánica. Córdoba. Inst. Multidisciplinario de Biología Vegetal, Av. Vélez Sarsfield 299, 5000 Córdoba, Argentina.

Queda hecho el depósito que establece la ley 11.723. Inscripción en el Registro de la Propiedad Intelectual: en trámite.

Fecha de Distribución: 31 de Marzo de 2022.

# ÍNDICE

## MICOLOGÍA - MYCOLOGY

COTTET, A. C. & M. I. MESSUTI

- Nuevo registro de micorriza arbuscular en *Asterella chilensis* (Aytoniaceae, Marchantiophyta), Patagonia, Argentina. .... 3-7
- New record of arbuscular mycorrhiza in *Asterella chilensis* (Aytoniaceae, Marchantiophyta), Patagonia, Argentina

## ANATOMÍA Y MORFOLOGÍA VEGETAL - ANATOMY AND PLANT MORPHOLOGY

DI DIO, I., L. B. STIEFKENS & M. L. LAS PEÑAS

- Análisis de variables morfo-anatómicas en *Tephrocactus* (Cactaceae), su correlación con niveles de ploidía y mapeos en su filogenia. .... 9-24
- Analyses of morpho-anatomic variables in *Tephrocactus* (Cactaceae): correlation with ploidy levels and mapping in its phylogeny

NERANZI, F., S. NAÓN, J. OCHOA, T. ICHASO, B. GUENULEO, S. TORREGO, S. STEFE, E. MONCUNILL, E. MARTÍNEZ & J. PUNTIERI.

- Crecimiento primario de *Ugni molinae* (Myrtaceae) en Argentina: producción de hojas, flores y frutos en dos poblaciones experimentales. .... 25-38
- Primary growth of *Ugni molinae* (Myrtaceae) in Argentina: leaf, flower and fruit productions in two experimental populations

## GENÉTICA Y EVOLUCIÓN - GENETICS AND EVOLUTION

NASCIMENTO, T., R. S. GONÇALVES, M. BÁEZ, G. SEIJO AND M. GUERRA

- Molecular cytogenetics reveals an uncommon structural and numerical chromosomal heteromorphism in *Zephyranthes brachyandra* (Amaryllidaceae). .. 39-49
- La citogenética molecular revela un heteromorfismo cromosómico numérico y estructural poco común en *Zephyranthes brachyandra* (Amaryllidaceae)

## ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN - ECOLOGY AND CONSERVATION

ONTIVERO, M., E. MARTÍNEZ CARRETERO & L. PERUCCA

- Clasificación de humedales de montaña (Vegas) en los Andes Centrales de Argentina. .... 51-63
- Classification of mountain wetlands (Vegas) in the Central Andes, Argentina

CINGOLANI, A. M., MELISA A. GIORGIS, LAURA E. HOYOS & MARCELO CABIDO

- La vegetación de las montañas de Córdoba (Argentina) a comienzos del siglo XXI: un mapa base para el ordenamiento territorial. .... 65-100
- The vegetation of the Córdoba mountains (Argentina) at the beginning of the XXI century: a base map for land use planning

## **SISTEMÁTICA DE PLANTAS VASCULARES - SYSTEMATICS OF VASCULAR PLANTS**

URRUTIA-ESTRADA, J. & M. ROMERO-MIERES  
Macrófitas de la cuenca del río Elqui, zona semiárida de Chile. .... 101-116  
Macrophytes of the Elqui river basin, semiarid zone of Chile

PEDRERO, E., M. M. TORALES & G. SAIGO  
Inventario florístico de la Reserva Hídrica Natural “Río Carcarañá” en la comuna de Pueblo Andino (Santa Fe, Argentina). .... 117-130  
Floristic inventory of the Natural Water Reserve “Río Carcarañá” in the municipality of Pueblo Andino (Santa Fe, Argentina)

## **ETNOBOTÁNICA - ETHNOBOTANY**

PETRUCCI, N., M. E. ACOSTA, D. A. LAMBARÉ, M. L. POCHETTINO Y N. I. HILGERT  
La relación del turismo gastronómico y la agrodiversidad en Humahuaca (Jujuy, Argentina): una visión desde la etnobotánica. .... 131-151  
The relationship between gastronomic tourism and agrodiversity in Humahuaca (Jujuy, Argentina): an ethnobotanical perspective

ALCARAZ, É., D. NITIU & A. MALLO  
Caracterización de fibras vegetales en papeles usados en restauración: Abacá y Papel Japón. .... 153-165  
Characterization of vegetable fibers in papers used in restoration: Abacá and Japanese paper



# NUEVO REGISTRO DE MICORRIZA ARBUSCULAR EN *ASTERELLA CHILENSIS* (AYTONIACEAE, MARCHANTIOPHYTA), PATAGONIA, ARGENTINA

NEW RECORD OF ARBUSCULAR MYCORRHIZA IN *ASTERELLA CHILENSIS*  
(AYTONIACEAE, MARCHANTIOPHYTA), PATAGONIA, ARGENTINA

Agustina Celeste Cottet<sup>ID\*</sup> & María Inés Messuti<sup>ID</sup>

Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA); Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Universidad Nacional del Comahue (UNComahue), Quintral 1250, San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina.

\*agustina.c.cottet@gmail.com

## Citar este artículo

COTTET, A. C. & M. I. MESSUTI. 2022. Nuevo registro de micorriza arbuscular en *Asterella chilensis* (Aytoniaceae, Marchantiophyta), Patagonia, Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 3-7.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n1.35364>

## SUMMARY

**Background and aims:** The associations that are established between arbuscular mycorrhizae (AM) and bryophytes (Anthocerotophyta, Bryophyta and Marchantiophyta) play an important role in the development of this group of plants. In particular, the relationship between AM and Marchantiophyta has been studied previously in different species and regions of the world and, among other things, it is mentioned that colonization by fungi can differ in abundance and occurrence even in species of the same genus. The objective of this study is to present and characterize for the first time the colonization of AM in *Asterella chilensis* (Aytoniaceae).

**M&M:** The examined material comes from collections made in steppe environments of Patagonia, Argentina. The plants were conditioned, stained and analyzed according to specific techniques for bryophytes.

**Results:** The mycorrhizal association in *A. chilensis* is described for the first time. A brief description and photographs of the characteristic structures of the AM are presented. The colonization percentage ranges from 35 to 38% and the AM corresponds to the *Paris* type, characterized by the presence of aseptate hyphae forming intracellular arbusculate coils.

**Conclusions:** The association between AM and a liverwort *A. chilensis*, described here, provides information of this type of associations in taxa and in harsh and little known environments.

## KEY WORDS

Fungal association, liverworts, *Paris* type.

## RESUMEN

**Introducción y Objetivos:** Las asociaciones que se establecen entre micorrizas arbusculares (MA) y briofitas (Anthocerotophyta, Bryophyta y Marchantiophyta) juegan un papel importante en el desarrollo de este grupo de plantas. En particular, la relación entre MA y Marchantiophyta ha sido estudiada previamente en diferentes especies y regiones del mundo y, entre otras cosas, se menciona que la colonización por hongos puede diferir en abundancia y ocurrencia incluso en especies del mismo género. El objetivo de este estudio es presentar y caracterizar por primera vez la colonización de MA en *Asterella chilensis* (Aytoniaceae).

**M&M:** El material examinado proviene de colecciones realizadas en ambientes de estepa de la Patagonia argentina. Las plantas fueron acondicionadas, teñidas y analizadas de acuerdo con técnicas específicas para briofitas.

**Resultados:** Se describe por primera vez la asociación micorrícica en *A. chilensis*. Se presenta una breve descripción e ilustración de la planta y se comentan las estructuras características de las MA. El porcentaje de colonización osciló entre el 35 y el 38% y la MA corresponde al tipo *Paris*, caracterizado por la presencia de hifas aseptadas que forman espirales arbusculadas intracelulares.

**Conclusiones:** La asociación entre MA y una hepática, *A. chilensis*, descrita aquí, contribuye a brindar información sobre registros de este tipo de asociación en taxones y ambientes aún inexplorados.

## PALABRAS CLAVE

Asociación fúngica, hepática, tipo *Paris*.

Recibido: 28 Oct 2021  
Aceptado: 11 Feb 2022  
Publicado impreso: 31 Mar 2022  
Editora: María Victoria Vignale<sup>ID</sup>

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

## INTRODUCCIÓN

Las asociaciones que se establecen entre micorrizas arbusculares (MA) y briofitas (Anthocerotophyta, Bryophyta y Marchantiophyta) juegan un rol importante en el desarrollo de este grupo de plantas (Delaux & Schornack, 2021). Entre ellas podemos mencionar el establecerse en ambientes con ciertas condiciones desfavorables para su desarrollo, como lo son suelos pobres en materia orgánica, temperaturas extremas y presencia de patógenos (Liepina, 2012; Nelson & Shaw, 2019). En particular, la relación entre MA y Marchantiophyta (hepáticas) ha sido estudiada con anterioridad en distintas especies y regiones del mundo (Ligrone *et al.*, 2007; Cottet & Messuti, 2019) y, entre otras cosas, se menciona que la colonización por hongos puede diferir en abundancia y ocurrencia incluso en especies del mismo género.

De las 75 especies distribuidas en todo el mundo incluidas en el género *Asterella* (Söderström *et al.*, 2016), únicamente cinco han sido estudiadas en relación a la presencia de micorrizas arbusculares por Ligrone *et al.* (2007). Estos autores, con base en el análisis de especímenes de *A. bachmanii* (Steph.) S.W. Arnell provenientes del sur de África, *A. muscicola* (Steph.) S.W. Arnell de Lesoto, *A. wilmsii* (Steph.) S.W. Arnell del sur de África y *A. tenera* (Mitt.) R.M. Schust. y *A. australis* (Hook.f. & Taylor) Verd. de Nueva Zelanda, reportaron la asociación entre estas especies y MA. En particular, en la especie *A. chilensis* (Nees & Mont.) A. Evans no ha sido observada hasta el momento, por ello el objetivo principal de este trabajo es dar a conocer y caracterizar por primera vez la colonización de MA en esta especie de hepática.

## MATERIALES Y MÉTODOS

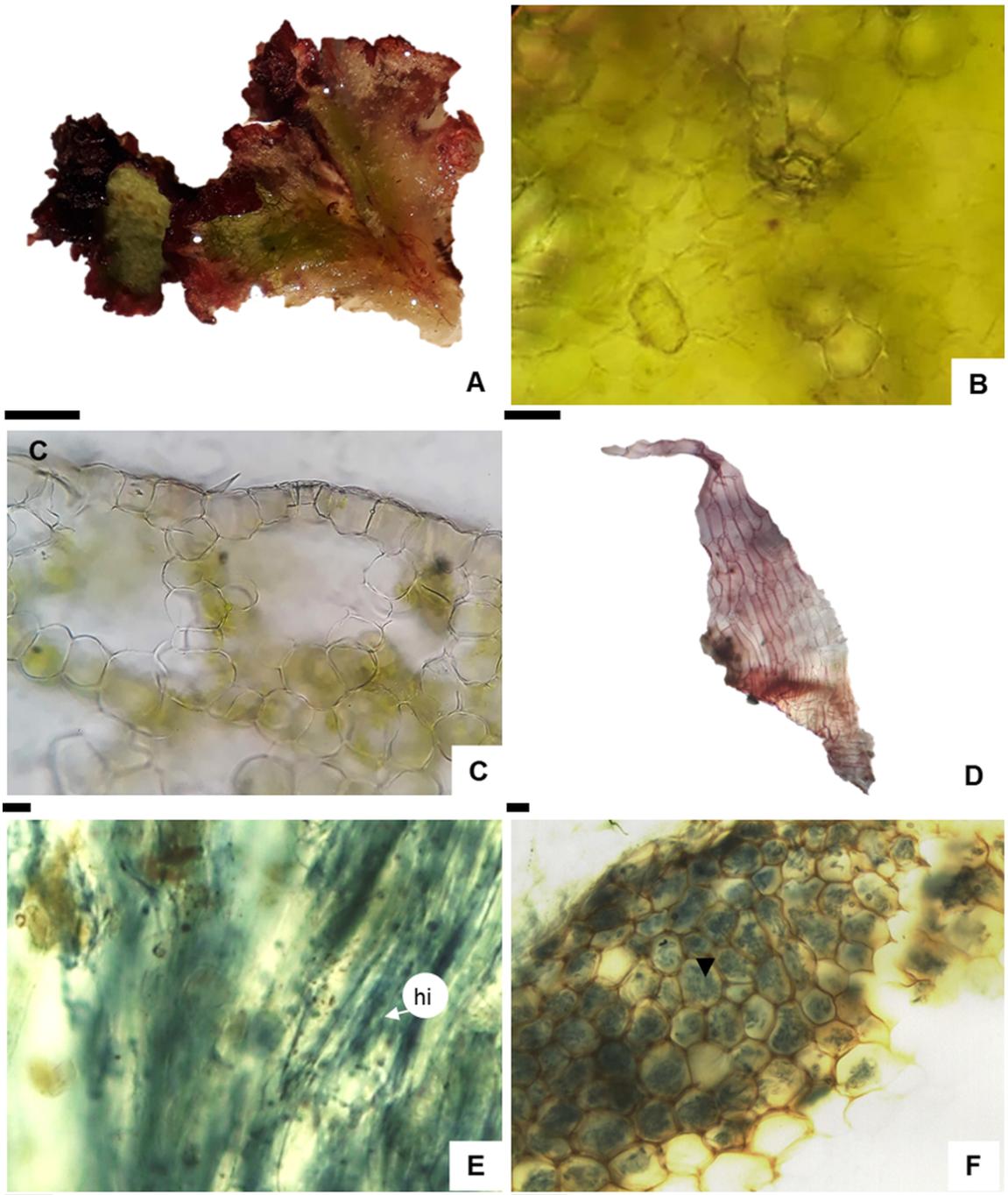
Los especímenes de *A. chilensis* fueron coleccionados en Patagonia en sitios luminosos dominados por gramíneas ubicados tanto en la Provincia de Neuquén (Caviahue) como en la Provincia de Río Negro (Arroyo del Medio). Los especímenes fueron acondicionados utilizando técnicas tradicionales para el estudio de plantas briofitas (Frahm, 2003), y posteriormente depositados en el herbario BCRU.

Para observar la colonización por parte de MA, los gametofitos fueron lavados con agua corriente y preservados en etanol al 70% durante 24 horas a temperatura ambiente; luego se colocaron en cajas de Petri a 50 °C sobre un agitador magnético de calentamiento hasta la evaporación total del líquido. A continuación, fueron clarificados en hidróxido de potasio al 1% durante 20 minutos a 80 °C; acidificados con ácido clorhídrico al 1% durante 10 minutos a 50 °C y teñidos con azul de tripán al 0,05 % durante 20 minutos a 60 °C (Cottet *et al.*, 2018; Cottet & Messuti, 2019). El porcentaje de colonización por MA se estimó utilizando la presencia o ausencia de las estructuras características de estos hongos con un aumento de 400× en el talo completo. El número promedio de campos observados por talo fue de 300. El tipo de colonización se determinó utilizando los criterios de Dickson (2004), quien basó la clasificación en la presencia de hifas inter e intracelulares, arbusculos, enrollamientos hifales y enrollamientos hifales arbusculados. Además, para determinar qué parte del talo estaba asociada con hifas, se realizaron cortes transversales tanto en las porciones distales como proximales de la planta.

## RESULTADOS

Los especímenes examinados de *A. chilensis* fueron encontrados agrupados formando pequeños céspedes. Gametofito taloso, verde claro, la superficie ventral y el borde es purpúreo. Superficie dorsal algo cóncava, y con la línea media más oscura, de 0,5 a 1,5 mm de largo, 1,5 a 4 mm de ancho y 0,36 a 0,5 de alto en la porción de mayor grosor. Bordes sinuados crenados. Ramificaciones dicotómicas e innovaciones apicales y ventrales laterales (Fig. 1A). Células epidérmicas de paredes delgadas. Poros poco elevados rodeados por 6 a 7 series de 2 o 3 células de paredes delgadas (Fig. 1B-C). Tejido fotosintético formado por 2 a 3 cámaras superpuestas o 1 a 4 en las alas, sin subdivisiones. Tejido fundamental constituido por 10 a 12 capas de células superpuestas de paredes delgadas. Escamas ventrales purpúreas, lunadas con uno o dos apéndices lanceolados o subulados (Fig. 1D)

La colonización de las MA se evidenció por la presencia de estructuras fúngicas características. Se observaron hifas aseptadas, principalmente en la porción media del talo, tanto en la superficie



**Fig. 1.** *Asterella chilensis*. **A.** aspecto general del talo; **B.** vista dorsal de poro epidérmico; **C.** corte transversal de poro epidérmico; **D.** escama ventral; **E.** colonización de hifas aseptadas internas (hi) de hongos micorrícicos; **F.** vista paradermal del talo colonizado por hongos micorrícicos arbusculares (punta de flecha). Escalas= A: 5 mm; B-C, F: 50 µm; D: 100 µm; E: 10 µm.

como en su porción interna. Los talos estudiados presentaron colonización de MA variable oscilando entre un 35-38%. Se observaron hifas superficiales o externas cercanas a los rizoides, 6  $\mu\text{m}$  de diámetro; hifas intracelulares, 5  $\mu\text{m}$  de diámetro (Fig. 1E); enrollamientos hifales arbusculados intracelulares y abundantes en la porción media ventral del talo, 30-40  $\mu\text{m}$  de diámetro (Fig. 1F). La colonización corresponde al denominado tipo morfológico *Paris*. Además, la misma fue encontrada únicamente en la porción media ventral del talo.

*Material examinado.* ARGENTINA. Prov. Neuquén, Caviahue-Copahue, inicio de sendero Hito Volcán Copahue, sobre suelo. 06.I.2019, A. C. Cottet 597, 599 (BCRU); Prov. Río Negro, San Carlos de Bariloche, Arroyo del Medio, sobre suelo 09.XI.2016, Cottet 146, 149 (BCRU).

## DISCUSIÓN

Tradicionalmente las MA han sido incluidas en el filo Glomeromycota (Schubler *et al.*, 2001). No obstante, en la última propuesta de clasificación filogenética (Spatafora *et al.*, 2016) las MA fueron transferidas al nivel taxonómico de subfilo junto con Mortierellomycotina y Mucoromycotina dentro del filo Mucoromycota. Con base en esta clasificación, entonces, existen representantes fúngicos capaces de formar asociaciones micorrícicas con plantas no vasculares tanto en Glomeromycotina como en Mucoromycotina. Los representantes del subfilo Glomeromycotina se caracterizan por presentar hifas intracelulares principales de 4-8  $\mu\text{m}$  de diámetro, hifas de arbusculos con un rango entre 1-3  $\mu\text{m}$  y por formar vesículas. Mientras que los de Mucoromycotina, presentan hifas intracelulares principales de 3-4  $\mu\text{m}$  de diámetro, hifas de arbusculos con un rango entre 0,5-1  $\mu\text{m}$  de diámetro y no forman vesículas (Field *et al.*, 2016).

Teniendo en cuenta las diferencias morfológicas entre Glomeromycotina y Mucoromycotina, los hongos encontrados en *A. chilensis* se incluyen dentro del subfilo Glomeromycotina. Los especímenes estudiados presentan todas las características típicas del tipo morfológico de colonización *Paris*, presencia de hifas aseptadas formando enrollamientos arbusculados. Estos resultados coinciden con lo mencionado por Smith

& Smith (1997), quienes concluyeron que este tipo de colonización es el que predomina en las briofitas. La principal diferencia entre los tipos morfológicos de colonización *Arum* y *Paris*, es que las hifas en el primer caso son intercelulares y los arbusculos son intracelulares. Mientras que, en la colonización tipo *Paris* tanto las hifas como los arbusculos, de los enrollamientos hifales, son intracelulares.

En los últimos años el estudio de esta simbiosis entre plantas y hongos se ha concentrado en aspectos moleculares y experimentales relacionados con la identidad y fisiología del hongo (Öpik *et al.*, 2010; Martín, 2016; Carrillo-Saucedo & Gavito, 2020). Sin embargo, aún es necesario registrar y describir este tipo de asociación para numerosas especies de briofitas y los diferentes tipos ambientes en las que estas se desarrollan. La información brindada a partir de este tipo de estudios descriptivos puede contribuir no solo a la comprensión integral de la interacción que ocurre entre los organismos involucrados, sino también proporcionar nuevos registros sobre la relación entre briofitas y hongos.

## CONTRIBUCIÓN DE AUTORES

ACC coleccionó el material examinado. ACC y MIM realizaron la investigación y preparación del manuscrito.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el CONICET y la UNComahue.

## BIBLIOGRAFÍA

- CARRILLO-SAUCEDO, S. M. & M. E. GAVITO. 2020. Resilience of soil aggregation and exocellular enzymatic functions associated with arbuscular mycorrhizal fungal communities along a successional gradient in a tropical dry forest. *Mycorrhiza* 30: 109-120. <https://doi.org/10.1007/s00572-019-00928-9>
- COTTET, A. C & M. I. MESSUTI. 2019. New evidence about the interactions between liverworts in the genus *Symphogyna* (Pallaviciniaceae) and arbuscular mycorrhizal fungi. *Symbiosis* 79: 117-121. <https://doi.org/10.1007/s13199-019-00634-2>

## A. C. Cottet y M. I. Messuti - Micorriza arbuscular en *Asterella chilensis*

- COTTET, A. C., J. M. SCERVINO & M. I. MESSUTI. 2018. An improved staining protocol for the assessment of arbuscular mycorrhizal in bryophytes. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 53: 201-206.  
<https://doi.org/10.31055/1851.2372.v53.n2.20577>
- DICKSON, S. 2004. The *Arum-Paris* continuum of mycorrhizal symbioses. *New Phytol.* 163: 187-200.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01095.x>
- FIELD, K. J., W. R. RIMINGTON, M. I. BIDARTONDO, K. ALLISON, D. J. BEERLING, D. D. CAMERON, J. G. DUCKETT, J. R. LEAKE & S. PRESSEL. 2016. Functional analysis of liverworts in dual symbiosis with Glomeromycota and Mucoromycotina fungi under a simulated Palaeozoic CO<sub>2</sub> decline. *ISME Journal* 10: 1514-1526. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.204>
- DELAUX, P. M. & S. SCHORNACK. 2021. Plant evolution driven by interactions with symbiotic and pathogenic microbes. *Science* 371: eaba6605.  
<https://doi.org/10.1126/science.aba6605>
- FRAHM, J. P. 2003. Manual of tropical bryology. *Trop. Bryol.* 23: 1-200.  
<https://doi.org/10.11646/bde.23.1.1>
- LIEPINA, L. 2012. Occurrence of fungal structures in bryophytes of the boreo-nemoral zone. *Env. Exp. Biol.* 10: 35-40.
- LIGRONE R., A. CARAFA, E. LUMINI, V. BIANCIOTTO, P. BONFANTE & J. G. DUCKETT. 2007. Glomeromycotean associations in liverworts: a molecular, cellular, and taxonomic. *Am J. Bot.* 94:1756-1777.  
<https://doi.org/10.3732/ajb.94.11.1756>
- MARTIN, F. 2016. *Molecular Mycorrhizal Symbiosis*. John Wiley & Sons, Inc. New Jersey.  
<https://doi.org/10.1002/9781118951446>
- NELSON, J. & A. J. SHAW. 2019. Exploring the natural microbiome of the model liverwort: fungal endophyte diversity in *Marchantia polymorpha* L. *Symbiosis* 78: 45-59.
- ÖPIK, M., A. VANATOA, E. VANATOA, M. MOORA, J. DAVISON, J. M. KALWIJ, U. REIER & M. ZOBEL. 2010. The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *New Phytol.* 188: 223-241.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03334.x>
- SCHUBLER A., SCHWARZOTT D. & WALKER C. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol. Res.* 105: 1413-1421.
- SMITH, F. A. & S. E. SMITH. 1997. Tansley Review N° 96. Structural diversity in (vesicular)-arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytol.* 137: 373-388.  
<https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00848.x>
- SÖDERSTRÖM, L., A. HAGBORG, M. VON KONRAT, S. BARTHOLOMEW-BEGAN, D. BELL, L. BRISCOE, E. BROWN, D. C. CARGILL, D. P. COSTA, B. J. CRANDALL-STOTLER, E. D. COOPER, G. DAUPHIN, J. J. ENGEL, K. FELDBERG, D. GLENNY, S. R. GRADSTEIN, X. HE, J. HEINRICHS, J. HENTSCHEL, A. L. ILKIU-BORGES, T. KATAGIRI, N. A. KONSTANTINOVA, J. LARRAÍN, D. G. LONG, M. NEBEL, T. PÓCS, F. PUCHE, E. REINER-DREHWALD, M. A. RENNER, A. SASS-GYARMATI, A. SCHÄFER-VERWIMP, J. S. MORAGUES, R. E. STOTLER, P. SUKKHARAK, B. M. THIERS, J. URIBE, J. VÁÑA, J. C. VILLARREAL, M. WIGGINTON, L. ZHANG & R. ZHU. 2016. World Checklist of Hornworts and Liverworts. *PhytoKeys* 59: 1-828.  
<http://dx.doi.org/10.3897/phytokeys.59.6261>
- SPATAFORA, J. W., Y. CHANG, G. L. BENNY, K. LAZARUS, M. E. SMITH, M. L. BERBEE, G. BONITO, N. CORRADI, I. GRIGORIEV, A. GRYGANSKYI, T. Y. JAMES, K. O'DONNELL, R. W. ROBERSON, T. N. TAYLOR, J. UEHLING, R. VILGALYS, M. M. WHITE & J. E. STAJICH. 2016. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia* 108: 1028-1046.  
<https://doi.org/10.3852/16-042>





# ANÁLISIS DE VARIABLES MORFO-ANATÓMICAS EN *TEPHROCACTUS* (CACTACEAE), SU CORRELACIÓN CON NIVELES DE PLOIDÍA Y MAPEOS EN SU FILOGENIA

## ANALYSES OF MORPHO-ANATOMIC VARIABLES IN *TEPHROCACTUS* (CACTACEAE): CORRELATION WITH PLOIDY LEVELS AND MAPPING IN ITS PHYLOGENY

Ivana Di Dio<sup>1</sup>, Laura B. Stiefkens<sup>1,2</sup> & M. Laura Las Peñas<sup>1,3\*</sup>

1. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV, UNC-CONICET), Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina
2. Cátedra de Morfología Vegetal, Fac. Cs. Exactas, Físicas y Nat., UNC.
3. Cátedra de Genética, Fac. Cs. Exactas, Físicas y Nat., UNC.

\*lauralaspensas@unc.edu.ar

### Citar este artículo

DI DIO, I., L. B. STIEFKENS & M. L. LAS PEÑAS. 2022. Análisis de variables morfo-anatómicas en *Tephrocactus* (Cactaceae), su correlación con niveles de ploidía y mapeos en su filogenia. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 9-24.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n1.34773>

Recibido: 11 Sep 2021  
Aceptado: 4 Dic 2021  
Publicado en línea: 20 Feb 2022  
Publicado impreso: 31 Mar 2022  
Editora: Ana María González

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

### SUMMARY

**Background and aims:** *Tephrocactus* is a genus of Cactaceae belonging to the Opuntioideae subfamily, with most of its species endemic to Argentina. It comprises bushes with lax branches formed by globose joints, which are often fragile and detach generating new plants. Clonal reproduction is associated with the occurrence of high ploidy levels in the genus. The aim of this work was to compare morpho-anatomical traits of the epidermis and underlying tissues of *Tephrocactus* taxa with different ploidy levels ( $2n = 22, 44, 77, 88, 242$  and  $319$ ) and to evaluate them in a phylogenetic context.

**M&M:** The epidermis and underlying tissues of specimens were studied by means of classical histological techniques. The morpho-anatomical variables were statistically compared and mapped on the phylogeny of the genus.

**Results:** The stomatal frequency, the frequency of ordinary epidermal cells, the stomatal index, and the stomata length were determined and the underlying tissues (hypodermis) were analyzed with special reference to the shape, frequency and arrangement of druses. All the variables studied showed statistically significant differences among taxa. A positive relationship was found between ploidy levels and size of all types of epidermal cells and druses.

**Conclusions:** The common ancestor of the group would have small stomata, an intermediate frequency of ordinary epidermal cells, and druses in their hypodermis. The characteristics of the epidermis and underlying tissues correlate with the level of ploidy in the *Tephrocactus* taxa studied.

### KEY WORDS

Cactaceae, morpho-anatomy, mapping morpho-anatomy, ploidy level, *Tephrocactus*.

### RESUMEN

**Introducción y objetivos:** *Tephrocactus* es un género de Cactaceae perteneciente a la subfamilia Opuntioideae, con la mayoría de las especies endémicas de Argentina. Comprende matas con ramas laxas, formadas por artejos globosos, que muchas veces se desprenden fácilmente y generan nuevas plantas. La reproducción clonal está asociada a la ocurrencia de altos niveles de ploidía en el género. El objetivo de este trabajo fue comparar caracteres morfo-anatómicos de la epidermis y tejidos subyacentes de taxones de *Tephrocactus* con distintos niveles de ploidía ( $2n = 22, 44, 77, 88, 242$  y  $319$ ) y evaluar dichos caracteres en un contexto filogenético.

**M&M:** Se estudiaron la epidermis y tejidos subyacentes de taxones de *Tephrocactus* mediante el uso de técnicas histológicas clásicas. Se compararon estadísticamente las variables morfo-anatómicas y se mapearon en la filogenia del género.

**Resultados:** Se determinaron la frecuencia estomática, la frecuencia de células epidérmicas propiamente dichas, el índice estomático, la longitud de los estomas y se analizaron los tejidos subyacentes con especial referencia a la forma, frecuencia y disposición de drusas. Todas las variables estudiadas mostraron diferencias estadísticamente significativas entre los taxones. Se observó una relación positiva entre niveles de ploidía y tamaño de todos los tipos de células epidérmicas y de las drusas.

**Conclusiones:** El ancestro común del grupo tendría estomas pequeños, una frecuencia de células epidérmicas propiamente dichas intermedia y drusas en su hipodermis. Las características de la epidermis y tejidos subyacentes se correlacionan con el nivel de ploidía en los taxones de *Tephrocactus* estudiados.

### PALABRAS CLAVE

Cactaceae, mapeos morfo-anatómicos, morfo-anatomía, niveles de ploidía, *Tephrocactus*.

## INTRODUCCIÓN

La familia Cactaceae Juss. incluye cerca de 1400 especies distribuidas desde Canadá hasta la Patagonia, siendo México el mayor centro de diversificación (Bravo-Hollis & Scheinvar, 1999; Mandujano *et al.*, 2002; Hunt *et al.*, 2006). Los cactus han evolucionado para hacer frente a condiciones ambientales que otras plantas no podrían soportar; normalmente están sujetos, en algún momento de su desarrollo, a estrés por sequía y/o temperaturas extremas. Su estrategia de supervivencia radica en una serie de características morfológicas y en la fotosíntesis de tipo CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas; Anderson, 2001; Herrera Martínez *et al.*, 2015).

La familia es monofilética e incluye cuatro subfamilias: Cactoideae Eaton., Maihuenioideae Fearn, Opuntioideae Burnett y Pereskioideae Engelm. (Anderson, 2001; Hernández-Hernández *et al.*, 2011). Opuntioideae, al contrario de Cactoideae, ha recibido relativamente poca atención por parte de especialistas y aficionados. Esto tal vez sea debido a su falta de atractivo como ornamentales y a sus molestos gloquidios (espinas foliares delgadas y poco visibles que se desprenden fácilmente de la planta) (Kiesling, 1984; Ritz *et al.*, 2012). Solo dentro del género *Opuntia*, la especie *O. ficus-indica*, se cultiva en todo el mundo por sus frutos y para forraje (Nobel, 2002).

Dentro de la subfamilia Opuntioideae, el género *Tephrocactus* Lem. comprende plantas con ramas laxas, formadas por varios artejos superpuestos, de forma globosa hasta cilíndrica, muchas veces con las articulaciones frágiles. Las areolas están en criptas, con fascículos de gloquidios rojizos o blanquecinos, además de las espinas (Kiesling, 1984). Se distribuyen principalmente en la Argentina, en las provincias de Salta, Catamarca, oeste de Tucumán, La Rioja, Santiago del Estero, Córdoba, San Juan, San Luis y Mendoza. Estas plantas crecen en laderas más o menos suaves o en llanuras pedregosas o arenosas muy secas, entre los 500 y 2500 m s.n.m. (Kiesling, 1984; Anderson, 2001). El número de especies incluidas en el género, varía según los autores de siete a 12 (Kiesling, 1984; Hunt *et al.*, 2006; Ritz *et al.*, 2012). Recientemente, Las Peñas *et al.* (2019), publicó una filogenia, usando marcadores moleculares y morfológicos, donde concluyeron que el género estaría formado por 12

especies *T. alexanderi* (Britton & Rose) Backeb., *T. aoracanthus* (Lem.) Lem., *T. articulatus* (Pfeiff.) Backeb., *T. bonnieae* (D.J.Ferguson & R. Kiesling) Stuppy, *T. geometricus* (A. Cast.) Backeb., *T. halophilus* (Speg.) Backeb., *T. molinensis* (Speg.) Backeb., *T. nigrispinus* (K.Schum.) Backeb., *T. paediophilus* (A.Cast.) F.Ritter, *T. recurvatus* (Gilmer & Thomas) Hunt & Ritz, *T. verschaffeltii* (F.A.C.Weber) Hunt & Ritz y *T. weberi* (Speg.) Backeb.

Con respecto a las características morfo-anatómicas de la epidermis de *Tephrocactus*, solo se conocen descripciones de su aspecto a simple vista o bajo lupa binocular. La misma se describe opaca y rugosa, de color grisáceo verdosa (el nombre genérico deriva de la palabra griega: tephra, “ceniza”, refiriéndose al color de la planta, Kiesling, 1984). Además, en los ejemplares secos puede advertirse el fácil desprendimiento de una capa de cera (Kiesling, 1984). El conocimiento de la estructura del aparato estomático, la cutícula, la epidermis y los estratos subepidérmicos poseen, no sólo importancia taxonómica, sino que además revelan, el grado de especialización alcanzado por estas plantas, en su adaptación al ambiente árido o semiárido en que se desarrollan (Di Fulvio, 1976, Gibson & Nobel, 1986). Sin embargo, no existen antecedentes de estudios de la epidermis y tejidos subyacentes en *Tephrocactus*. Tampoco hay reportes de parámetros como frecuencia estomática, frecuencia de células epidérmicas propiamente dichas e índice estomático para estas especies. Por otro lado, una gran variedad de cactus, particularmente los de la subfamilia Opuntioideae, se reproducen asexualmente de manera habitual al deshacerse de las articulaciones del tallo que producen raíces adventicias y forman nuevos individuos (Anderson, 2001).

En ambientes extremos la replicación agámica resulta ser muy útil y exitosa, ya que los nuevos individuos poseen estructuras maduras tanto desde el punto de vista fisiológico como morfológico, además de zonas meristemáticas activas (areolas) que permiten la emisión de raíces adventicias (Almirón & Martínez Carretero, 2013). La reproducción clonal está asociada con la incidencia de poliploidía en plantas con flores (Baldwin & Husband, 2013). El número básico aceptado para la familia Cactaceae es  $x = 11$ , siendo la principal variación existente la poliploidía (Pinkava, 2002;

## Ivana Di Dio *et al.* - Morfo-anatomía en *Tephrocactus* y su correlación con niveles de ploidía

Las Peñas *et al.*, 2017; 2019). Los estudios citológicos han demostrado que los poliploides son comunes en la subfamilia Opuntioideae (Pinkava, 2002; Las Peñas *et al.*, 2017; 2019) con los niveles más altos en los miembros sudamericanos (incluyendo *Tephrocactus*; Pinkava *et al.*, 1985, Las Peñas *et al.*, 2019). A pesar de su ocurrencia generalizada, el efecto directo de la poliploidía en el éxito evolutivo de una especie aún es en gran parte desconocido (Madlung, 2013). Las Peñas *et al.* (2019) observaron una gran variabilidad de los niveles de ploidía en el género *Tephrocactus* con  $2n = 22, 44, 77, 88, 242, 319$ . Durante mucho tiempo, los poliploides se han estudiado por sus diferencias morfológicas, fisiológicas y de desarrollo para encontrar evidencias que pudieran explicar las observaciones de mayor resistencia al estrés (Madlung, 2013). Por ejemplo, Melaragno *et al.* (1993), reportan un mayor tamaño de las células epidérmicas y los estomas en poliploides de *Arabidopsis* (Brassicaceae). Además, la frecuencia estomática y la longitud de las células oclusivas se han usado a menudo como marcadores morfológicos para identificar los niveles de ploidía en muchas especies de plantas, por ejemplo, en *Dactylis* (Poaceae, Santen & Casler, 1986), *Bromus inermis* (Poaceae, Tan & Dunn, 1973) y *Acacia mearnsii* (Fabaceae, Beck *et al.*, 2003). Sin embargo, no se conocen antecedentes de comparaciones de este tipo en Cactáceas.

El objetivo de este estudio es relacionar las características morfo-anatómicas con los niveles de ploidía en el género *Tephrocactus*, mapear las características morfo-anatómicas de la epidermis y tejidos subyacentes en la filogenia del género y reconstruir los estados ancestrales a fin de comprender la historia evolutiva de las características anatómicas del grupo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Área de estudio y material vegetal*

Todas las plantas utilizadas en este estudio se encuentran cultivadas en el cactario del Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, UNC y los ejemplares se encuentran depositados en el Museo Botánico de Córdoba (CORD), Argentina. Se seleccionaron ejemplares de 15 taxones del

género, además de cuatro especies estudiadas como grupo externo, para el análisis del mapeo de caracteres. Los datos de colección se muestran en la Tabla 1.

### *Anatomía de la epidermis y tejidos subyacentes de tallo*

Para la observación de la anatomía se hicieron cortes transversales y longitudinales a mano alzada (datos en Tabla 2). Para la observación superficial de la epidermis se realizó la técnica de raspado (D'Ambrogio de Argüeso, 1986). El material se tiñó con azul astral en solución acuosa al 0,5% por cinco minutos y luego de enjuagar con agua, se realizó el montaje semi-permanente con glicerina acuosa al 50%. Las observaciones se hicieron bajo microscopio óptico Olympus BX61 y los preparados fueron fotografiados con la cámara acoplada Olympus DP71, procesados con el software de adquisición Olympus DP controller. El procedimiento se realizó en al menos un individuo de cada taxón, y en cada caso, se fotografiaron cinco campos de cada muestra (pseudoréplicas).

Para clasificar los estomas, se siguieron las propuestas de Dilcher (1974) y Prabhakar (2004). Para el análisis cuantitativo, se determinaron las siguientes variables epidérmicas: frecuencia estomática (número de estomas por  $\text{mm}^2$ ), frecuencia de células epidérmicas propiamente dichas (número de células por  $\text{mm}^2$ ), y tamaño de los estomas (longitud de las células oclusivas,  $\mu\text{m}$ ). Estos parámetros se obtuvieron utilizando el software libre ImageJ (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>), y con ellos se calculó el índice estomático (I.E.) según la fórmula de Stace (1965),  $\text{I.E.} = (\text{frecuencia de estomas} / \text{frecuencia de estomas} + \text{frecuencia de células epidérmicas propiamente dichas}) \times 100$ . Por último, se realizó una descripción cualitativa del sistema dérmico y tejidos subyacentes en corte transversal, para algunas de las especies estudiadas (*T. alexanderi*, *T. articulatus*, *T. geometricus* y *T. paediophilus*).

### *Análisis de datos*

Las variables morfo-anatómicas fueron comparadas estadísticamente mediante pruebas de análisis de la varianza (ANOVA), o su equivalente no paramétrico Kruskal Wallis, seguido de un análisis de comparación de medias (Tukey,  $P < 0,05$ ). Se realizaron regresiones lineales para analizar

**Tabla 1.** Taxones de *Tephrocactus* y géneros afines estudiados y sus datos de colección. Todos los taxones fueron coleccionados en la Argentina (provincia, departamento, localidad, colector y número). Al final de la tabla, en gris oscuro, se señalan las especies estudiadas como grupo externo.

Taxones	Datos de colección
<i>Tephrocactus alexanderi</i> (Britton & Rose) Backeb.	La Rioja, Dpto. Famatina, <i>Las Peñas et al.</i> 544
<i>T. aoracanthus</i> (Lem.) Lem.	Mendoza, Dpto. Las Heras, Villavicencio, <i>Las Peñas et al.</i> 656
	Córdoba, Dpto. Pocho, Chancaní, <i>Las Peñas</i> 85
<i>T. articulatus</i> (Pfeiff.) Backeb. var. <i>articulatus</i>	La Rioja, Dpto. Chamental, Chamental, <i>Urdampilleta</i> 598
	San Juan, Dpto. Cauce, <i>Las Peñas</i> 16
<i>T. articulatus</i> var. <i>oligacanthus</i> (Speg.) Backeb.	Cultivado, <i>Las Peñas s.n.</i>
<i>T. articulatus</i> var. <i>strobiliformis</i> Backeb.	Cultivado, <i>Las Peñas</i> 580
<i>T. bonnieae</i> (D.J.Ferguson & R.Kiesling) Stuppy	Catamarca, Dpto. Tinogasta, Chaschuil, <i>Kiesling s.n.</i>
<i>T. geometricus</i> (A.Cast.) Backeb.	Catamarca, Dpto. Tinogasta, Cortaderas, <i>Las Peñas et al.</i> 234
	Cultivado, <i>García s.n.</i>
<i>T. halophilus</i> (Speg.) Backeb.	San Juan, Dpto. Valle Fértil, Sierra Pie de Palo, <i>Las Peñas</i> 572
<i>T. molinensis</i> (Speg.) Backeb.	Salta, Dpto. Cafayate, N of Cafayate, <i>Las Peñas</i> 577
<i>T. nigrispinus</i> (K.Schum.) Backeb.	Jujuy, Dpto. Humahuaca, Iturbe, <i>Las Peñas</i> 661
<i>T. paediophilus</i> (A.Cast.) F.Ritter	Catamarca, Dpto. Capayán, El Médano, <i>Las Peñas</i> 716
<i>T. recurvatus</i> (Gilmer & Thomas) Hunt & Ritz	San Juan, Dpto. Angaco, Villicúm, <i>Las Peñas</i> 654
<i>T. verschaffeltii</i> (F.A.C.Weber) Hunt & Ritz	La Rioja, Dpto. Chilecito, O de Sañogasta, <i>Las Peñas</i> 659
<i>T. weberi</i> var. <i>deminutus</i> Rausch	Salta, Dpto. San Carlos, Amblayo, <i>Las Peñas</i> 579
	Cultivado, <i>Kiesling</i> 578
<i>T. weberi</i> (Speg.) Backeb. var. <i>weberi</i>	Catamarca, Dpto. Cafayate, RN 68, <i>Moreno</i> 90
<i>Brasiliopuntia schulzii</i> (A. Cast. & Lelong) Backeb.	Corrientes, Dpto. Corrientes, Perichón, <i>Las Peñas</i> 193
<i>Opuntia quimilo</i> K. Schum.	La Rioja, Dpto. Chamental, Chamental, <i>Las Peñas et al.</i> 539
<i>Pereskia aculeata</i> Mill.	Misiones, Dpto. Oberá, Guaraní, <i>Barboza et al.</i> 1036
<i>Pterocactus tuberosus</i> (Pfeiff.) Britton & Rose	Mendoza, Dpto. Lujan de Cuyo, Potrerillos, <i>Kiesling s.n.</i>

la relación entre el número cromosómico (2n), y las variables morfo-anatómicas. Los especímenes analizados son los mismos que se estudiaron en el trabajo de *Las Peñas et al.* (2019), por lo que se usaron los datos citogenéticos obtenidos allí para las comparaciones estadísticas. Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el software INFOSTAT (Di Rienzo *et al.*, 2017).

#### Mapeos de caracteres morfo-anatómicos

Los estados de caracteres morfo-anatómicos fueron reconstruidos para los ancestros según el

criterio de máxima verosimilitud (modelo Mk1, en el que todos los cambios son igualmente probables) mediante Mesquite (Maddison & Maddison, 2018), usando como datos de entrada el consenso de mayoría obtenido por *Las Peñas et al.* (2019). Se codificaron los caracteres morfo-anatómicos cuantitativos: longitud de los estomas ( $\mu\text{m}$ ) y frecuencia de células epidérmicas propiamente dichas (número/ $\text{mm}^2$ ); además del carácter cualitativo: presencia/ausencia de drusas (Tabla 2). Los análisis bayesianos se realizaron con cuatro

**Tabla 2.** Variables morfo-anatómicas cuantitativas de la epidermis de taxones de *Tephrocactus* y grupos externos. Media  $\pm$  error estándar para frecuencia estomática, frecuencia de células epidérmicas propiamente dichas, índice estomático (frecuencia estomática / frecuencia estomática + frecuencia de células epidérmicas propiamente dichas X 100) y longitud de los estomas. Las letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre los taxones del género. Drusas (0= ausencia; 1 = presencia), 2n= números cromosómicos obtenidos de Las Peñas *et al.*, 2019. \* especies no incluida en los análisis morfo-anatómicos. Al final de la tabla, en gris oscuro, se señalan las especies estudiadas como grupo externo.

Taxones	Frec. estomática (n°/mm <sup>2</sup> )	Frec. de cél. epidérmicas prop. dichas (n°/mm <sup>2</sup> )	Índice estomático	Long. estomas (µm)	Drusas	2n
<i>Tephrocactus alexanderi</i>	51,75 $\pm$ 6,49 cde	2618,18 $\pm$ 77,54 def	1,96 $\pm$ 0,28 ab	25,36 $\pm$ 0,50 ab	1	22
<i>T. aoracanthus</i>	26,57 $\pm$ 2,62 a	876,92 $\pm$ 12,23 a	2,95 $\pm$ 0,32 bcde	54,38 $\pm$ 1,73 e	1	242
<i>T. articulatus</i> var. <i>articulatus</i>	48,95 $\pm$ 4,32 cd	1821,91 $\pm$ 68,11 bcd	2,58 $\pm$ 0,16 bcd	34,87 $\pm$ 0,40 c	1	88
<i>T. articulatus</i> var. <i>oligacanthus</i>	29,37 $\pm$ 2,62 ab	1286,71 $\pm$ 16,40 a	2,24 $\pm$ 0,21 bc	50,00 $\pm$ 1,17 d	1	88
<i>T. articulatus</i> var. <i>strobiliforme</i>	47,55 $\pm$ 5,14 cde	1525,87 $\pm$ 15,22 abc	3,02 $\pm$ 0,32 cde	33,76 $\pm$ 0,57 c	1	77
<i>T. bonniae</i>	44,76 $\pm$ 2,80 bcd	1433,57 $\pm$ 19,66 ab	3,03 $\pm$ 0,20 cde	25,53 $\pm$ 0,96 ab	0	44
<i>T. geometricus</i>	*	*	*	*	1	22
<i>T. halophilus</i>	72,73 $\pm$ 4,74 de	2953,85 $\pm$ 63,73 ef	2,41 $\pm$ 0,17 bc	26,87 $\pm$ 0,82 ab	1	22
<i>T. molinensis</i>	22,38 $\pm$ 1,40 a	1970,63 $\pm$ 42,73 bcde	1,12 $\pm$ 0,06 a	28,88 $\pm$ 0,80 ab	1	44
<i>T. nigrispinus</i>	41,96 $\pm$ 2,21 bcd	1492,31 $\pm$ 19,73 ab	2,74 $\pm$ 0,16 bcd	29,51 $\pm$ 0,92 b	1	44
<i>T. paediophilus</i>	30,77 $\pm$ 1,71 ab	823,78 $\pm$ 14,06 a	3,60 $\pm$ 0,20 de	48,36 $\pm$ 1,19 d	1	319
<i>T. recurvatus</i>	86,71 $\pm$ 4,74 e	2181,82 $\pm$ 36,47 cdef	3,81 $\pm$ 0,16 e	27,29 $\pm$ 1,10 ab	1	44
<i>T. vershaffeltii</i>	36,36 $\pm$ 2,62 abc	1553,85 $\pm$ 21,37 abc	2,29 $\pm$ 0,17 bc	25,80 $\pm$ 0,80 ab	1	22
<i>T. weberi</i> var. <i>deminutus</i>	41,96 $\pm$ 2,21 bcd	3959,44 $\pm$ 23,76 f	1,05 $\pm$ 0,05 a	24,78 $\pm$ 0,89 a	1	22
<i>T. weberi</i> var. <i>weberi</i>	34,27 $\pm$ 3,68 bc	2976,22 $\pm$ 110,37 ef	1,15 $\pm$ 0,12 a	26,37 $\pm$ 0,44 ab	1	44
<i>Brasiliopuntia schulzii</i>	18,18*	1408,39*	1,28*	30,24*	1	22
<i>Opuntia quimilo</i>	36,36*	1650,35*	2,16*	37,98*	1	22
<i>Pereskia aculeata</i>	15,38*	2727,27*	0,55*	27,48*	1	22
<i>Pterocactus tuberosus</i>	33,56*	752,45*	4,26*	31,91*	0	44

cadena independiente de Markov acoplada a Metrópolis Monte Carlo (MCMC), estos fueron implementados para analizar estados discretos y continuos respectivamente. En la Tabla 2, se encuentran las especies de *Tephrocactus* y también las especies analizadas para enraizar los árboles y poder reconstruir los estados ancestrales para cada uno de los caracteres morfo-anatómicos.

## RESULTADOS

### *Características morfo-anatómicas de la epidermis y tejidos subyacentes*

Cortes transversales: Se observó que la superficie de los tallos de *Tephrocactus* está cubierta por una epidermis de grosor variable, siendo particularmente gruesa en *T. paediophilus* y *T. aoracanthus*, mientras que en *T. weberi* y *T. vershaffeltii* es muy

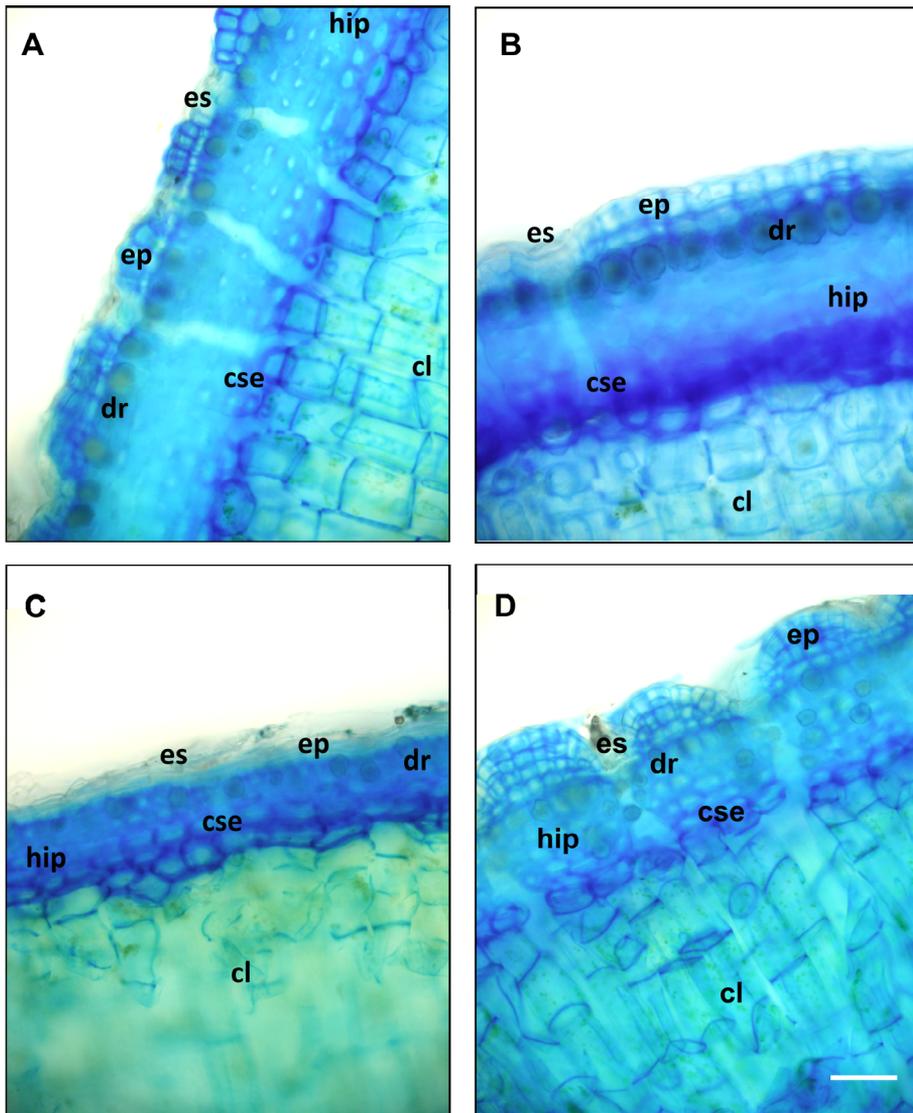
delgada. En estos cortes fue posible distinguir los siguientes estratos: una cutícula delgada con una fina capa de cera epicuticular, por debajo, una a varias capas de células epidérmicas propiamente dichas isodiamétricas, interrumpidas regularmente por estomas que se ubican en depresiones (Fig. 1). De esta forma, los mismos quedan apenas por debajo del nivel de la epidermis como se observó en *T. alexanderi* (Fig. 1C, epidermis uniestratificada), o profundamente hundidos como en *T. geometricus* (Fig. 1D). Este último, mostró una epidermis pluriestratificada, con tres a cuatro capas de células, que al verse interrumpida por profundas depresiones complicó su análisis en vista superficial con el método usado en este trabajo. Por su parte, *T. articulatus* (Fig. 1A) y *T. paediophilus* (Fig. 1B), presentaron un estado intermedio, con una epidermis biestratificada y los estomas se encuentran hundidos pero son parte de la epidermis. Por último, se observó una hipodermis pluriestratificada, de naturaleza colenquimatosa. En la mayoría de los casos, la misma triplicó o cuadruplicó el grosor de la epidermis, excepto en *T. geometricus*, que presentó ambas capas de aproximadamente el mismo grosor. En todos los casos, la hipodermis se vio interrumpida por cámaras subestomáticas, que la atraviesan en toda su extensión, llegando hasta el clorénquima (Fig. 1).

Además, en la hipodermis se encontraron cristales tipo drusas (Fig. 2). Estas se encontraron inmediatamente por debajo de la epidermis y no se desprendieron de la misma durante el proceso de raspado. La forma, cantidad y disposición fueron variables, en la mayoría de los casos se ubicaron regularmente, excepto en *T. articulatus* var. *strobiliforme*, donde parecen agruparse bajo los estomas (Fig. 2C). Lo opuesto sucedió en *T. paediophilus*, donde las drusas se observaron de gran tamaño y muy abundantes, cubriendo prácticamente toda la superficie, excepto bajo los estomas (Fig. 2F). También fueron muy abundantes en *T. articulatus* var. *articulatus* (Fig. 2B) y en *T. nigrispinus* (Fig. 2E), en cambio fueron pocas en *T. verschaffeltii* y se encontraron dispersas de manera aleatoria (Fig. 2D). Por último, en *T. weberi* var. *weberi*, se observó una gran cantidad de drusas más pequeñas, dispersas al azar (Fig. 2A). La única especie en la que no se observaron estos cristales fue *T. bonniae*.

Cortes paradermales de tallo: En estos se observó la epidermis en vista superficial (Figs. 3-4). Las células de los complejos estomáticos de todas las especies se distribuyeron aleatoriamente. El complejo estuvo formado por las células oclusivas con forma de riñón y las células acompañantes o subsidiarias. En la mayoría de los casos se encontraron dos pares de estas células acompañantes (dos células a cada lado de las oclusivas), excepto en *T. halophilus*, que mostró tres pares de células subsidiarias (tres células a cada lado de las oclusivas, Fig. 3D). Anatómicamente, el género presentó estomas paralelocíticos, característicos de la familia. Las células epidérmicas propiamente dichas tendieron a ser isodiamétricas, con las paredes anticlinales casi rectas en la mayoría de los casos. Sólo *T. verschaffeltii* (Fig. 3C) y *T. nigrispinus* (Fig. 3G) presentaron células con las paredes anticlinales más o menos onduladas.

#### *Variables morfo-anatómicas cuantitativas*

En la Tabla 2 se sintetizan, para los taxones estudiados, los valores de frecuencia estomática, frecuencia de células epidérmicas propiamente dichas, índice estomático y longitud de los estomas. Se encontraron diferencias significativas ( $p < 0,0001$ ) en la frecuencia estomática entre los diferentes taxones. La misma varió desde 22 estomas/mm<sup>2</sup> en *T. molinensis* hasta 87 estomas/mm<sup>2</sup> en *T. recurvatus*. Por otra parte, la frecuencia de células epidérmicas propiamente dichas, que es una medida indirecta del tamaño de las mismas, varió desde 820 células/mm<sup>2</sup> en *T. paediophilus* y *T. aoracanthus*, hasta 4000 células/mm<sup>2</sup> en *T. weberi* var. *deminutus*. El índice estomático, que relaciona las frecuencias estomáticas y la de células epidérmicas propiamente dichas, tomó valores desde uno en *T. weberi* var. *deminutus*, *T. molinensis* y *T. weberi* var. *weberi*, hasta cuatro en *T. recurvatus*. Por último, la longitud de los estomas mostró también gran variabilidad, con valores que van desde 25,36 µm en *T. alexanderi* hasta 54,38 µm en *T. aoracanthus*. Las cuatro variables morfo-anatómicas cuantitativas medidas mostraron diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre los taxones analizados (Tabla 2).

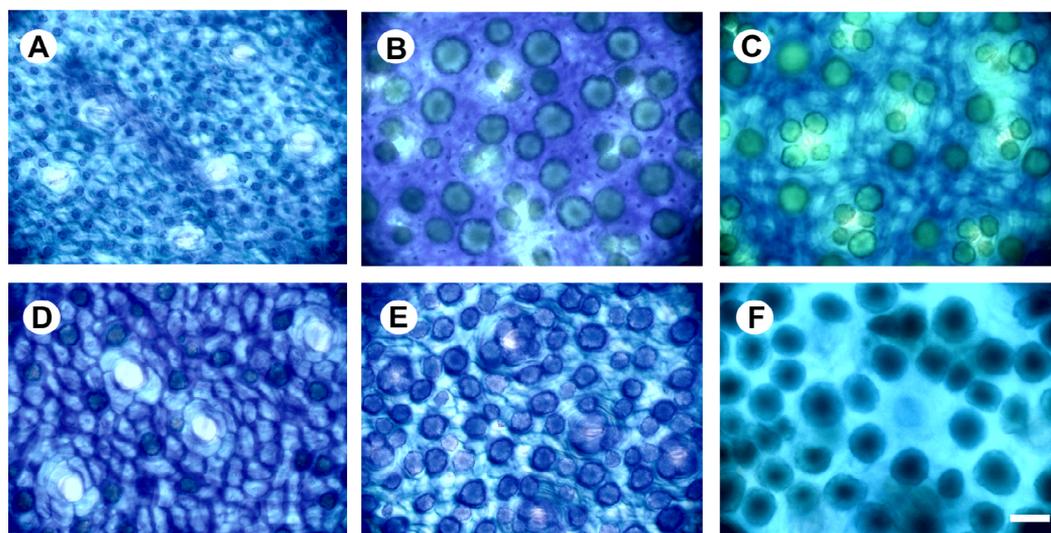


**Fig. 1.** Epidermis y tejidos subyacentes de *Tephrocactus* en corte transversal. **A:** *T. articulatus*. **B:** *T. paediophilus*. **C:** *T. alexanderi*. **D:** *T. geometricus*. Abreviaturas: ep: epidermis, hip: hipodermis, es: estoma, cse: cámara subestomática, dr: drusas, cl: clorénquima. Escala = 100  $\mu$ m. Todas las fotos a la misma escala.

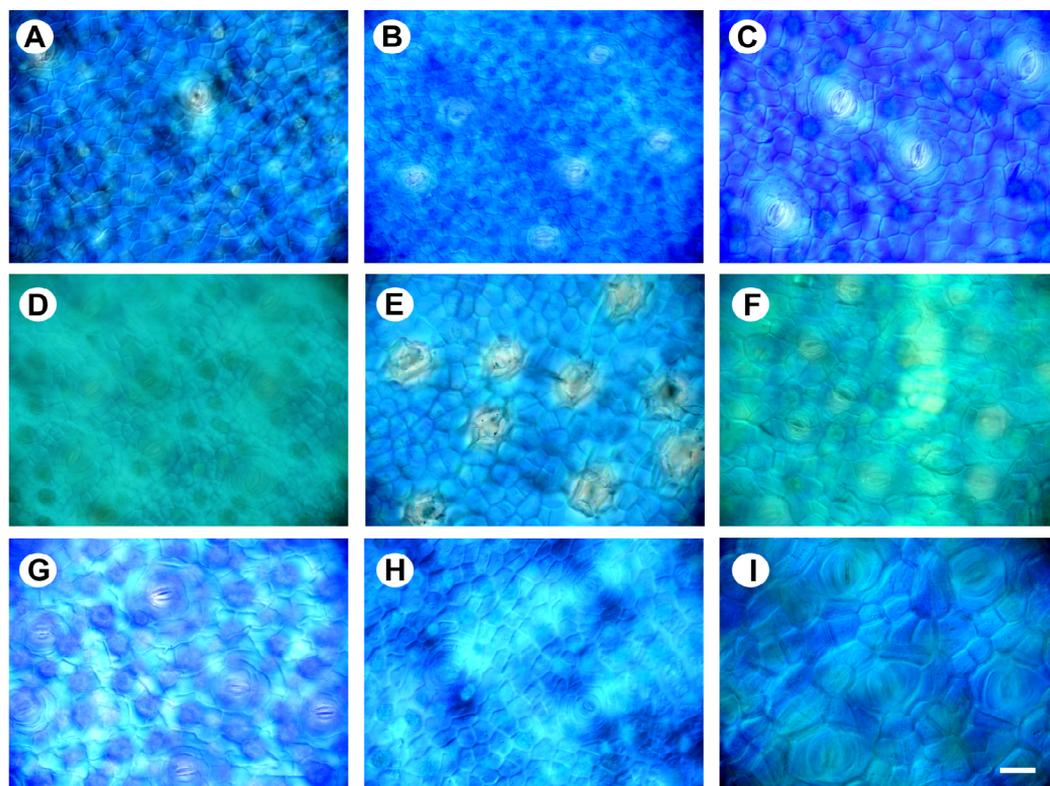
#### *Relación entre las variables morfo-anatómicas y los niveles de ploidía*

Las variables morfo-anatómicas se relacionaron con el número cromosómico ( $2n$ ) para todos los taxones de *Tephrocactus* analizados mediante regresiones lineales simples. La frecuencia de células epidérmicas propiamente dichas y el número cromosómico se relacionaron significativamente y de manera negativa. Esto significa que los

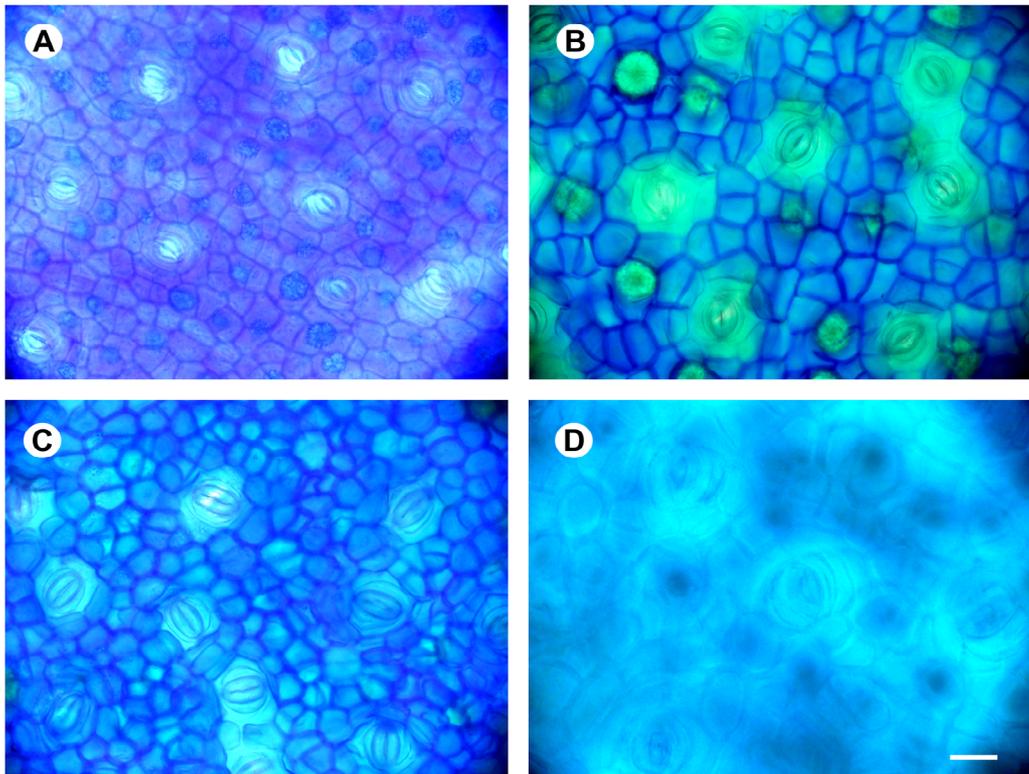
individuos con mayor número  $2n$  de cromosomas presentaron las frecuencias de células más bajas, o lo que es lo mismo, células más grandes (Fig. 5). Por otra parte, la longitud de los estomas y el número cromosómico se relacionaron significativamente y de manera positiva, lo que implica que los individuos con mayor cantidad de cromosomas tienen los estomas más grandes (Fig. 5). Las otras variables morfo-anatómicas (frecuencia estomática



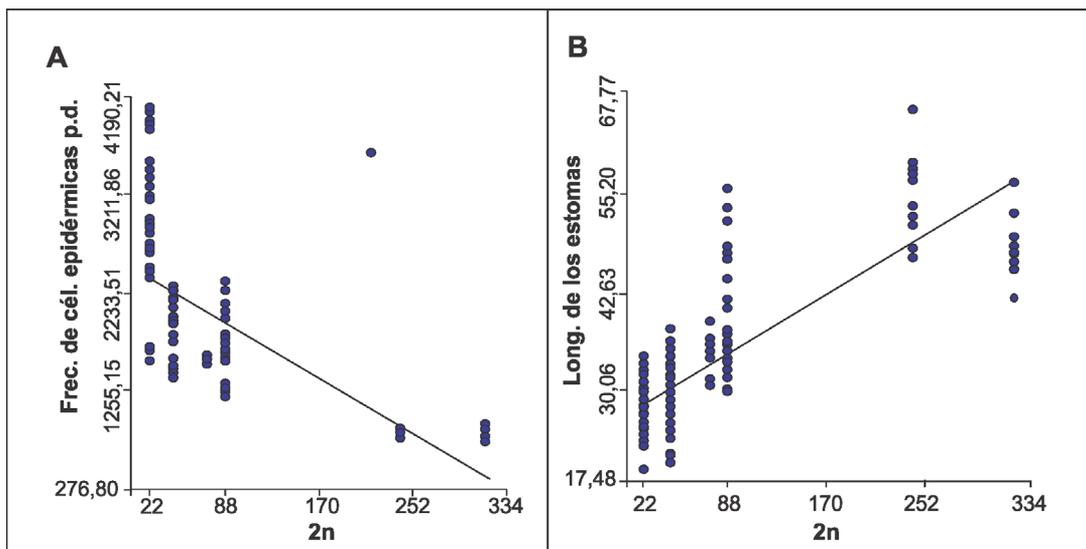
**Fig. 2.** Drusas en *Tephrocactus*. **A:** *T. weberi* var. *diminutus*. **B:** *T. articulatus* var. *articulatus*. **C:** *T. articulatus* var. *strobiliforme*. **D:** *T. verschaffeltii*. **E:** *T. nigrispinus*. **F:** *T. paediophilus*. Escala = 50  $\mu$ m. Todas las fotos a la misma escala.



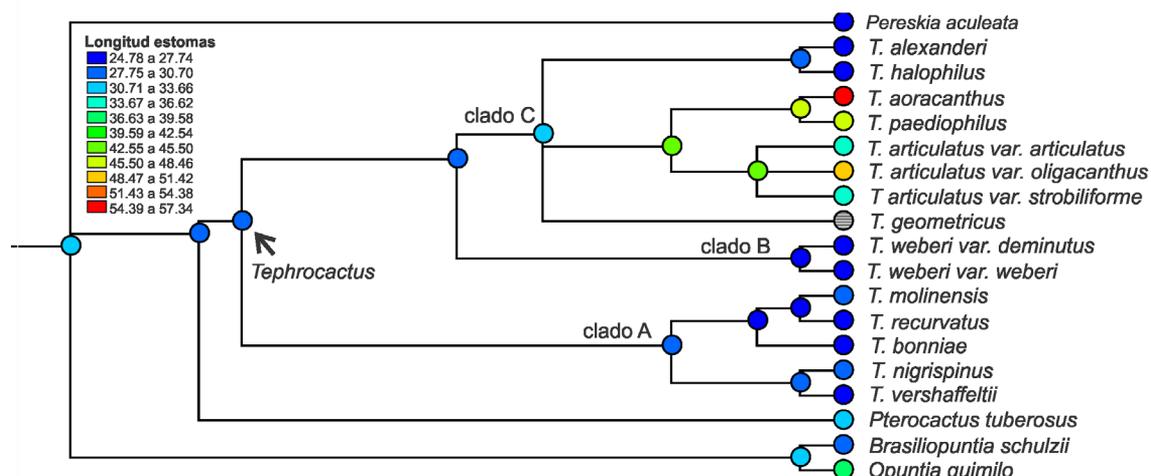
**Fig. 3.** Epidermis de *Tephrocactus* en vista superficial (con DIC). **A:** *T. weberi* var. *weberi*. **B:** *T. weberi* var. *deminutus*. **C:** *T. verschaffeltii*. **D:** *T. halophilus*. **E:** *T. bonniae*. **F:** *T. recurvatus*. **G:** *T. nigrispinus*. **H:** *T. molinensis*. **I:** *T. aoracanthus*. Escala = 50  $\mu$ m. Todas las fotos a la misma escala.



**Fig. 4.** Epidermis de *Tephrocactus* en vista superficial. **A:** *T. alexanderi*. **B:** *T. articulatus* var. *strobiliforme*. **C:** *T. articulatus* var. *articulatus*. **D:** *T. paediophilus*. Escala = 50  $\mu$ m. Todas las fotos a la misma escala.



**Fig. 5.** Regresiones entre las variables morfo-anatómicas y los niveles de ploidía de *Tephrocactus*. **A:** Relación entre la frecuencia de células epidérmicas propiamente dichas y el número cromosómico  $2n$  ( $N = 85$ ;  $R^2 = 0,42$ ;  $p < 0,0001$ ). **B:** Relación entre la longitud de los estomas y el número cromosómico  $2n$  ( $N = 170$ ;  $R^2 = 0,66$ ;  $p < 0,0001$ ).



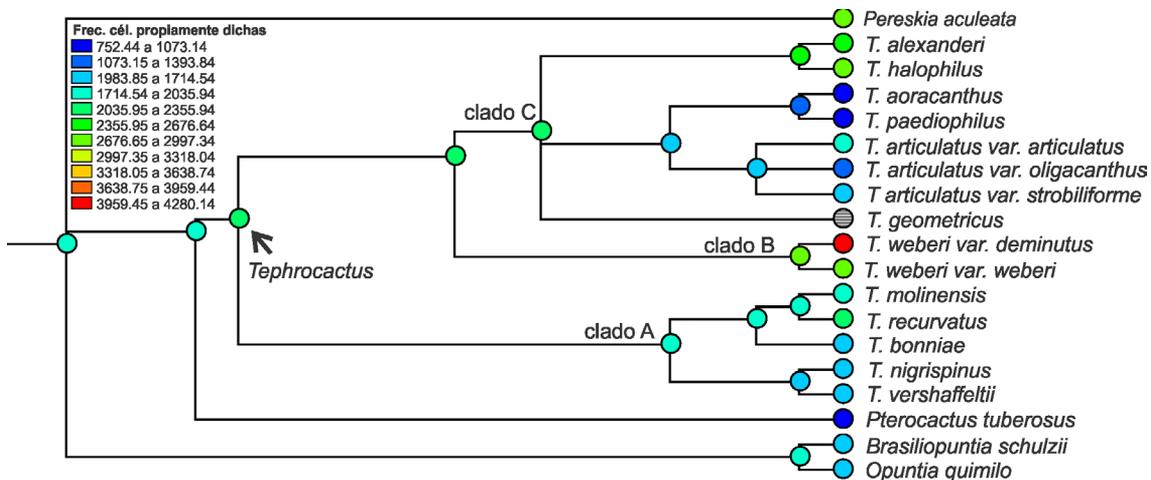
**Fig. 6.** Reconstrucción del estado ancestral para la longitud de los estomas en un árbol consenso del género *Tephrocactus*. Los colores indican diferentes estados del carácter.

e índice estomático) no mostraron relaciones estadísticamente significativas con el nivel de ploidía.

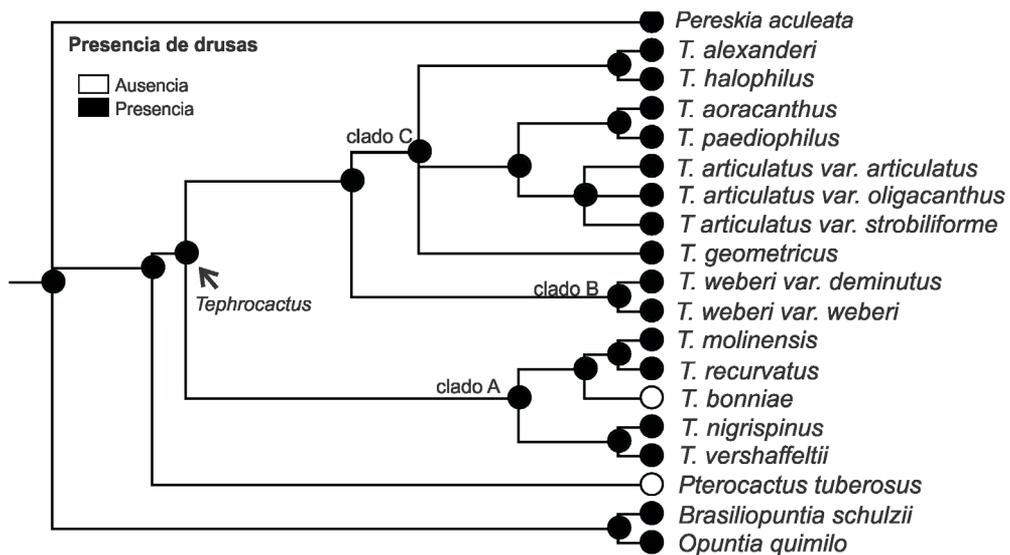
*Mapeo de los caracteres morfo-anatómicos*

Se mapearon cuatro caracteres morfo-anatómicos (longitud de los estomas, frecuencia de células epidérmicas propiamente dichas, frecuencia estomática y presencia de drusas) en la filogenia del género obtenida por Las Peñas *et al.* (2019). La longitud estomática (Fig. 6) presentó los valores más elevados en el clado C que incluye a los taxones

con mayores niveles de ploidía. El clado basal A de *Tephrocactus* (*T. verschaffeltii*, *T. nigrispinus*, *T. bonniae*, *T. recurvatus* y *T. molinensis*) agrupó a las especies con longitudes estomáticas menores. Estas presentaron valores similares al ancestro del género (24,78 a 27,74 µm). La reconstrucción para el estado ancestral de la frecuencia de células epidérmicas propiamente dichas (Fig. 7) mostró valores intermedios de células por mm<sup>2</sup>, entre 2035,95 y 2997,34. *T. weberi* var. *diminutus* presentó una autapomorfía para este carácter. Por último, con respecto al mapeo de la presencia/



**Fig. 7.** Reconstrucción del estado ancestral para la frecuencia de células epidérmicas propiamente dichas en un árbol consenso del género *Tephrocactus*. Los colores indican diferentes estados del carácter.



**Fig. 8.** Reconstrucción del estado ancestral para la presencia/ausencia de drusas en un árbol consenso del género *Tephrocactus*.

ausencia de drusas en la hipodermis (Fig. 8) se puede observar que el ancestro común al género presentaba drusas. Además, se pudo observar una homoplasia para este carácter en las especies *T. bonniae* y *Pterocactus tuberosus*, debido a una pérdida secundaria del mismo. A partir de lo antes expuesto, se puede deducir que el ancestro para el género *Tephrocactus* habría tenido las siguientes características morfo-anatómicas: una longitud estomática pequeña, una frecuencia de células epidérmicas propiamente dichas intermedia y presencia de drusas.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

### *Características morfo-anatómicas de la epidermis y tejidos subyacentes*

La cutícula provee una importante interfase para las interacciones entre la planta y el ambiente. Junto a las ceras epicuticulares reduce la transpiración al proporcionar una barrera hidrofóbica y reflejar la luz solar, al tiempo que reduce la temperatura de la planta. Por lo tanto, la supervivencia de la misma en ambientes hostiles puede depender de la presencia de la cutícula (Upadhyaya & Furness, 1994). La existencia de una cutícula delgada es una característica común en la familia

Cactaceae (Nobel, 2002), y todos los ejemplares de *Tephrocactus* (Opuntioideae) estudiados aquí no fueron la excepción. Lo mismo ocurre para la mayoría de especies de Cactoideae estudiadas por Loza-Cornejo & Terrazas (2003).

Un tallo de cactus típico generalmente tiene una epidermis uniestratificada (una capa de células) con células cuadradas o rectangulares en sección transversal (Nobel, 2002). La forma de las células coincide con lo observado en los taxones de *Tephrocactus* analizados. Sin embargo, se encontraron individuos con epidermis formadas por dos capas de células, como *T. articulatus* y *T. paediophilus* (Fig. 1A- B) y otros con epidermis pluriestratificadas, como *T. geometricus* (Fig. 1D). Así, el número de capas de células epidérmicas, podría tener valor taxonómico para el género, estas epidermis pluriestratificadas tendrían su origen en la protodermis, aunque no se han realizado estudios ontogenéticos. Por otro lado, la presencia de estomas paralelocíticos, ubicados en depresiones de la epidermis, es una característica común en la familia (Anderson, 2001; Nobel, 2002; Faigón *et al.*, 2011; Guerra & Medri, 2015). La aparición de estomas ubicados en criptas o depresiones, según Loza-Cornejo & Terrazas (2003), es bastante frecuente, y puede interpretarse como una adaptación que reduce la transpiración, ya que implica la

formación de una cámara supraestomática. La ocurrencia de hipodermis en especies xerófilas suculentas es una característica común (Morris *et al.*, 1996), y particularmente en Cactaceae está bien representada (Vázquez-Sánchez *et al.*, 2016). En los ejemplares de *Tephrocactus* analizados, la misma es pluriestratificada y en la mayoría de los casos triplica o cuadruplica el grosor de la epidermis. La hipodermis actúa restringiendo la pérdida de agua, permitiendo una absorción más eficiente de la radiación fotosintética activa, protegiendo el clorénquima de la radiación alfa y beta (Gibson & Nobel, 1986; Kalashnyk *et al.*, 2016) y disminuyendo la temperatura del tallo (Gibson & Nobel, 1986). Según Terrazas & Arias (2002), en Cactaceae, el grosor de la hipodermis puede variar dentro de la especie de acuerdo con las condiciones en que se encuentra la planta.

La mayoría de los cactus acumulan cristales que pueden ser prismáticos, en forma de drusas y raramente aciculares (Nobel, 2002). La forma, el tamaño y la naturaleza química de los mismos (principalmente oxalatos de calcio), presentan en Cactaceae una mayor diversidad que en cualquier otra familia de plantas (Gibson & Nobel, 1986). En todos los taxones de *Tephrocactus* estudiados, excepto en *T. bonniae*, se encontraron abundantes drusas en la hipodermis. Éstas son especialmente comunes en la capa exterior de la hipodermis de todas las especies de Opuntioideae (Gibson & Nobel, 1986), pero también se encuentran presentes en las Cactoideas norteamericanas estudiadas por Loza-Cornejo & Terrazas (2003) y en cactus epífitos como *Lepismium cruciforme* (Guerra & Medri, 2015). Los cristales en general tendrían funciones como soporte mecánico, evitando el colapso cuando el tejido pierde la suculencia y defensa ante la herbivoría (Cenizo *et al.*, 2013). Además, podrían ayudar a controlar el equilibrio iónico en la planta, regular la presión osmótica, la absorción y la reflexión de la luz (Soffiatti & Angyalossy, 2007; Kalashnyk *et al.*, 2016).

En estudios anatómicos de los estomas de cactus, la mayoría de los autores han encontrado que el par de células oclusivas se encuentra flanqueado por una o dos (rara vez más) células, llamadas subsidiarias o acompañantes. Estas se encuentran a cada lado de las células oclusivas y paralelas a ellas (Gibson & Nobel, 1986). Los complejos estomáticos de las especies de *Tephrocactus*

estudiadas aquí, pertenecen a este tipo, llamados paracíticos o paralelocíticos, lo que parece ser una característica común en Opuntioideae (Faigón *et al.*, 2011). En cuanto al número de células acompañantes, se encontró que la mayoría de las especies de *Tephrocactus* posee dos células subsidiarias ubicadas a cada lado de las células oclusivas. Excepto en *T. halophilus* donde se observaron tres células acompañantes a cada lado de las células oclusivas.

Las paredes anticlinales de las células epidérmicas pueden ser rectas o sinuosas, sin embargo, se desconoce si las paredes sinuosas ofrecen alguna ventaja selectiva. La presencia de paredes anticlinales con ondulaciones en Cactaceae podría permitir que las células epidérmicas se expandan y contraigan cuando la planta pierde o absorbe agua (Herrera-Martínez *et al.*, 2015). Otros autores postulan que la diferencia entre las formas rectas y sinuosas podría estar más relacionada con la madurez de la planta, ya que los tejidos jóvenes tienen paredes sinuosas (Loza-Cornejo & Terrazas, 2003). Hernández *et al.* (2007) observaron que las paredes anticlinales de las células epidérmicas eran sinuosas en la posición apical de las ramas en *Myrtillocactus geometrizans*; y que, en la región media, donde las células eran más maduras, las paredes anticlinales eran en su mayoría rectas. Para los análisis realizados en *Tephrocactus*, se tomaron muestras del tercio medio de los tallos, encontrándose en la mayoría de los casos células epidérmicas con paredes anticlinales rectas. Sólo *T. verschaffeltii* (Fig. 3C) y *T. nigrispinus* (Fig. 3G) presentaron células con las paredes más o menos onduladas.

En cuanto a las variables morfo-anatómicas cuantitativas, las xerofitas suculentas tienen menos estomas por unidad de área, y su tamaño es significativamente mayor, en comparación con las xerofitas no suculentas (Fahn & Cutler, 1992). Particularmente, los tallos de los cactus suculentos tienen, usualmente, de 15 a 70 estomas por milímetro cuadrado, un valor menor que el encontrado en hojas de otras eudicotiledóneas, quienes generalmente poseen más de 100 estomas por milímetro cuadrado (Gibson & Nobel, 1986). Los ejemplares de *Tephrocactus* mostraron frecuencias estomáticas que van desde poco más de 22 estomas por milímetro cuadrado en *T. molinensis* hasta casi 87 estomas por milímetro cuadrado en *T. recurvatus* (Fig. 6), valores acordes

con los antecedentes. La longitud de los estomas varió desde 25,36  $\mu\text{m}$  en *T. alexanderi* hasta 54,38  $\mu\text{m}$  en *T. aoracanthus*. Estos resultados también son acordes a los encontrados por otros autores en otras cactáceas (Hernández *et al.*, 2007; Faigón *et al.*, 2011; Herrera-Martínez *et al.*, 2015). Los valores de índice estomático, por su parte, también fueron similares a los encontrados por autores como Guerra & Medri (2015) y Herrera-Martínez *et al.* (2015) en la familia. Estos autores reportaron, además, diferencias en la cantidad de estomas e índice estomático, de acuerdo a condiciones de cultivo diferentes o distintos ambientes en que crecen los cactus estudiados.

#### *Relación entre las variables morfo-anatómicas y los niveles de ploidía*

La poliploidía junto con la hibridación entre las especies son unas de las principales causas de especiación en Cactaceae (Grant & Grant, 1980; Pinkava, 2002; Las Peñas *et al.*, 2017, 2019). Los poliploides se han estudiado por sus diferencias morfológicas, fisiológicas y de desarrollo (Madlung, 2013). Particularmente, la longitud de las células oclusivas de los estomas se ha usado a menudo como marcador morfológico para identificar los niveles de ploidía en muchas especies de plantas, por ejemplo, en *Dactylis* (Poaceae, Santen & Casler, 1986), *Bromus inermis* (Poaceae, Tan & Dunn, 1973) y *Acacia mearnsii* (Fabaceae, Beck *et al.*, 2003). Sin embargo, no se conocen antecedentes de comparaciones de este tipo en Cactáceas. En este trabajo se encontró una relación significativa y positiva entre el nivel de ploidía de los ejemplares de *Tephrocactus* y el tamaño de sus estomas y células epidérmicas propiamente dichas. Esto se asemeja a los resultados de Melaragno *et al.* (1993), quienes reportaron un mayor tamaño de las células epidérmicas y particularmente de los estomas en poliploides de *Arabidopsis* (Brassicaceae). Cabe recordar que, en el presente estudio, el tamaño de las células epidérmicas propiamente dichas se midió indirectamente, usando como parámetro la frecuencia de dichas células (cantidad por  $\text{mm}^2$ ). Es por ello, que se observó una regresión lineal simple negativa entre dicha frecuencia y el número cromosómico. Sin embargo, esta relación fue menos significativa que la hallada para la longitud de los estomas. Además, la longitud de las células oclusivas de los estomas es un método conveniente y confiable

para la clasificación de plantas con diferentes niveles de ploidía (Aryavand *et al.*, 2003; Rêgo *et al.*, 2011). Los resultados de este trabajo muestran que hay diferencias en la longitud de las células oclusivas en diferentes taxones de *Tephrocactus* relacionadas con su nivel de ploidía, como ha sido observado en otros trabajos (Aryavand *et al.*, 2003; Rêgo *et al.*, 2011). Por último, es importante destacar que este estudio es el primero en realizar una correlación entre los niveles de ploidía y caracteres morfo-anatómicos en cactus. Sería interesante poder analizar otros géneros de Opuntioideae con el objeto de determinar si se mantiene esta relación.

#### *Mapeo de los caracteres morfo-anatómicos*

En el presente estudio, resultaron informativos los mapeos de la longitud de los estomas, la frecuencia de células epidérmicas propiamente dichas, y la presencia de drusas en la hipodermis. La longitud estomática y la frecuencia de células epidérmicas propiamente se correlacionó con la ploidía (ver arriba) y los taxones poliploides se encontraron en el clado C, mientras que el clado A tempranamente diversificado agrupó a las especies con los estomas más pequeños y menor frecuencia de células epidérmicas propiamente (es decir, células de menor tamaño), siendo estos los taxones diploides. Un caso particular es el mostrado por *T. weberi* var. *diminutus* (diploide), que presentó una elevada frecuencia de células epidérmicas propiamente dichas (entre 3959,45 y 4280,14 células por  $\text{mm}^2$ ). Esto constituye una autapomorfia del clado B, es decir un carácter exclusivo.

Por último, el mapeo de la presencia/ausencia de drusas en la hipodermis mostró que el ancestro común al género presentaba drusas, al igual que la mayoría de los miembros actuales, y como se ha reportado de forma aislada en varios taxones de la familia Cactaceae (Mauseth, 2005). Sólo *T. bonniae* no las presenta, característica que comparte con el miembro externo *Pterocactus tuberosus*. De este modo, el carácter “ausencia de drusas” representó una homoplasia (o convergencia) para dichas especies. Esto podría estar relacionado con que ambas especies se comportan como geófitas, perdiendo sus tallos durante el invierno o en ambientes hostiles. En esos casos, sobreviven de manera semisubterránea, a expensas de sus raíces napiformes (Kiesling, 1975 y 1984; Las Peñas *et al.*, 2019).

El mapeo de los caracteres morfo-anatómicos de la epidermis de los taxones de *Tephrocactus*, indicaría que el ancestro del grupo tendría estomas pequeños, una frecuencia de células epidérmicas propiamente dichas intermedia y drusas en su hipodermis. Estos datos en conjunto con los datos obtenidos por Las Peñas *et al.*, (2019), nos permitieron reconstruir la historia evolutiva de los taxones, es decir, que la diversificación del género se asocia con tres eventos de poliploidía (Las Peñas *et al.*, 2019), lo que podría estar asociado a la reproducción vegetativa que permite en las especies mantener altos niveles de ploidía  $2x= 22$  hasta 29. Por otra parte, las características morfo-anatómicas de cada taxón estarían asociadas a su nivel de ploidía, lo cual permite usar las características citogenéticas, morfológicas (Las Peñas *et al.*, 2019) y morfo-anatómicas como un carácter taxonómico en el grupo.

## CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Todos los autores diseñaron y realizaron la investigación y participaron en la escritura del manuscrito. MLLP coleccionó el material de campo y consultó herbarios.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos el financiamiento a la Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba (SeCyT-UNC), al Fondo para la Investigación Científica y Tecnológica (FONCYT) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). A la técnica de microscopía del IMBIV Alejandra Trenchi y Adriana Pérez que nos ayudaron con la obtención de las imágenes en el microscopio y las técnicas histológicas.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALMIRÓN, M. G. & E. MARTÍNEZ CARRETERO. 2013. *Tephrocactus aoracanthus* (Lem.) Lem. Reproducción sexual y clonal en un cactus dominante del desierto hiperárido argentino. *J. Prof. Assoc. Cactus Dev.* 15: 20-31.
- ANDERSON, E. F. 2001. *The cactus family*. Portland: Timber Press. Estados Unidos.
- ARYAVAND, A., B. EHDAIE, B. TRAN & J. G. WAINES. 2003. Stomatal frequency and size differentiate ploidy levels in *Aegilops neglecta*. *Genet. Resour. Crop Evol.* 50: 175-182. <https://doi.org/10.1023/A:1022941532372>
- BALDWIN, S. J. & B. C. HUSBAND. 2013. The association between polyploidy and clonal reproduction in diploid and tetraploid *Chamerion angustifolium*. *Molec. Ecol.* 22: 1806-1819. <https://doi.org/10.1111/mec.12217>
- BECK, S. L., R. W. DUNLOP & A. FOSSEY. 2003. Stomatal length and frequency as a measure of ploidy level in black wattle, *Acacia mearnsii* (de Wild). *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 177-181. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.00132.x>
- BRAVO HOLLIS, H. & L. SCHEINVAR. 1999. *El interesante mundo de las cactáceas*. Fondo de Cultura Económica, UNAM. México.
- CENIZO, V. J., M. B. MAZZOLA, B. M. C. MOLÁS & A. G. KING. 2013. Características morfológicas y anatómicas de las plántulas de *Trichocereus candicans* (Cactaceae). *Bol. Soc. Arg. Bot.* 48: 453-464. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v48.n3-4.7546>
- D'AMBROGIO DE ARGÜESO, A. 1986. *Manual de Técnicas en Histología Vegetal*. Ed. hemisferio sur, Argentina.
- DI FULVIO, T. E. 1976. Observaciones en epidermis de *Notocactus* y *Wigginsia* (Cactaceae). *Kurtziana* 9: 63-80.
- DI RIENZO, J. A., F. CASANOVES, M. G. BALZARINI, L. GONZALEZ, M. TABLADA & C. W. ROBLEDO. 2017. *InfoStat versión 2017*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- DILCHER, D. L. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *Bot. Rev.* 40: 1-157. <https://doi.org/10.1007/BF02860067>
- FAHN, A. & D. F. CUTLER. 1992. *Xerophytes. Encyclopedia of Plant Anatomy*—Gebrüder Borntraeger, D-1000 Berlin, Alemania.
- FAIGÓN, A., B. G. GALATI, S. ROSENFELDT & R. KIESLING. 2011. Epidermal characters of *Pterocactus* (Opuntioideae, Cactaceae). *Haseltonia* 16: 57-66. <https://doi.org/10.2985/1070-0048-16.1.57>
- GIBSON, A. C. & P. S. NOBEL 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press. Estados Unidos. <https://doi.org/10.4159/harvard.9780674281714>

## Ivana Di Dio *et al.* - Morfo-anatomía en *Tephrocactus* y su correlación con niveles de ploidía

- GUERRA, A. & C. MEDRI. 2015. Diferenciação morfoanatômica de *Lepismium cruciforme* (Vell.) Miq. (Cactaceae) do dossel e do sub-bosque. *SaBios-Rev. Saúde e Biol.* 10: 43-51.
- GRANT, V. & K. A. GRANT. 1980. Clonal microspecies of hybrid origin in the *Opuntia lindheimeri* group. *Bot. Gaz.* 141: 101-106. <https://doi.org/10.1086/337129>
- HERNÁNDEZ, M., T. TERRAZAS, A. D. ALVARADO & M. L. CAVAZOS. 2007. Los estomas de *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. Ex. Pfeiff.) console (Cactaceae): variación en su área de distribución. *Rev. Fitotecnia Mex.* 30: 235-240.
- HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, T., H. M. HERNÁNDEZ, J. A. DE-NOVA, R. PUENTE, L. E. EGUIARTE & S. MAGALLÓN. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *Amer. J. Bot.* 98: 44-61. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000129>
- HERRERA-MARTÍNEZ, V., L. RIOS-HERNÁNDEZ, C. GARCIDUEÑAS-PIÑA, A. LARA-IBARRA, A. ADABACHE-ORTIZ, R. E. SORIA-GUERRA, E. PÉREZ-MOLPHE-BALCH & J. F. MORALES-DOMÍNGUEZ. 2015. Effect of culture conditions on stomatal density and stomatal index in four cactus species. *Haseltonia* 20: 43-51. <https://doi.org/10.2985/026.020.0108>
- HUNT, D., N. TAYLOR & C. GRAHAM. 2006. *The new cactus lexicon: descriptions and illustrations of the cactus family*. Milborne Port: David Hunt Books.
- KALASHNYK, H., N. NUZHYNIA & M. GAIDARZHY. 2016. Anatomical and morphological features of seedlings of some Cactoideae Eaton (Cactaceae Juss.) species. *Acta Agrobot.* 69: 1-11. <https://doi.org/10.5586/aa.1697>
- KIESLING, R. 1975. Los géneros de Cactaceae de Argentina. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 16: 197-227.
- KIESLING, R. 1984. Estudios en Cactaceae de Argentina: *Maihueniopsis*, *Tephrocactus* y géneros afines (Opuntioideae). *Darwiniana* 25: 171-215.
- LAS PEÑAS, M. L., L. OAKLEY, N. C. MORENO & G. BERNARDELLO. 2017. Taxonomic and cytogenetic studies in *Opuntia* ser. Armatae (Cactaceae). *Botany* 95: 101-120. <https://doi.org/10.1139/cjb-2016-0048>
- LASPEÑAS, M. L., R. KIESLING & G. BERNARDELLO. 2019. Phylogenetic reconstruction of the genus *Tephrocactus* (Cactaceae) based on molecular, morphological, and cytogenetical data. *Taxon* 68: 714-730. <https://doi.org/10.1002/tax.12092>
- LOZA-CORNEJO, S. & T. TERRAZAS. 2003. Epidermal and hypodermal characteristics in North American Cactoideae (Cactaceae). *J. Plant Res.* 116: 27-35. <https://doi.org/10.1007/s10265-002-0066-2>
- MADDISON, W. P. & D. R. MADDISON. 2018. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.51 <http://www.mesquiteproject.org>.
- MADLUNG, A. 2013. Polyploidy and its effect on evolutionary success: old questions revisited with new tools. *Heredity* 110: 99-104. <https://doi.org/10.1038/hdy.2012.79>
- MANDUJANO, M., J. GOLUBOV & J. REYES. 2002. Lo que usted siempre quiso saber sobre las cactáceas y nunca se atrevió a preguntar. *Biodiversitas* 40: 4-7.
- MAUSETH, J. D. 2005. Anatomical features, other than wood, in subfamily Opuntioideae (Cactaceae). *Haseltonia* 2005: 113-125. [https://doi.org/10.2985/1070-0048\(2005\)11\[113:AFOTWI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2985/1070-0048(2005)11[113:AFOTWI]2.0.CO;2)
- MELARAGNO J. E., B. MEHROTRA & A. W. COLEMAN. 1993. Relationship between endopolyploidy and cell size in epidermal tissue of *Arabidopsis*. *Plant Cell* 5: 1661-1668. <https://doi.org/10.1105/tpc.5.11.1661>
- MORRIS, M. W., W. L. STERN & W. S. JUDD. 1996. Vegetative anatomy and systematics of subtribe Dendrobiinae (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 120: 89-144. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1996.tb00483.x>
- NOBEL, P. S. 2002. *Cacti: biology and uses*. Berkeley: University of California Press. Estados Unidos.
- PRABHAKAR, M. 2004. Structure, nomenclature and classification of stomata. *Acta Bot. Sinica* 44: 242-252.
- PINKAVA, D. J., M. A. BAKER, B. D. PARFITT & M. W. MOHLENBROCK. 1985. Chromosome numbers in some cacti of western North America. *Syst. Bot.* 10: 471-483. <https://doi.org/10.2307/2419140>
- PINKAVA, D. J. 2002. On the evolution of the continental North American Opuntioideae. Pp. 59-98. In: HUNT, D. & TAYLOR, N. (eds.), *Studies in the Opuntioideae (Cactaceae)*. *Succulent Plant Research* 6. Milborne Port: David Hunt Books.
- RÊGO, M. D., E. R. RÊGO, C. H. BRUCKNER, F. L. FINGER & W. C. OTONI. 2011. *In vitro* induction of autotetraploids from diploid yellow passion fruit mediated by colchicine and oryzalin. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)* 107: 451-459. <https://doi.org/10.1007/s11240-011-9995-6>
- RITZ, C. M., J. REIKER, G. CHARLES, P. HOXEY, D. HUNT, M. LOWRY, W. STUPPY & N. TAYLOR. 2012. Molecular phylogeny and character evolution in terete-stemmed Andean opuntias (Cactaceae-

- Opuntioideae). *Molec. Phylog. Evol.* 65: 668-681. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.07.027>
- SANTEN, E. V. & M. D. CASLER 1986. Evaluation of indirect ploidy indicators in *Dactylis* L. subspecies. *Crop Sci.* 26: 848-852. <https://doi.org/10.2135/crops.ci1986.0011183X002600050002x>
- SOFFIATTI, P. & V. ANGYALOSSY. 2007. Anatomy of Brazilian Cerecae (subfamily Cactoideae, Cactaceae): *Arrojadoa* Britton & Rose, *Stephanocereus* A. Berger and *Brasilicereus* Backeberg. *Acta Bot. Bras.* 21: 813-822. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062007000400006>
- STACE, C. A. 1965. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. *Bull. Br. Publisher: British Museum* 4: 62-63.
- TAN, G. Y. & G. M. DUNN. 1973. Relationship of stomatal length and frequency and pollen-grain diameter to ploidy level in *Bromus inermis* Leyss. *Crop Sc.* 13: 332-334. <https://doi.org/10.2135/crops.ci1973.0011183X001300030014x>
- TERRAZAS, T. & S. ARIAS. 2002. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. *Bot. Rev.* 68: 444-473. [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0444:CSAITS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0444:CSAITS]2.0.CO;2)
- UPADHAYAYA, M. K. & N. H. FURNESS. 1994. Influence of light intensity and water stress on leaf surface characteristics of *Cynoglossum officinale*, *Centaurea spp.* and *Tragopogon spp.* *Canad. J. Bot.* 72: 1379-1386. <https://doi.org/10.1139/b94-169>
- VÁZQUEZ-SÁNCHEZ, M., T. TERRAZAS & S. ARIAS. 2016. Comparative morphology and anatomy of *Backebergia militaris* (Echinocereae–Cactaceae) cephalium. *Plant Syst. Evol.* 302: 245-256. <https://doi.org/10.1007/s00606-015-1256-4>



# CRECIMIENTO PRIMARIO DE *UGNI MOLINAE* (MYRTACEAE) EN ARGENTINA: PRODUCCIÓN DE HOJAS, FLORES Y FRUTOS EN DOS POBLACIONES EXPERIMENTALES

## PRIMARY GROWTH OF *UGNI MOLINAE* (MYRTACEAE) IN ARGENTINA: LEAF, FLOWER AND FRUIT PRODUCTIONS IN TWO EXPERIMENTAL POPULATIONS

Francisco Neranzi<sup>1</sup> , Santiago Naón<sup>1</sup> , Juan Ochoa<sup>1</sup> , Tomás Ichaso<sup>1</sup> ,  
Brisa Guenuleo<sup>1</sup> , Sergio Torrego<sup>1</sup> , Sonia Stefe<sup>1</sup> , Ezequiel Moncunill<sup>1</sup> ,  
Eduardo Martínez<sup>1</sup> y Javier Puntieri<sup>1,2</sup>

1. Universidad Nacional de Río Negro. Instituto de Investigaciones en Recursos Naturales, Agroecología y Desarrollo Rural (IRNAD), San Carlos de Bariloche, Argentina.  
2. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

\*jpuntieri@unrn.edu.ar

### Citar este artículo

NERANZI, F., S. NAÓN, J. OCHOA, T. ICHASO, B. GUENULEO, S. TORREGO, S. STEFE, E. MONCUNILL, E. MARTÍNEZ & J. PUNTIERI. 2022. Crecimiento primario de *Ugni molinae* (Myrtaceae) en Argentina: producción de hojas, flores y frutos en dos poblaciones experimentales. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 25-38.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n1.35156>

Recibido: 13 Oct 2021  
Aceptado: 7 Feb 2022  
Publicado en línea: 20 Feb 2022  
Publicado impreso: 31 Mar 2022  
Editora: Ana María González

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

### SUMMARY

#### Background and aims:

*Ugni molinae* (Myrtaceae) is a shrub species that produces berries of excellent aroma, taste and nutraceutical properties. It is native to Patagonia, but is barely known in Argentina. The objective of this study was the identification of the pattern of primary growth and of the periods of anthesis and fruit ripening in *U. molinae* plants derived from Argentinean provenances.

**M&M:** Through one growth season, the development of 169 one-year-old *U. molinae* plants established in a greenhouse, and 46 four-year-old plants established under open sky was evaluated; all plants had derived from rooted stakes.

**Results:** All plants developed leaves between mid-spring and late summer. For one-year-old plants, notable variations were found regarding the time of maximum leaf production and the length of the growth period. The older plants were more regular in their phenologies. Flowering reached its summit between December and January, but the numbers of flowers in anthesis at each single time were low. Fructification levels were high for plants grown under open sky, and nil for greenhouse-grown plants.

**Conclusions:** One-year-old *U. molinae* plants may exhibit variations regarding the yearly time of maximum growth; four-year-old plants are less variable in this aspect. The development of flowers in a greenhouse is possible, but the presence of pollinators must be ensured for fruit production.

### KEY WORDS

Berries, flowering, growth rate, Myrtaceae, Patagonia, phenology.

### RESUMEN

**Introducción y objetivos:** *Ugni molinae* (Myrtaceae) es una especie arbustiva que produce bayas de excelentes aroma, sabor y calidad nutraceutica. Es nativa de Patagonia, pero poco conocida en Argentina. El objetivo principal de este estudio fue determinar el patrón de crecimiento primario y los períodos de antesis y de maduración de frutos de plantas de *U. molinae* de origen argentino.

**M&M:** A lo largo de una estación de crecimiento, se documentó el desarrollo de 169 plantas de *U. molinae* de un año en un invernadero, y de 46 plantas de cuatro años establecidas a cielo abierto; todas las plantas derivaron de estacas enraizadas.

**Resultados:** Todas las plantas produjeron hojas entre mediados de primavera y finales del verano. Para las plantas de un año se registraron variaciones en el tiempo de ocurrencia de la tasa máxima de producción de hojas, y en la duración del crecimiento. Las plantas de mayor edad fueron más regulares en su fenología. La floración alcanzó su nivel máximo entre diciembre y enero, pero los números de flores en antesis en cada momento fueron bajos. Los niveles de fructificación fueron elevados a cielo abierto y nulos en el invernadero.

**Conclusiones:** Plantas de *U. molinae* de un año pueden exhibir variaciones en el momento del año de máximo crecimiento primario; las plantas de cuatro años presentan menos variación en este aspecto. Las plantas de *U. molinae* desarrollan flores en invernadero, pero debe asegurarse la presencia de polinizadores para lograr la fructificación.

### PALABRAS CLAVE

Fenología, fruta fina, Myrtaceae, Patagonia, tasa de crecimiento.

## INTRODUCCIÓN

El proceso por el cual una planta produce entrenudos, nudos, hojas y flores a partir de meristemas apicales se conoce como crecimiento primario. La periodicidad o fenología del crecimiento primario de una especie está determinada endógenamente pero su expresión es modulada por factores ambientales; además, puede presentar variaciones intra-específicas e intra-individuales de origen ontogenético (Puntieri *et al.*, 1998; Costes *et al.*, 2006; Sabatier *et al.*, 2003). Conocer la fenología del crecimiento primario y sus variaciones para una especie permite establecer en qué período del año son mayores sus requerimientos ambientales. La fenología del crecimiento primario es bien evidente en especies caducifolias, dado que la expansión de hojas revela el inicio de una fase de alargamiento y su senescencia y caída el inicio de una fase de reposo (Estiarte & Peñuelas, 2015). En especies perennifolias, el conocimiento de la fenología demanda estudios detallados debido a que los marcadores morfológicos de las interrupciones del crecimiento pueden ser poco obvios (Barthélémy & Caraglio, 2007). Esta información es fundamental cuando se proyecta incorporar una especie en un agroecosistema, especialmente cuando éste es externo al área de distribución natural de la especie. Si bien la diversificación de los agroecosistemas es muy valorada hoy en día (Lin, 2011; FAO, 2015, 2017), la falta de adecuación de la fenología de una especie a la ventana temporal de condiciones ambientales favorables de la región receptora puede conducir a una merma en rendimiento productivo o a la pérdida del cultivo.

En la actualidad se ha incrementado el interés en el cultivo de especies vegetales con probadas propiedades nutraceuticas y/o medicinales, pero cuyos aprovechamientos actuales son de carácter extractivista (Muñoz *et al.*, 2015; Díaz-Forestier *et al.*, 2019). La zona noroccidental de la Patagonia es una de las regiones de clima templado con mayor diversidad biológica (Rovira *et al.*, 2008). Allí habitan más de 20 especies cuyos frutos tienen largas historias de consumo por parte de pueblos indígenas y pobladores rurales (de Mösbach, 1992; Damascos, 2011). Las áreas de distribución natural de estas especies se han reducido y fragmentado a partir de fines del siglo XIX debido a

demandas de uso de la tierra con fines productivos o habitacionales (Folchi, 2015). En la actualidad, los frutos de algunas de ellas son consumidos de forma ocasional por habitantes y visitantes, o recolectados para su comercialización (Muñoz *et al.*, 2015; Ochoa *et al.*, 2019). Pocas especies patagónicas con frutos comestibles han sido recientemente incluidas en sistemas agroproductivos, especialmente en Chile (Beraud & Tampe Pérez, 2017).

Entre las especies más valoradas en este sentido se encuentra *Ugni molinae* Turcz. (Myrtaceae), conocida en lengua mapuche como “uñi” y en castellano como “murta” o “murtilla”. Este arbusto patagónico de hasta 2 m de altura tiene valor cultural y comercial como fuente de alimento y por sus propiedades bioactivas asociadas a altos contenidos de compuestos fenólicos, proantocianidinas, flavonoides y carotenoides de sus frutos y hojas (Seguel *et al.*, 1999, 2000, 2009; Águila Chacón & Nahuelhual Muñoz, 2008; Avello *et al.*, 2009; Delporte *et al.*, 2007; Fredes *et al.*, 2020; López *et al.*, 2018; Suwalsky *et al.*, 2006; Augusto *et al.*, 2014; Junqueira-Goncalves *et al.*, 2015; Arancibia-Radich *et al.*, 2019; Espinoza-Tellez *et al.*, 2021). Los frutos de *U. molinae* fueron y son utilizados por el pueblo mapuche y por otros pobladores rurales de Chile, donde se encuentra gran parte de su área de distribución natural (Landrum, 1988; de Mösbach, 1992; Muñoz *et al.*, 2015). Si bien se dispone de información detallada para su propagación y cultivo en ese país (Doll *et al.*, 2012; Seguel *et al.*, 2009) y en Australia (Forbes-Smith, 2006), hay pocos datos publicados acerca de la fenología de su crecimiento primario (Seguel *et al.*, 1999; Smith-Ramírez *et al.*, 1998).

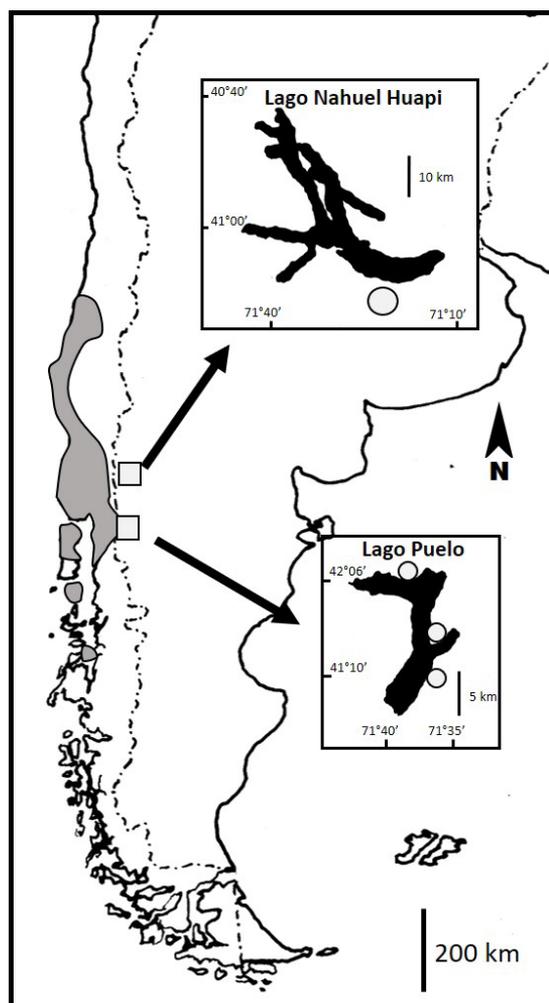
La distribución de *U. molinae* en Argentina está limitada a la cuenca del Lago Puelo y sus alrededores (mayormente en el Parque Nacional Lago Puelo, PNLP), y su aprovechamiento en zonas rurales es escaso (Ochoa *et al.*, 2019). Con el fin de promover el cultivo de *U. molinae* en Argentina, llevamos adelante un proyecto de investigación del cual ha derivado información referida a sus características morfo-arquitecturales y fenológicas básicas y a su multiplicación. Los primeros resultados de ese proyecto evidenciaron la alta factibilidad de multiplicación de *U. molinae* a partir de semillas o de estacas, con buenas posibilidades de generación en pocos años de individuos bien ramificados y sexualmente maduros

(Guenuleo *et al.*, 2020). En ese mismo proyecto se dio inicio al cultivo experimental de *U. molinae* tanto fuera como dentro de su área de distribución natural a partir de material vegetativo obtenido en poblaciones nativas de Argentina. El presente aporte tuvo como objetivo principal determinar la fenología del crecimiento primario y los tiempos de antesis y de maduración de frutos de plantas de *U. molinae* de origen argentino. Para ello se establecieron dos estudios independientes. En uno de ellos se evaluaron plantas de un año derivadas de material vegetativo de tres poblaciones naturales establecidas en un invernadero ubicado fuera del área de distribución natural de la especie. El segundo estudio incluyó plantas de cuatro años establecidas a cielo abierto en el PNLP.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Poblaciones de estudio*

Estudio 1: En invierno de 2018 se cortaron ramas vigorosas derivadas de la base de plantas de *U. molinae* de tres poblaciones ubicadas dentro de su área natural de distribución en Argentina (Fig. 1). Estas poblaciones se encuentran en el Cordón Derrumbe (CD; 42° 09' 56.66" S, 71° 36' 00.26" O, 354 msnm), en la base del cerro Currumahuida (CM; 42° 09' 19.26" S, 71° 36' 40.23" O, 286 msnm) y en proximidades del Puerto Silva, sobre la costa Norte del Lago Puelo (PS; 42° 13' 07.61" S, 71° 41' 11.03" O, 198 msnm). A partir de las ramas cortadas se prepararon estacas que fueron enraizadas en cama caliente en el vivero de la Universidad Nacional de Río Negro, ubicado en Bariloche (Río Negro, Argentina; 41° 07' 37.15" S, 71° 25' 30.10" O, 825 msnm). Las plantas fueron mantenidas en un invernadero no calefaccionado en macetas de tres litros conteniendo una mezcla de turba, perlita y compost de biosólidos en iguales proporciones. Quincenalmente se aplicó fertilizante orgánico Chase® (8% N, 4% K, 0,8% Mn, 1,4% P, 0,25% B, 0,13% Cl, 0,0025% Co, 0,03% Cu, 0,2% Fe, 0,1% Zn, 0,025% Mo, extracto de algas marinas 10%). El riego fue aportado por micro-aspersión periódica, en dos turnos diarios de ocho minutos. Se obtuvieron 98 plantas de CD, 41 de PS y 30 de CM; las diferencias entre poblaciones se relacionaron con la cantidad de ramas cortadas de las cuales derivaron estacas con capacidad de enraizamiento.



**Fig. 1.** Distribución natural de *Ugni molinae* (área en gris, modificado de Landrum, 1988). Se indican las ubicaciones de los lagos Nahuel Huapi y Puelo en el mapa general (cuadrados). En los detalles se ilustran los contornos de esos lagos, y se señalan (círculos) las ubicaciones del invernadero donde se desarrollaron las plantas derivadas de estacas (Bariloche, junto al lago Nahuel Huapi) y de los sitios donde se obtuvieron los esquejes: de norte a sur, Puerto Silva, Currumahuida y Cordón Derrumbe.

Al finalizar la estación de crecimiento 2018-2019 se marcó con una cinta plástica, en cada planta, el brote que había exhibido mayor crecimiento primario en ese período. A partir del 24 de octubre de 2019 se comenzaron a registrar semanalmente los nuevos

nudos desarrollados a partir de la yema apical de cada uno de los brotes marcados y los números de flores abiertas (en anthesis) en cada planta. Una flor fue calificada como “abierta” cuando sus cinco pétalos se encontraban desplegados, dejando visibles al estigma y a los estambres. Los registros de datos se detuvieron en abril de 2020, luego de tres semanas consecutivas sin producción de nuevos nudos en ninguna de las plantas. Mediante marcaciones de hojas distales de los brotes medidos se determinó que no se produjeron hojas nuevas entre abril y septiembre de 2020.

Estudio 2: Abarcó a 46 plantas de *U. molinae* de cuatro años establecidas en el PNLP, a menos de 1,5 km al E de la población silvestre más próxima. Estas plantas, de entre 20 y 70 cm de altura y entre 30 y 50 cm de ancho de copa, habían derivado de estacas obtenidas en 2015 a partir de plantas del PNLP (sin relación a las procedencias del estudio 1), y fueron plantadas en una superficie de 60 m<sup>2</sup> (42° 05' 21.06" S, 71° 37' 05.97" O, 202 msnm), en sustrato compuesto de una mezcla de arena y compost de biosólidos, enriquecida con una dosis de 500 g de Biobloemen® (abono orgánico concentrado). Estas plantas recibieron riego por goteo. Se aplicó desmalezamiento manual periódicamente. Se verificó el momento de inicio del crecimiento primario de *U. molinae* mediante observaciones semanales a partir de septiembre de 2019 (es decir, en el inicio del quinto período de crecimiento de esas plantas). En la primera semana de octubre de 2019, cuando se observaron los primeros indicios de brotación, dos de los brotes de mayor tamaño desarrollados por cada planta en la estación de crecimiento 2018-2019 fueron marcados con cintas plásticas. Estos brotes fueron: aquel que se encontraba a mayor altura (en adelante “brote alto”, BA) y el brote que había alcanzado mayor longitud (“brote largo”, BL). Sólo en dos plantas el brote más alto fue el de mayor longitud; en una de ellas ese brote fue considerado BA y en la restante BL. La selección de estos dos brotes por planta se relaciona con el hecho de que los brotes de mayor tamaño en plantas de *U. molinae* que han alcanzado la fase de desarrollo adulta pueden derivar de ejes vigorosos basales o del eje que ha alcanzado mayor altura (Guenuleo *et al.*, 2020). Por esta razón, el vigor de crecimiento de una planta puede estar mejor referenciado por los brotes basales que por los brotes superiores. Ante esta posibilidad,

se decidió registrar los crecimientos de ambos brotes. Cada dos o tres semanas se registraron el número de nudos desarrollados a partir de la yema apical de cada uno de los brotes marcados y los números de flores y frutos presentes en cada planta. Al igual que en el estudio 1 se consignó, en cada fecha de medición, el número de flores abiertas (en anthesis) por planta. Las observaciones periódicas se mantuvieron hasta el 31 de marzo de 2020, cuando ya no se observaron cambios en las producciones de nudos de los brotes marcados ni en el inicio de la maduración de nuevos frutos. Se registró el momento de inicio de la maduración de los frutos (cuajado) en base a su coloración, que vira de verde a castaño. Dado que en esta especie los frutos maduros pueden exhibir importantes variaciones de color (entre rosa pálido y rojo oscuro o morado), para determinar el momento de plena maduración se combinaron las percepciones visual, aromática y gustativa.

#### Análisis de datos

Para cada uno de los brotes marcados de las plantas de los estudios 1 y 2, se evaluó la tasa diaria de producción nudos relativa al número de nudos inicial (TPN) mediante la ecuación:

$$TPN_{1-0} = (n_1 - n_0) / (n_0 * t_{1-0}),$$

(modificada de Květ *et al.*, 1971) donde  $n_0$  y  $n_1$  son los números de nudos de un brote registrados en los tiempos 0 y 1 respectivamente, y  $t_{1-0}$  es el número de días transcurrido entre los dos registros. El valor más elevado de TPN de cada planta fue designado TPN máxima (TPN<sub>max</sub>). Para cada planta se determinó la duración del crecimiento estacional de los brotes medidos (período entre el inicio de la brotación y el último registro con TPN>0).

Los datos de las plantas del estudio 1 fueron agrupados de acuerdo con los patrones generales de las curvas de variación en el tiempo de TPN, siguiendo los ejemplos de trabajos previos (Puntieri *et al.*, 1998, 2018). Las proporciones de brotes de cada procedencia (CD, PS y CM) que se desarrollaron de acuerdo a cada uno de los patrones identificados fueron comparadas mediante una prueba de Chi-cuadrado. La TPN<sub>max</sub>, la duración del crecimiento y el número de nudos de los brotes medidos fueron comparados entre procedencias y entre grupos mediante pruebas no-

paramétricas de Kruskal-Wallis; las desviaciones de las distribuciones de estas variables respecto de la normalidad (prueba de Kolmogorov-Smirnov) y sus variancias heterogéneas (prueba de Bartlett), aún después de aplicar transformaciones, impidieron el empleo de pruebas estadísticas paramétricas (Sokal & Rohlf, 1981).

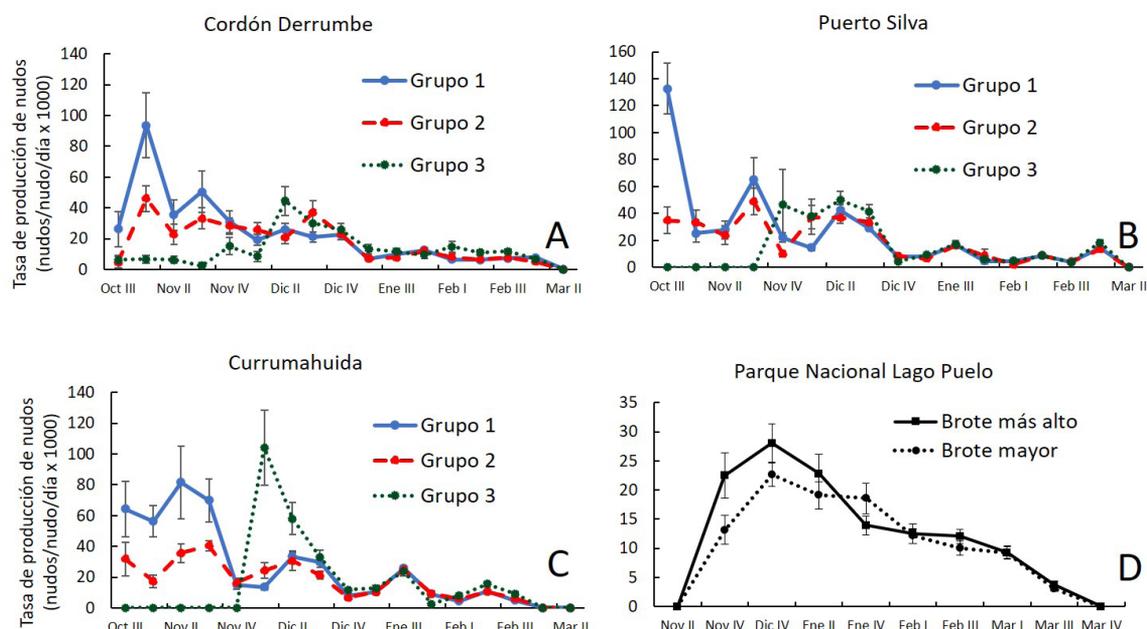
Para el estudio 2, el número de nudos desarrollados por brote se distribuyó normalmente y las variancias fueron similares para BA y BL, por lo cual esa variable se comparó mediante análisis de variancia de una vía y mediante análisis de covariancia (ANCOVA) en el cual se incluyó el tipo de brote como factor fijo y la  $TPN_{max}$  como covariable. En todas las comparaciones se aplicó un nivel de significación del 5%.

Para los dos estudios se registraron los números de plantas con producción de hojas nuevas en sus brotes ( $TPN > 0$ ) y los porcentajes de plantas con flores en antesis en cada una de las fechas de registro.

## RESULTADOS

### Estudio 1

En base a las curvas de variación de la TPN se definieron tres grupos de brotes (*GTPN*; Fig. 2A-C). *GTPN 1*:  $TPN_{max}$  al inicio del período de medición sin que los valores posteriores de TPN alcanzaran la mitad de la  $TPN_{max}$ . *GTPN 2*:  $TPN_{max}$  registrada al inicio del período de medición, pero con valores posteriores semejantes a la  $TPN_{max}$ . *GTPN 3*: TPN inicial baja y la  $TPN_{max}$  registrada luego de transcurridas varias semanas de baja TPN. Para todos los brotes, la TPN descendió al final del mes de diciembre, luego de transcurridas nueve semanas desde el primer registro de datos. Los números de plantas de cada procedencia correspondientes a los *GTPN 1, 2 y 3* respectivamente fueron los siguientes: CD: 30, 48 y 20 plantas, PS: 14, 15 y 12 plantas y CM: 10, 15 y 5 plantas. Las proporciones de brotes correspondientes a cada *GTPN* fueron similares para las tres procedencias ( $\chi^2 = 2,7$ ;  $p > 0,1$ ).



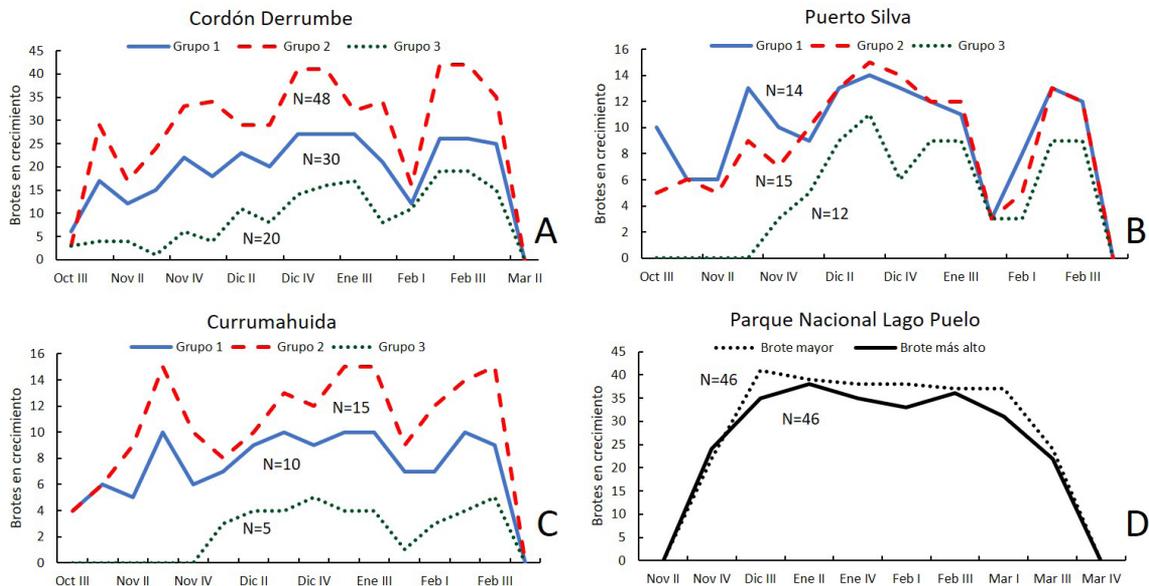
**Fig. 2.** Variación a lo largo de la estación de crecimiento de la tasa relativa de producción de nudos (TPN; media  $\pm$  1 error estándar) para plantas desarrolladas en invernadero derivadas de estacas a partir de ramas obtenidas en los sitios Cordón Derrumbe (A), Puerto Silva (B) y Currumahuida (C), y de plantas desarrolladas a cielo abierto en el Parque Nacional Lago Puelo (D). En el eje de abscisas se indican mes y número de semana del mes (I, II, III, IV). En A, B y C se diferencian las plantas con tres patrones diferentes de variación de la tasa de producción de nudos (Grupos 1, 2 y 3). En D se diferencian los brotes correspondientes a los ejes ubicados a mayor altura en las plantas y los brotes de los ejes de mayor tamaño.

La  $TPN_{max}$  varió de forma significativa entre  $GTPN$  (prueba de Kruskal-Wallis,  $H = 51,4$ ;  $p < 0,001$ ) pero no entre procedencias ( $H = 1,4$ ;  $p > 0,1$ ). La mediana de la  $TPN_{max}$  fue mayor para los brotes del  $GTPN 1$  (0,14 nudos/nudo/día) que para los brotes de los  $GTPN 2$  y  $3$  (0,08 nudos/nudo/día en ambos  $GTPN$ ). La mayoría de los brotes de las tres procedencias y de los tres  $GTPN$  se encontraban en crecimiento en los períodos entre la segunda mitad de diciembre y la primera de enero, y entre la segunda mitad de febrero y la primera de marzo (Fig. 3A-C). Entre esos dos períodos (segunda mitad de enero a primera de febrero) la mayoría de los brotes no produjeron hojas nuevas.

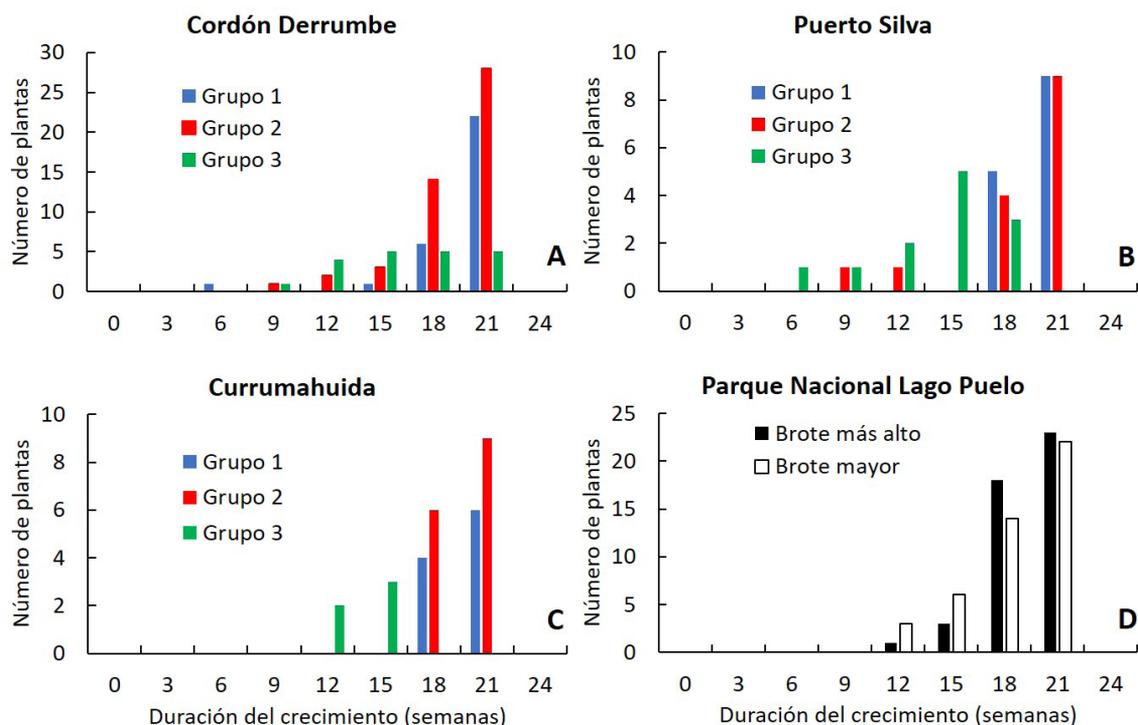
La duración del crecimiento fue menor para los brotes del  $GTPN 3$  que para los de  $GTPN 1$  y  $2$  ( $H = 47,1$ ;  $p < 0,001$ ; Fig. 4). No se registraron diferencias significativas en la duración del crecimiento entre procedencias ( $H = 1,0$ ;  $p > 0,1$ ). El número de nudos desarrollados al final de la estación de crecimiento difirió entre  $GTPN$  ( $H = 28,8$ ;  $p < 0,001$ ): la mediana

fue mayor para  $GTPN 1$ , 19 nudos, que para  $GTPN 2$ , 18 nudos, y  $GTPN 3$ , 14 nudos. También se registraron diferencias en número de nudos entre procedencias ( $H = 11,9$ ;  $p < 0,01$ ): la mediana fue mayor para la procedencia CM, 19 nudos, que para PS y CD, 17 nudos en ambos casos. Para las tres procedencias se verificó una relación positiva entre el número de nudos desarrollados por un brote y la duración de su alargamiento, aunque con importante dispersión para valores de duración elevados (Fig. 5).

El porcentaje de plantas que desarrollaron flores fue del 26,5% para la población CD y del 36,6% para la población PS. Ninguna de las plantas de la población CM floreció durante el estudio. La proporción de plantas que florecieron fue menor para  $GTPN 3$  que para  $GTPN 1$  y  $2$  ( $\chi^2 = 8,43$ ,  $p < 0,05$ ). El mayor porcentaje de flores en anthesis ocurrió en la primera mitad de diciembre (Fig. 6A). En ninguna de las plantas de este estudio se completó la maduración de frutos.



**Fig. 3.** Variaciones en el número de brotes en crecimiento a lo largo del período de estudio para plantas desarrolladas en invernadero derivadas de estacas a partir de ramas obtenidas en los sitios Cordón Derrumbe (A), Puerto Silva (B) y Currumahuida (C), y de plantas desarrolladas a cielo abierto en el Parque Nacional Lago Puelo (D). En el eje de abscisas se indican meses y número de semana del mes (I, II, III, IV). En A, B y C se diferencian las plantas con tres patrones diferentes de variación de la tasa de producción de nudos (Grupo 1, 2 y 3). En D se diferencian los brotes correspondientes a los ejes ubicados a mayor altura en las plantas y los brotes de los ejes de mayor tamaño. Se indican los números de brotes correspondientes a cada línea (N).



**Fig. 4.** Distribuciones de frecuencias de las duraciones del crecimiento de los brotes de plantas de *Ugni molinae* desarrolladas en invernadero derivadas de estacas de los sitios Cordón Derrumbe (A), Puerto Silva (B) y Currumahuida (C), y de plantas desarrolladas a cielo abierto en el Parque Nacional Lago Puelo (D). En A, B y C se diferencian las plantas con tres patrones diferentes de variación de la tasa de producción de nudos (Grupos 1, 2 y 3). En D se diferencian los brotes correspondientes a los ejes ubicados a mayor altura en las plantas y los brotes de los ejes de mayor tamaño.

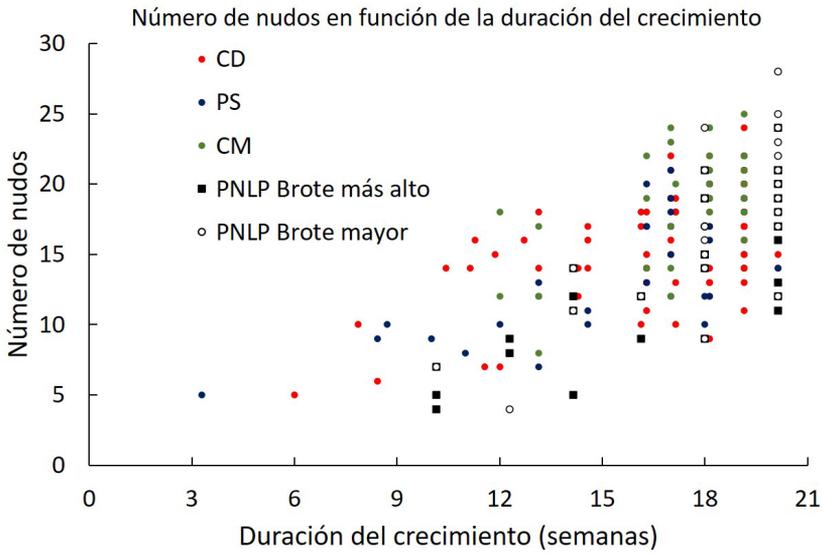
### Estudio 2

La  $TPN_{max}$  se registró dentro de los primeros dos meses y medio de alargamiento (entre noviembre y enero) tanto en BA como en BL (Fig. 2D). La comparación de  $TPN_{max}$  entre BA y BL con la prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas ( $BA > BL$ ;  $H = 7,9$ ,  $p < 0,05$ ). Para la mayoría de los brotes no se detectaron períodos intermedios de interrupción del alargamiento (Fig. 3D). El crecimiento primario de los brotes marcados se produjo a lo largo de un período máximo de 20 semanas; algunos brotes completaron su alargamiento en alrededor de 12 semanas (Fig. 4D).

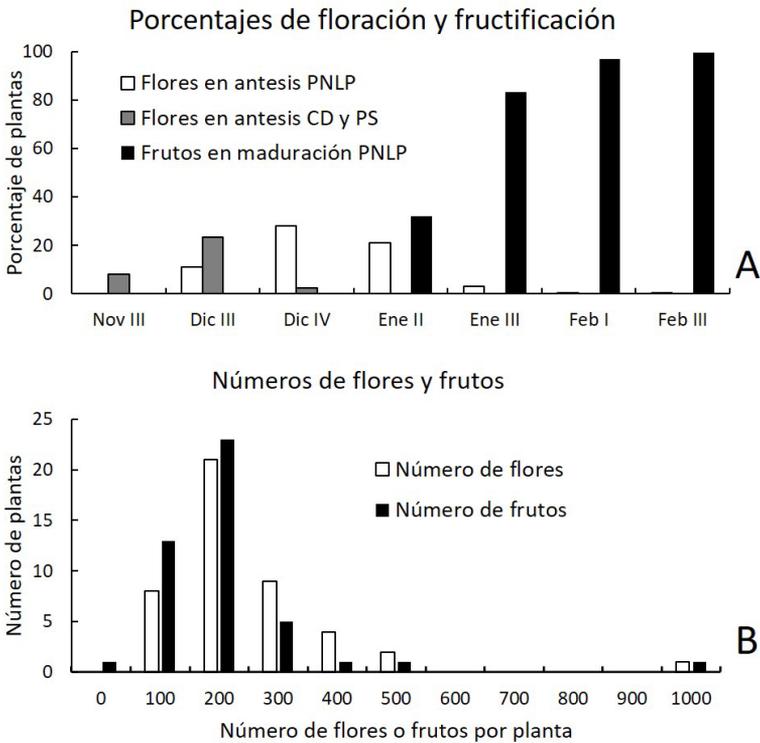
El promedio de número de nudos desarrollados por los brotes marcados fue semejante en BL y BA (medias de 17,4 y 15,4 nudos, respectivamente;  $F = 3,5$ ;  $p > 0,05$ ). Mediante ANCOVA se determinó que el número de nudos desarrollados por brote no dependió de la  $TPN_{max}$  ( $F = 1,9$ ;  $p > 0,1$ ), pero sí del

tipo de brote considerado ( $F = 4,9$ ;  $p < 0,05$ ); para igual  $TPN_{max}$ , los BA desarrollaron mayor número de nudos al final de la estación de crecimiento que los BL. La duración del crecimiento fue similar para los BL (mediana = 18 semanas) que para los BA (20 semanas;  $H = 0,45$ ;  $p > 0,05$ ). El número de nudos de un brote se relacionó positivamente con la duración de su crecimiento (Fig. 5).

Para esta población se registraron flores en antesis entre los meses de diciembre y enero (Fig. 6A). En cada momento de observación los números de flores en antesis fueron bajos en relación con los números totales de estructuras reproductivas en desarrollo, lo cual determinó que los porcentajes de plantas con flores en antesis fueran también bajos ( $< 30\%$ ) pese a que todas las plantas desarrollaron flores y frutos (Fig. 6A). Los frutos comenzaron a tomar el color indicativo del inicio de la maduración en el mes de enero, y alcanzaron el color, el aroma



**Fig. 5.** Relación entre el número de nudos desarrollados y la duración del período de crecimiento por brote para las plantas derivadas de estacas de los sitios Cordón Derrumbe (CD), Puerto Silva (PS) y Currumahuida (CM), y para las plantas desarrolladas en el Parque Nacional Lago Puelo (PNLP, diferenciando brote mayor y brote más alto).



**Fig. 6. A:** Variaciones a lo largo de la estación de crecimiento de los porcentajes de plantas con flores en antesis en el Parque Nacional Lago Puelo (PNLP) y en invernadero (procedencias Cordón Derrumbe, CD, y Puerto Silva, PS), y de los porcentajes de plantas con frutos en desarrollo en el PNLP. **B:** Distribuciones de frecuencias de los números totales de flores y de frutos por planta en el PNLP.

y el gusto que indican maduración plena en el mes de febrero (entre tres y cuatro meses luego del inicio de la brotación). Se cosecharon frutos maduros entre uno y dos meses después del inicio de la coloración de los frutos. La mayoría de las plantas desarrollaron entre 100 y 300 frutos, en concordancia con las sumas de flores registradas (Fig. 6B).

## DISCUSIÓN

### *Tasa máxima, duración y plasticidad del crecimiento en brotes de U. molinae*

En este trabajo se evaluaron la fenología y el patrón de crecimiento primario para plantas de *U. molinae* de dos edades (uno y cuatro años) derivadas de estacas y desarrolladas en condiciones contrastantes. Para las plantas de las dos edades y condiciones, el período de crecimiento primario de los brotes abarcó entre fines de octubre y marzo, y se extendió, como máximo, por alrededor de 20 semanas. Tanto la fenología como la duración del crecimiento registradas aquí para *U. molinae* son comparables, en términos generales, con las obtenidas para brotes vigorosos de otras especies leñosas de Patagonia (Puntieri *et al.*, 1998, 2018; Salgado *et al.*, 2020). Se destaca como diferencia notable entre las plantas de *U. molinae* de las dos edades la variabilidad en el patrón de crecimiento primario. Entre las plantas de un año dicha variabilidad fue alta debido a las diferencias (dentro de cada procedencia de plantas) en cuanto al momento en que la tasa de producción de nudos alcanzó su valor máximo. La mayoría de los brotes de las plantas de un año presentaron la tasa máxima de producción de nudos al inicio de la estación de crecimiento, seguida por un descenso en el crecimiento (*GTPN 1* y *2*). La mayoría de los brotes en los cuales la tasa máxima de producción de nudos fue tardía (*GTPN 3*) iniciaron su brotación alrededor de un mes más tarde que los demás brotes. Por otro lado, el crecimiento de los brotes de las plantas de cuatro años desarrolladas en el PNLP presentó siempre una tasa máxima temprana, que fue menor que la registrada en las plantas de un año. En las plantas de cuatro años, los brotes ubicados a mayor altura y los derivados del eje más vigoroso de la planta (en general no localizado en el ápice de la copa), se asemejaron en sus patrones de crecimiento a los brotes de los *GTPN 1* y *2*, respectivamente,

de las plantas de un año, aunque presentaron tasas de crecimiento menores que éstos. Los brotes vigorosos no apicales compensaron la menor tasa de crecimiento máxima con un menor descenso de la tasa de crecimiento luego de alcanzado ese máximo.

Independientemente de la edad de las plantas y del momento en que ocurre la tasa máxima de crecimiento, los brotes de *U. molinae* pueden continuar produciendo nuevas hojas durante la segunda mitad del verano, aunque con tasas de producción relativamente bajas. Dicha producción de hojas prolonga la duración del crecimiento e incide significativamente en el tamaño de los brotes al final de su alargamiento.

Los menores niveles de variación en la producción de nudos y las menores tasas máximas de producción de nudos en las plantas de cuatro años desarrolladas en el PNLP en relación con las plantas de un año podrían relacionarse con la fase ontogenética más regular y avanzada de las primeras. Es frecuente que las plantas en instancias más avanzadas de su ontogenia expresen menor variabilidad en la estructura de sus brotes (Barthélémy & Caraglio 2007). Para la mayoría de las especies patagónicas estudiadas hasta el momento se observaron, aún para ejemplares juveniles, altos niveles de homogeneidad intra-específica en cuanto a los tiempos de brotación estacional y de tasa máxima de alargamiento (Puntieri *et al.*, 1998, 2018; Stecconi *et al.*, 2000, 2017; Salgado *et al.*, 2020), en tanto que para pocas especies (*Schinus patagonica* (Phil.) I.M. Johnst. y *Maytenus boaria* Mol.) se registraron variaciones notables en el inicio de la brotación y en el período de ocurrencia de la tasa máxima de producción de hojas (Salgado *et al.*, 2020).

Las variaciones fenológicas a niveles intrapoblacional y/o intra-individual revelan diferencias funcionales entre ejes que inciden en la arquitectura de las plantas (Costes *et al.*, 2006) y que pueden resultar beneficiosas ante cambios imprevisibles en las condiciones ambientales. Por ejemplo, aquellos ejes en los cuales se demora la expansión de las hojas podrían evitar la exposición a heladas tardías, en tanto que aquellos ejes cuyos crecimientos primarios finalizan tempranamente tendrían un tiempo de rusticación más prolongado antes de las heladas de otoño. La plasticidad en términos de producción de órganos les permite a las plantas enfrentar condiciones ambientales sub-óptimas

(Henn *et al.*, 2018; Pfennigwerth *et al.*, 2017), e incrementa las probabilidades de aclimatación de una especie a sitios fuera de su área de distribución natural.

Si bien todas las plantas utilizadas en este estudio derivaron de estacas producidas a partir de ramas obtenidas de varias poblaciones naturales, los resultados indican que el desarrollo a lo largo de cuatro años desde el enraizamiento sería suficiente para que las plantas de *U. molinae* alcanzaran la instancia de desarrollo no jerárquico, en el cual el sistema de ramas se compone de ejes orientados verticalmente y con brotes de tamaños similares (Guenuleo *et al.*, 2020). En esta fase de desarrollo la floración se presenta en toda la copa, tanto en ramas largas como en ramas cortas, y se inicia la formación de brotes vigorosos derivados de yemas cercanas al suelo o subterráneas (derivadas de rizomas; Guenuleo *et al.*, 2020). En esta instancia del desarrollo de *U. molinae*, sería pertinente, dada la densidad de la ramificación basal y con miras al cultivo de esta especie para la producción de frutos, el raleo de ramas vigorosas basales para favorecer el acceso de los polinizadores a las flores y a la cosecha de los frutos. Las podas basales de ejemplares con características deseables pueden ser aprovechadas para multiplicarlos por medio de estacas.

#### *Variaciones intra-estacionales en las tasas de crecimiento*

Uno de los factores que pueden incidir en las variaciones en la tasa de crecimiento de un brote es el número de primordios de la yema precedente a ese brote, es decir, el nivel de preformación. Altos niveles de preformación determinan el alargamiento simultáneo de mayor número de órganos, lo cual se traduce en altas tasas de crecimiento al producirse la brotación de primavera (Puntieri *et al.*, 1998). Por otro lado, el hecho de que la tasa máxima de producción de hojas ocurra en etapas más avanzadas de la estación de crecimiento indica la prevalencia de neoformación de órganos sobre la preformación (Guédon *et al.*, 2006). Para algunas especies es sabido que las variaciones en el número de hojas preformadas en las yemas de invierno se relacionan con las fases ontogenéticas en las que se encuentran una planta y los ejes que la componen (Puntieri *et al.*, 2000, 2007; Sabatier *et al.*, 2003; Souza *et al.*, 2000). Es decir que las variaciones en la dinámica

de producción de hojas de los brotes de *U. molinae* podrían evidenciar diferencias ontogenéticas entre los brotes medidos.

La producción de hojas en las plantas de *U. molinae* de un año descendió notablemente entre fines de enero y principios de febrero, y ascendió a mediados de febrero (Fig. 3). Los descensos estivales en la producción de hojas han sido mencionados para otras especies leñosas de la Patagonia andina de Argentina (Puntieri *et al.*, 1998; Stecconi *et al.*, 2000; Sosa & Puntieri, 2016; Salgado *et al.*, 2020), y si bien se los podría vincular con factores ambientales (temperatura y/o disponibilidad de agua), hasta el momento no se han encontrado evidencias contundentes en ese sentido. En *U. molinae*, el descenso estival en la tasa de crecimiento puede reconocerse *a posteriori* por la presencia de un par de hojas que, aunque se reconocen como nomofilos por su contorno y consistencia, tienen menor tamaño que las hojas previas y las hojas subsiguientes (J. Puntieri, obs. pers.). Este patrón de crecimiento primario se asemeja al crecimiento calificado como “bicíclico” que se observa en especies de los géneros *Cedrus*, *Juglans*, *Pinus* y *Quercus*, entre otros, aunque en esos casos el biciclismo implica una detención más prolongada entre picos de alargamiento y mayor nivel de diferenciación foliar entre los dos pulsos, por la formación de catafilos que cubren la yema terminal entre los pulsos (Sabatier *et al.*, 2003; Cline & Harrington, 2007).

#### *Desarrollo de flores y frutos*

El aporte principal de este trabajo en cuanto a la floración y la fructificación de *U. molinae* procede de las plantas desarrolladas en el PNL, la mayoría de las cuales desarrollaron estructuras reproductivas en sus estaciones de crecimiento cuarta y quinta. El período de floración registrado aquí comprendió, principalmente, los meses de diciembre y enero, en concordancia con la información disponible para Chile (Smith-Ramírez *et al.*, 1998; Nissen *et al.*, 2010). Los primordios florales en *U. molinae* derivan de los primeros nudos desarrollados durante el alargamiento de un brote y continúan formándose a partir de nudos subsiguientes del mismo brote, lo cual determina cierto grado de amplitud fenológica en la floración de cada planta e incluso de un mismo brote (Guenuleo *et al.*, 2020), tal como ocurre en *Luma apiculata* (DC.) Burret, otra especie de

Myrtaceae de Patagonia (Puntieri *et al.*, 2018). Por otro lado, los bajos porcentajes de plantas de *U. molinae* con flores en antesis en cada momento de observación (Fig. 6A) se explican por el corto período en que cada flor permanece abierta. Los números de flores y frutos en cada una de estas plantas presentaron alto nivel de correspondencia, lo cual sugeriría que la presencia de insectos polinizadores en esa población fue adecuada, habida cuenta del bajo nivel de autopolinización que se presenta en esta especie (Neira *et al.*, 2003).

Respecto de las plantas de un año (estudio 1) fueron muy notables las diferencias entre procedencias en cuanto al desarrollo de flores: presentes en las plantas de las procedencias Puerto Silva y Cordon Derrumbe y ausentes en las de Currumahuida. Es muy probable que esas diferencias se deban a la condición de las plantas cuyas ramas fueron cortadas para formar las estacas. Esto explicaría el hecho de que los brotes de Currumahuida desarrollaran mayor número de nudos que los de las otras dos procedencias. Los cambios en la morfología de los brotes desarrollados por un eje en fases sucesivas de la secuencia ontogenética de su especie, suelen incluir el incremento en el desarrollo de estructuras reproductivas y la merma en el crecimiento vegetativo (e.g. Caesar & Macdonald, 1983). Por ello, podría asumirse que los ejes de Currumahuida de los cuales derivaron las estacas habrían estado en una fase ontogenética menos avanzada que los de las restantes procedencias. La dependencia de *U. molinae* respecto de los insectos polinizadores (Neira *et al.*, 2003) explicaría la falta de cuajado de frutos en el invernadero.

En este estudio registramos un lapso de alrededor de dos meses entre el pico de floración y la maduración de los frutos, en concordancia con los resultados reportados por Smith-Ramírez *et al.* (1998) para Chile. Considerando las demás especies de mirtáceas patagónicas, ese lapso es intermedio entre los de especies con frutificación más próxima a la floración (como *L. apiculata*) y los de especies con floración y fructificación más distanciadas entre sí (como *Myrceugenia* spp.; Smith-Ramírez *et al.*, 1998). Cabe destacar que los frutos inmaduros de *U. molinae* adquieren forma y coloración semejantes a las de los frutos maduros (rojo o castaño oscuro) cerca de un mes antes de alcanzar el aroma y el sabor que los distingue.

## CONCLUSIONES

Si bien el crecimiento primario de *U. molinae* se produce principalmente en el período primavera-verano, pueden encontrarse variaciones notables respecto del momento de tasa de crecimiento primario máxima en plantas de un año derivadas de estacas. Luego de cuatro/cinco años desde el enraizamiento de estacas, los brotes desarrollados por las plantas presentan menores niveles de variación en su crecimiento primario y buen desarrollo de flores y, potencialmente, de frutos (que depende de la disponibilidad de polinizadores). La floración alcanza su nivel máximo entre fines de diciembre y principios de enero. La permanencia de cada flor en antesis es relativamente corta. La maduración de los frutos, que insume cerca de dos meses desde el pico de floración, debe verificarse por la percepción de tamaño, color, aroma y gusto.

## CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

FN, SN y JGP realizaron el mantenimiento y los registros de datos de las plantas establecidas en Bariloche. Todos los co-autores evaluaron el crecimiento de las plantas del Parque Nacional Lago Puelo y contribuyeron en la redacción y corrección del texto.

## AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por la Universidad Nacional de Río Negro, Sede Andina (PI UNRN 40-B-663). Los autores agradecen la colaboración del personal de la Intendencia del Parque Nacional Lago Puelo en el riego de las plantas de *U. molinae* allí establecidas.

## BIBLIOGRAFÍA

- ÁGUILA CHACÓN, C. & L. NAHUELHUAL MUÑOZ. 2008. Cultivo de murtilla (*Ugni molinae* Turcz.) como alternativa de diversificación productiva para la agricultura familiar campesina de la Cordillera de la Costa. *Agro Sur* 36: 158-167.  
<https://doi.org/10.4206/agrosur.2008.v36n3-05>

- ARANCIBIA-RADICH, J., R. GONZÁLEZ-BLÁZQUEZ, M. ALCALÁ, M. MARTÍN-RAMOS, M. VIANA, S. ARRIBAS, C. DELPORTE, M. FERNÁNDEZ-ALFONSO, B. SOMOZA & M. GIL-ORTEGA. 2019. Beneficial effects of murtilla extract and madecassic acid on insulin sensitivity and endothelial function in a model of diet-induced obesity. *Sci. Rep.* 9: 599.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-36555-1>
- AUGUSTO, T.R., E.S. SCHEUERMANN SALINAS, S.M. ALENCAR, M.A. D'ARCE, A. COSTA DE CAMARGO & T.A. VIEIRA. 2014. Phenolic compounds and antioxidant activity of hidroalcoholic extracts of wild and cultivated murtilla (*Ugni molinae* Turcz.). *Food Sci. Technol.* 34: 667-673.  
<https://doi.org/10.1590/1678-457X.6393>
- AVELLO, M., R. VALDIVIA, R. SANZANA, MA. MONCADA, S. MENNICKENT, V. AESCHLIMANN, M. BINTTNER & J. BECERRA. 2009. Extractos antioxidantes y antimicrobianos de *Aristolelia chilensis* y *Ugni molinae* y sus aplicaciones como preservantes en productos cosméticos. *Bol. Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas* 8: 469-478.
- BARTHÉLÉMY, D. & Y. CARAGLIO. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Ann. Bot.* 99: 375-407.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
- BERAUD, M.R. & J. TAMPE PÉREZ. 2017. Efectos del ácido giberélico, N6-bencilaminopurina y fluridona sobre la germinación in vitro de *Aristolelia chilensis*. *Bosque* 38: 593-597.  
<https://doi.org/10.4067/S0717-92002017000300017>
- CAESAR, J.C. & D. MACDONALD. 1983. Shoot development in *Betula papyrifera*. II. Comparison of vegetative and reproductive short-shoot growth. *Canad. J. Bot.* 61: 3066-3071.  
<https://doi.org/10.1139/b83-343>
- CLINE, M.G. & C.A. HARRINGTON. 2007. Apical dominance and apical control y multiple flushing of temperate wood species. *Canad. J. For. Res.* 37: 74-83.  
<https://doi.org/10.1139/x06-218>
- COSTES, E., P.-E. LAURIE & J.L. REGNARD. 2006. Analyzing fruit tree architecture: implications for tree management and fruit production. *Horticultural Reviews* 32, JULES JANICK (ed.).
- DAMASCOS, M.A. 2011. *Arbustos silvestres con frutos carnosos de Patagonia. Calidad - Propiedades - Usos*. Fondo Editorial Rionegrino, Viedma.
- DELPORTE, C., N. BACKHOUSE, V. INOSTROZA, M.C. AGUIRRE, N. PEREDO, X. SILVA, R. NEGRETE & H.F. MIRANDA. 2007. Analgesic activity of *Ugni molinae* (murtilla) in mice models of acute pain. *J. Ethnopharmacol.* 30: 162-165.  
<https://doi.org/10.1016/j.jep.2007.02.018>
- DE MÖSBACH, E.W. 1992. *Botánica Indígena de Chile*. Editorial Andrés Bello, Santiago de Chile.
- DÍAZ-FORESTIER, J., P. LEÓN-LOBOS, A. MARTICORENA, J.L. CELIS-DIEZ & P. GIOVANNINI. 2019. Native Useful Plants of Chile: A Review and Use Patterns. *Econ. Bot.* 20: 1-15.  
<https://doi.org/10.1007/s12231-019-09447-2>
- DOLL, U., I. RODRÍGUEZ, C. SOTO & I.C. RAZMILIC. 2012. Propagación de estacas y concentración de taninos y flavonoides en hojas de dos procedencias de *Ugni molinae* de la región del Maule (Chile). *Bosque* 32: 203-209.  
<https://doi.org/10.4067/S0717-92002012000200010>
- ESPINOZA-TELLEZ, T., J.M. BASTÍAS-MONTES, R. QUEVEDO-LEÓN, E. VALENCIA-AGUILAR, O. DÍAZ-CARRASCO, M.A. SOLANO-CORNEJO & F. MESA-MESINA. 2021. The murta (*Ugni molinae*) and its beneficial health properties: A review. *Sci. Agropecuaria* 12: 121-131.  
<https://doi.org/10.17268/sci.agropecu.2021.14>
- ESTIARTE, M. & J. PEÑUELAS. 2015. Alteration of the phenology of leaf senescence and fall in winter deciduous species by climate change: effects on nutrient proficiency. *Global Change Biol.* 21: 1005-1017. <https://doi.org/10.1111/gcb.12804>
- FAO. 2015. *Climate change and food security: risks and responses*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma.
- FAO. 2017. *The future of food and agriculture – Trends and challenges*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma.
- FORBES-SMITH, M. 2006. *Tazziberry™ (Myrtus ugni) - Production protocols*. Rural Industries Research and Development Corporation, Sydney.
- FREDES, C., A. PARADA, J. SALINAS & P. ROBERT. 2020. Phytochemicals and traditional use of two southernmost Chilean berry fruits: murta (*Ugni molinae* Turcz) and calafate (*Berberis buxifolia* Lam.). *Foods* 9: 54.  
<https://doi.org/10.3390/foods9010054>
- FOLCHI, M. 2015. Historia de las áreas protegidas en Chile. En: Simonetti-Grez, G., J.A. Simonetti & G. Espinoza (Eds.). *Conservando el Patrimonio Natural de Chile: el Aporte de las Áreas Protegidas*,

- pp. 33-60. Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo, Santiago de Chile.
- GUÉDON, Y., J. PUNTIERI; S. SABATIER & D. BARTHÉLÉMY. 2006. Relative extents of preformation and neoformation in tree shoots: analysis by a deconvolution method. *Ann. Bot.* 98: 835-844. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl164>
- GUENULEO, B., S. TORREGO, S. STEFE, F. NERANZI, E.L.N. MONCUNILL, S. NAÓN, M.L. CARDOZO, E. MARTÍNEZ, J.J. OCHOA & J. PUNTIERI. 2020. Características morfoarquitecturales y fenológicas de *Ugni molinae* (Myrtaceae): una especie arbustiva andino-patagónica con frutos comestibles. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 55: 215-230. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v55.n2.26034>
- HENN J.J., V. BUZZARD, B.J. ENQUIST, A.H. HALBRITTER, K. KLANDERUD, B.S. MAITNER, S.T. MICHALETZ, C. PÖTSCH, L. SELTZER, R.J. TELFORD, Y. YANG, L. ZHANG & V. VANDVIK. 2018. Intraspecific trait variation and phenotypic plasticity mediate Alpine plant species response to climate change. *Front. Plant Sci.* 9: 1548. <https://doi:10.3389/fpls.2018.01548>
- JUNQUEIRA-GONCALVES, M. P., L. YANEZ, C. MORALES, M. NAVARRO, R.A. CONTRERAS & G.E. ZUNIGA. 2015. Isolation and characterization of phenolic compounds and anthocyanins from murta (*Ugni molinae* Turcz.) fruits. Assessment of antioxidant and antibacterial activity. *Molecules* 20: 5698-5713. <https://doi.org/10.3390/molecules20045698>
- KVĚT, J., J.P. ONDOK, J. NEČAS & P.G. JARVIS. 1971. Methods of growth analysis. In: SESTÁK, Z., J. CATSKÝ & P.G. JARVIS (Eds.). *Plant Photosynthetic Production, Manual of Methods*, pp. 343-391. Juek NV Pub., The Hague.
- LANDRUM, L.R. 1988. The myrtle family (Myrtaceae) in Chile. *Calif. Acad. Sci.* 45: 277-317.
- LIN, B. 2011. Resilience in agriculture through crop diversification: adaptive management for environmental change. *BioScience* 61: 183-193. <https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.3.4>
- LÓPEZ J., A. VEGA-GÁLVEZ, A. RODRÍGUEZ, E. URIBE & C. BILBAO-SAINZ. 2018. Murta (*Ugni molinae* Turcz.): a review on chemical composition, functional components and biological activities of leaves and fruits. *Chilean J. Agric. Anim. Sci.* 34: 1-14. <https://doi.org/10.4067/S0719-38902018005000205>
- MUÑOZ M., D. AEDO & J. SAN MARTÍN. 2015. Antecedentes sobre la recolección y comercialización de productos forestales no madereros (PFNM), en localidades rurales de la región del Maule, Chile central. *Bosque* 36: 121-125. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002015000100013>
- NEIRA M., E.R. SYLVESTER, M. RIVEROS, R. CARRILLO & C. CÁRDENAS. 2003. Biología reproductiva y entomofauna asociada a las flores de murta (*Ugni molinae* Turcz.) y evaluación del comportamiento de los Himenópteros polinizadores. *Revista Chilena Entomol.* 29: 71-79.
- NISSEN M.J., G.M. DEL RÍO, I.B. SEGUEL & B.L. TORRALBO. 2010. Efecto de diferentes manejos hídricos sobre el crecimiento vegetativo y reproductivo de murtillo (*Ugni molinae* Turcz.). *Agro Sur* 38: 42-54. <https://doi.org/10.4206/agrosur.2010.v38n1-05>
- OCHOA, J.J., E.L.N. MONCUNILL, J.G. PUNTIERI, B.S. GUENULEO, S.E. STEFE, M.L. CARDOZO, F. NERANZI BARRIGA, E.E. MARTÍNEZ, S. TORREGO & S. NAÓN. 2019. Saberes locales y frutos comestibles de plantas nativas en la Comarca Andina del Paralelo 42° (Patagonia, Argentina). *Ethnoscintia* 4: 1-9. <https://doi.org/10.22276/ethnoscintia.v4i1.247>
- PFENNIGWERTH, A.A., J.K. BAILEY & J.A. SCHWEITZER. 2017. Trait variation along elevation gradients in a dominant woody shrub is population-specific and driven by plasticity. *AoB PLANTS* 9: plx027. <https://doi:10.1093/aobpla/plx027>
- PUNTIERI, J., D. BARTHÉLÉMY, P. MARTINEZ, E. RAFFAELE & C. BRION. 1998. Annual-shoot growth and branching patterns in *Nothofagus dombeyi* (Fagaceae). *Canad. J. Bot.* 76: 673-685. <https://doi.org/10.1139/b98-041>
- PUNTIERI, J., M. S. SOUZA, D. BARTHÉLÉMY, C. BRION, M. NUÑEZ & C. MAZZINI. 2000. Preformation, neoformation and shoot structure in *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae). *Canad. J. Bot.* 78: 1044-1054. <https://doi.org/10.1139/b00-069>
- PUNTIERI, J., J.E. GROSFELD, M. STECCONI, C. BRION & D. BARTHÉLÉMY. 2007. Bud and growth-unit structure in seedlings and saplings of *Nothofagus alpina* (Nothofagaceae). *Amer. J. Bot.* 94: 1382-1390. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.8.1382>
- PUNTIERI, J., C. TORRES, A. MAGNIN, M. STECCONI & J.E. GROSFELD. 2018. Structural differentiation

- among annual shoots as related to growth dynamics in *Luma apiculata* trees (Myrtaceae). *Flora* 249: 86–96. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.10.005>
- ROVIRA, J., J. UGALDE & M. STUTZIN. 2008. *Biodiversidad de Chile. Patrimonio y Desafíos*. Ocho Libros Editores Ltda., Santiago de Chile.
- SABATIER, S., D. BARTHÉLÉMY & I. DUCOUSSO. 2003. Periods of organogenesis in mono- and bicyclic annual shoots of *Juglans regia* L. (Juglandaceae). *Ann. Bot.* 92: 231–238. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg127>
- SALGADO, M., C.D. TORRES, A. MAGNIN, M. GERA, J.E. GROSFELD, J. PUNTIERI & M. STECCONI. 2020. The dynamics of primary growth in woody species from rain and transitional forests of Argentinean north Patagonia. *Bosque* 41: 183–192. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002020000200183>
- SEGUEL, I., M. RIVEROS, C. LEHNEBACH & A. TORRES. 1999. Antecedentes fenológicos y reproductivos de *Ugni molinae* Turcz. (Myrtaceae). *Phyton* 65: 13–21.
- SEGUEL, I., E. PEÑALOSA, N. GAETE, A. MONTENEGRO & A. TORRES. 2000. Colecta y caracterización molecular de germoplasma de murta (*Ugni molinae* Turcz.) en Chile. *Revista Agro Sur* 28: 32–41. <https://doi.org/10.4206/agrosur.2000.v28n2-05>
- SEGUEL, I., L. TORRALBO, E. PEÑALOZA, E. SCHEUERMANN, A. MONTENEGRO, A. FRANCE, K. SHUNG, J. SAN MARTÍN & N. ESPINOSA. 2009. Murtilla parte 1: La gran promesa de la fruticultura chilena. *Tierra Adentro* 87: 49–51.
- SMITH-RAMÍREZ C., J.J. ARMESTO & J. FIGUEROA. 1998. Flowering, fruiting and seed germination in Chilean rain forest myrtaceae: ecological and phylogenetic constraints. *Plant Ecol.* 136: 119–131. <https://doi.org/10.1023/A:1009730810655>
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF. 1981. *Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. 2nd. ed. W.H. Freeman & Company, New York.
- SOSA, C. & J. PUNTIERI. 2016. Crecimiento anual de cuatro especies arbóreas con yemas desnudas nativas de los bosques templados húmedos de Patagonia. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 51: 643–655. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v51.n4.16341>
- SOUZA, M. S., J. PUNTIERI, D. BARTHÉLÉMY & C. BRION. 2000. Bud leaf primordia content and its relation to shoot size and structure in *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (Nothofagaceae). *Ann. Bot.* 85: 547–555. <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.1097>
- STECCONI, M., J. PUNTIERI & D. BARTHÉLÉMY. 2000. Annual shoot-growth in *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oersted (Fagaceae) from northern Patagonia. *Trees* 14: 289–296. <https://doi.org/10.1007/PL00009770>
- STECCONI, M., L. QUEVEDO, A. MAGNIN, C. TORRES, K. LEDIUK, M. SVRIZ, J. GROSFELD & J. PUNTIERI. 2017. Desarrollo de especies leñosas nativas y exóticas en cipresales patagónicas. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 52: 507–522. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v52.n3.18030>
- SUWALSKY, M., P. ORELLANA, M. AVELLO, F. VILLENA & S.P. SOTOMAYOR. 2006. Human erythrocytes are affected in vitro by extracts of *Ugni molinae* leaves. *Food Chem. Toxicol.* 44: 1393–1398. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2006.03.003>
- WEINBERGER, P. 1978. Estudio sobre adaptación climática y las asociaciones de las Mirtáceas Arauco-Patagónicas. *Anales de Parques Nacionales* 14: 133–160.



# MOLECULAR CYTOGENETICS REVEALS AN UNCOMMON STRUCTURAL AND NUMERICAL CHROMOSOMAL HETEROMORPHISM IN *ZEPHYRANTHES BRACHYANDRA* (AMARYLLIDACEAE)

LA CITOGENÉTICA MOLECULAR REVELA UN HETEROMORFISMO CROMOSÓMICO NUMÉRICO Y ESTRUCTURAL POCO COMÚN EN *ZEPHYRANTHES BRACHYANDRA* (AMARYLLIDACEAE)

Thiago Nascimento<sup>1\*</sup> , Raquel S. Gonçalves<sup>1</sup> , Mariana Báez<sup>1</sup> ,  
Guillermo Seijo<sup>2</sup>  and Marcelo Guerra<sup>1</sup> 

1. Laboratório de Citogenética e Evolução Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco-UFPE, R. Prof. Moraes Rego, s/n, Recife, PE 50670-420, Brazil.

2. Instituto de Botánica del Nordeste (UNNE - CONICET) and Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Sargento Cabral 2131, 3400 Corrientes, Argentina.

\*thiagoagtc@gmail.com

## Citar este artículo

NASCIMENTO, T., R. S. GONÇALVES, M. BÁEZ, G. SEIJO AND M. GUERRA. 2022. Molecular cytogenetics reveals an uncommon structural and numerical chromosomal heteromorphism in *Zephyranthes brachyandra* (Amaryllidaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 39-49.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n1.34304>

Recibido: 3 Ago 2021  
Aceptado: 18 Feb 2022  
Publicado impreso: 31 Mar 2022  
Editora: Paola Gaiero 

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

## SUMMARY

**Background and aims:** *Zephyranthes brachyandra* belongs to a tribe of ornamental Amaryllidaceae native of South America, whose genera circumscription and phylogenetic relationships are still unclear. Cytologically, *Z. brachyandra* is a tetraploid whose chromosomes are of similar size and morphology, hindering the identification of its  $2n = 24$  chromosomes. The aim of this study was to investigate the stability of the many CMA<sup>+</sup> and DAPI<sup>+</sup> bands and the occurrence of B chromosomes by a cytomolecular approach.

**M&M:** For this investigation we conducted a cytomolecular analysis with CMA/DAPI staining and fluorescence *in situ* hybridization with 5S and 35S rDNA probes, and the TTTAGGG telomeric probe.

**Results:** In the present work, a cytomolecular analysis of *Z. brachyandra*, revealed a large and variable number of CMA<sup>+</sup> and DAPI<sup>+</sup> heterochromatic bands and 5S and 35S rDNA sites, and a regular distribution of the TTTAGGG telomeric sequences. In addition, one individual was monotrissomic with  $2n = 24$ , and another one had a B chromosome. Both numerical and structural chromosome alterations were clearly characterized by CMA/DAPI bands and rDNA sites.

**Conclusions:** Comparing the present data with the cytological data for other species of *Zephyranthes*, it becomes clear that a cytomolecular approach is fundamental to the understanding of the chromosome variation and cytotaxonomy of the group.

## KEY WORDS

CMA/DAPI banding, cytotaxonomy, FISH, monotrissomy, rDNA, telomeric DNA.

## RESUMEN

**Introducción y objetivos:** *Zephyranthes brachyandra* pertenece a una tribu de Amaryllidaceae ornamentales nativa de América del Sur, cuya circunscripción de géneros y relaciones filogenéticas aún no están claras. Citológicamente, *Z. brachyandra* es un tetraploide cuyos cromosomas son de tamaño y morfología similar, lo que dificulta la identificación de sus  $2n = 24$  cromosomas. El objetivo de este estudio fue investigar la estabilidad de las numerosas bandas CMA<sup>+</sup> y DAPI<sup>+</sup> y la aparición de cromosomas B mediante un enfoque citomolecular.

**M&M:** Para esta investigación realizamos un análisis citomolecular con tinción CMA/DAPI e hibridación fluorescente *in situ* con sondas de ADNr 5S y 35S, y la sonda telomérica TTTAGGG.

**Resultados:** En el presente trabajo se realizaron varios análisis citomoleculares de *Z. brachyandra*, que revelaron un número alto y variable de bandas heterocromáticas CMA<sup>+</sup> y DAPI<sup>+</sup> y de sitios de ADNr 5S y 35S, además de una distribución típica de las secuencias teloméricas TTTAGGG. Además, un individuo era monotrissómico con  $2n = 24$  y otro tenía un cromosoma B. Las alteraciones cromosómicas tanto numéricas como estructurales se caracterizaron claramente por bandas CMA / DAPI y sitios de ADNr.

**Conclusión:** Al comparar los datos actuales con la literatura citológica de otras especies del género *Zephyranthes*, queda claro que un enfoque citomolecular es fundamental para la comprensión de la variación cromosómica y la citotaxonomía del grupo.

## PALABRAS CLAVE

Bandeamiento CMA/DAPI, citotaxonomía, FISH, monotrissomía, ADNr, ADN telomérico

## INTRODUCTION

One of the taxonomic approaches most intensively explored in the last century was cytotaxonomy [summarized by Stebbins (1971)]. The rationale behind this approach is that the karyotype allows a “macroscopic” view of the genetic material of a species, with some particular details of individuals or populations and reveals many characters common to its genus or tribe. In contrast with various other morphological descriptors, karyotype changes, such as polyploidy and chromosome inversions or translocations, may work as reproductive barriers among populations or species, playing therefore an important role in the speciation process (Levin, 2002). Moreover, the karyotype is the only morphological trait that is not affected by gene expression, environmental conditions, age, developmental phase, etc (Guerra, 2012). In general, using appropriate techniques, karyotype similarity among species of a genus is an indicative of their phylogenetic proximity.

Karyotype description was initially restricted to chromosome number, size and morphology (Stebbins, 1971), but recent advances on molecular cytogenetics expanded the number of chromosomal marks and allowed a more detailed karyotype description (Jiang, 2019). For example, the chromosomes of all species of *Citrus* and related genera are very similar in number, size and morphology but they differ widely in the number and distribution of heterochromatic bands and 5S and 35S rDNA sites (reviewed by Guerra, 2009). Likewise, the assumption that the families Juncaceae and Cyperaceae had holocentric chromosomes as one of their synapomorphies (Judd *et al.*, 2016) was overturned by careful analyses of the chromosome morphology and centromere immunostaining of some *Juncus* species, revealing that in Juncaceae, at least, holocentricity is rather a particularity of a few genera (Guerra *et al.*, 2019).

Structural chromosome differentiation is most commonly revealed by identification of heterochromatic bands and sites of highly conserved DNA sequences, as the telomeric DNA and 5S and 35S rRNA genes. These marks are composed by repetitive DNA sequences densely concentrated into a few blocks and located preferentially at the centromeric and terminal chromosome regions or

near the nucleolus organizer region (Guerra, 2000; Roa & Guerra, 2015; Samoluk *et al.*, 2017). Within certain limits, the amount of heterochromatin is not critical to genome function but in a few species it is enormously expanded, forming large heterochromatic blocks, as in *Trithrinax campestris* and *Capsicum* species (Gaiero *et al.*, 2012; Grabile *et al.*, 2018), or numerous small bands, as in *Cuscuta monogyna* (Ibiapino *et al.*, 2020). The tandemly repeated nature of rDNA and telomeric DNA sites allows a considerable variation in number and size of these sites, contributing to a better karyotype characterization of species or populations (Pedrosa-Harand *et al.*, 2006; Robledo & Seijo, 2010; Rosato *et al.*, 2017, 2018; Silvestri *et al.*, 2020). Currently, chromosome staining with the fluorochromes chromomycin A<sub>3</sub> (CMA) and 4',6-diamidino-2-phenylindole (DAPI) is the most used method to differentiate GC-rich and AT-rich heterochromatic bands, respectively (Guerra, 2000). Other more specific chromosome regions are revealed by fluorescence *in situ* hybridization (FISH), a well established method to localize any type of DNA sequence along the chromosomes (Jiang, 2019). The analysis of CMA/DAPI bands and rDNA sites, or other DNA sequences revealed by FISH, into a phylogenetic context has ensured an enormous progress in cytotaxonomical analyses (e.g., Chalup *et al.*, 2015; Silvestri *et al.*, 2020; Ribeiro *et al.*, 2020). However, cytomolecular methods are more time-consuming and have been used in a still limited number of cytotaxonomical works.

*Zephyranthes brachyandra* (Baker) Backer (Amaryllidaceae) is an ornamental bulbous plant native of the Neotropics, from southern South America to Mexico and southwest USA, including southern Brazil and West Indies, sometimes referred to as *Habranthus brachyandrus* (Baker) Sealy (Daviña, 2001; Daviña & Honfi, 2018; García *et al.* 2019). Phylogenetically, the former genera *Zephyranthes* and *Habranthus* are now recognized as subgenera of *Zephyranthes* s.l. (García *et al.* 2019). The two subgenera share similar chromosome size and morphology, large variation in chromosome numbers, mainly with  $x = 6$ , several ploidy levels, and some species with B chromosomes (Naranjo, 1974; Felix *et al.*, 2008, 2011a; Daviña, 2001; Daviña & Honfi, 2018).

Cytologically, *Z. brachyandra* is a tetraploid with  $2n = 24$ , characterized by many DAPI<sup>+</sup> and CMA<sup>+</sup> heterochromatic bands located in the interstitial-terminal region of most chromosome arms (Felix *et al.*, 2011b). The individual analyzed by Felix *et al.* (2011b) presented  $2n = 24$  plus one B chromosome, whereas the five bulbs examined by Daviña (2001) exhibited always  $2n = 24$ . B chromosomes are extra chromosome usually smaller than the regular chromosomes of the species (A chromosomes), mostly depleted of genes, and present only in some individuals of the species (see, e.g., Marques *et al.*, 2013; Vanzela *et al.*, 2017). They may occasionally be accumulated in some individuals affecting their DNA content and some other phenotype characters (Huang *et al.*, 2016).

In the present work, we conducted a detailed karyotype analysis of three individuals of *Z. brachyandra* collected in the field, aiming to investigate: a, the stability of the many CMA<sup>+</sup> and DAPI<sup>+</sup> bands reported previously for a single individual (Felix *et al.* 2011b); b, the distribution of 5S rDNA, 35S rDNA and telomeric DNA sites; c, the occurrence of B chromosomes. We also evaluated karyotype similarity in chromosome number, size and morphology, banding patterns and rDNA sites of *Z. brachyandra* with other species of the genus, in order to contribute to the cytotaxonomy of *Zephyranthes*.

## MATERIAL AND METHODS

### *Plants material*

Three bulbs of *Z. brachyandra* were collected in San Javier (27°52'17.9'' - 55°07'41.7''), Misiones, Argentina, and cultivated in the Experimental Garden of the Department of Botany, Federal University of Pernambuco, Recife, Brazil. A voucher was deposited in the herbarium Prof. Jayme Coelho de Moraes (Federal University of Paraíba, Brazil, voucher EAN 29460).

### *Slides preparation*

For mitotic analyses, young root tips were pretreated with colchicine 0.2% at 10 °C for 24 h, fixed in ethanol-acetic acid (3:1, v/v) for 2 h at room temperature, then stored at -20 °C until the moment of use. The fixed meristems were washed

twice in distilled water, digested in a 2% cellulase (Onozuka)/ 20% pectinase (Sigma) solution at 37 °C for one hour, and macerated in a drop of 45% acetic acid. The coverslips were removed in liquid nitrogen and the slides were dried in the air. The preparations were mounted and stained with a 1 µg/mL DAPI/glycerol (1:1) solution, in order to select the best slides. Subsequently, they were destained in ethanol/acetic acid (3:1), air dried, and aged for three days at room temperature.

### *Chromosome staining with CMA/DAPI and FISH*

Chromosome double staining with the fluorochromes CMA (Sigma) and DAPI (Sigma) was performed as described by Vaio *et al.* (2018). Aged slides were stained with CMA (0.1 mg/mL) for 1 h, counterstained with DAPI (2 µg/mL), mounted with glycerol-McIlvaine buffer pH 7.0 (1:1) and aged again for three days. After image capture of the best metaphases the chromosomes were destained and *in situ* hybridized according to Pedrosa *et al.* (2002). The probes used for 5S and 35S rDNA sites were, respectively, D2 from *Lotus japonicus* (Regel) K. Larsen and a clone from *Triticum aestivum* L. (plasmid Pta71). The probes were direct and indirect labeled with Cy3 dUTP (GE Healthcare) (5S rDNA probe) and digoxigenin-11-dUTP (Roche) (35S rDNA probe) respectively, both by nick translation (Invitrogen). The hybridization mixture contained 50% formamide (v/v), 10% dextran sulfate (w/v), 2x SSC, and 5–10 ng/µL of rDNA probe, accomplishing a final stringency of ~76%. The 35S rDNA probe was detected with sheep anti-digoxigenin-FITC (Roche).

For detection of telomeric sites, a synthetic TTTAGGG oligoprobe labeled with Cy3 by MacroGen Inc. was *in situ* hybridized according to the protocol of Cuadrado *et al.* (2010), slightly modified. Briefly, 10 µL of the probe solution (8 ng/µL of the oligoprobe diluted in 2x SSC) were applied to each slide for 2 h at room temperature. Afterwards, the slides were washed in 4x SSC/0.2% Tween20 for 10 min. All preparations were counterstained and mounted with 2 µg/mL DAPI in Vectashield (Vector). Images of the best cells were captured with a Leica DM5500B fluorescence microscope and later processed with Adobe Photoshop CC 2020 for brightness, contrast, and sharpness.

### Chromosome measurements

In order to characterize chromosome size and morphology, chromosomes of the three best metaphases for each karyotype were measured using the software DRAWID version 0.26 (Kirov *et al.*, 2017). The chromosome arm ratio [ $r$  = length of long arm ( $l$ )/short arm ( $s$ )] was used to define chromosomes as metacentric ( $r = 1.0$ - $1.49$ ), submetacentric ( $r = 1.50$ - $2.99$ ), acrocentric ( $AR \geq 3.0$ ) or telocentric, according to Guerra (1986). Chromosome pairs were ordered from I to XII by decreasing size of the short arm.

## RESULTS

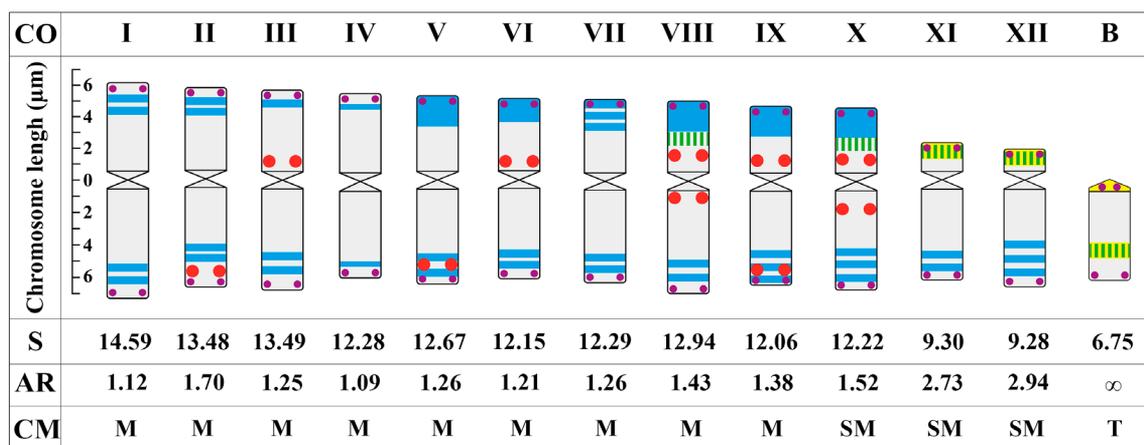
The plants collected in Argentina grew very well and flowered during the summer in Recife (Fig. 1), but only produced sterile seeds. They revealed a high rate of asexual reproduction by lateral bulb production, providing plenty of material for investigation. About 15 metaphases of each individual were analyzed for chromosome number. Two individuals analyzed presented  $2n = 24$  and a third presented  $2n = 24$  plus a B chromosome. The three best metaphases of each plant were selected for a careful comparison of CMA/DAPI bands and rDNA sites. Two karyograms were mounted for each individual and a single ideogram was constructed summarizing the average sizes for each chromosome pair



**Fig. 1.** Flowers of *Zephyranthes brachyandra* cultivated as ornamental plants in Recife, Brazil.

and heterochromatic bands and rDNA sites common to all of them (Fig. 2). The individuals without B chromosomes were heteromorphic for a chromosome pair formed by a meta- and a submetacentric chromosome and were karyotypically identical regarding all other chromosome characteristics, suggesting that they were clones from a single individual. Therefore, they will be referred to herein as a single karyotype. Excluding the B chromosome, chromosome size varied from  $14.59$  to  $9.28 \mu\text{m}$  and the average haploid complement size was  $146.75 \mu\text{m}$  (Fig. 2 and Table 1). The chromosome morphology in the two karyotypes was very similar, except for the arm ratio of chromosome pair X, which was  $1.24$  for the karyotype without B and  $1.80$  for the karyotype with B. This difference changed its chromosome morphology from metacentric ( $AR = 1.00$ - $1.49$ ) to submetacentric ( $AR = 1.50$ - $2.99$ ) (Guerra, 1986) and the karyotype formula from  $8M + 4SM$  for the individual with  $2n = 24$  to  $9M + 3SM$  for the individual with  $2n = 24 + 1B$  (the chromosome B was not included in the karyotype formula). The average arm ratio for pair X considering both karyotypes was  $1.52$  (Fig.2). The remaining chromosomes were metacentrics (pairs I to IX) or submetacentrics (pairs XI and XII). The most outstanding karyotype feature of *Z. brachyandra* was the large amount of DAPI<sup>+</sup> heterochromatin. There were large DAPI<sup>+</sup> bands on the short arm of 10 chromosomes and one to four small bands in the interstitial/terminal region of the remaining chromosome arms (Fig. 3A). The submetacentric pairs XI and XII presented similar size and morphology, differing mainly in the number of DAPI<sup>+</sup> bands on the long arm: two on pair XI and three on pair XII. CMA<sup>+</sup> bands were identified only in the short arms of the smaller submetacentrics (Fig. 3A') and in the short arm of pair VIII (not always visible). Besides these general features, the two karyotypes observed here had several small structural differences.

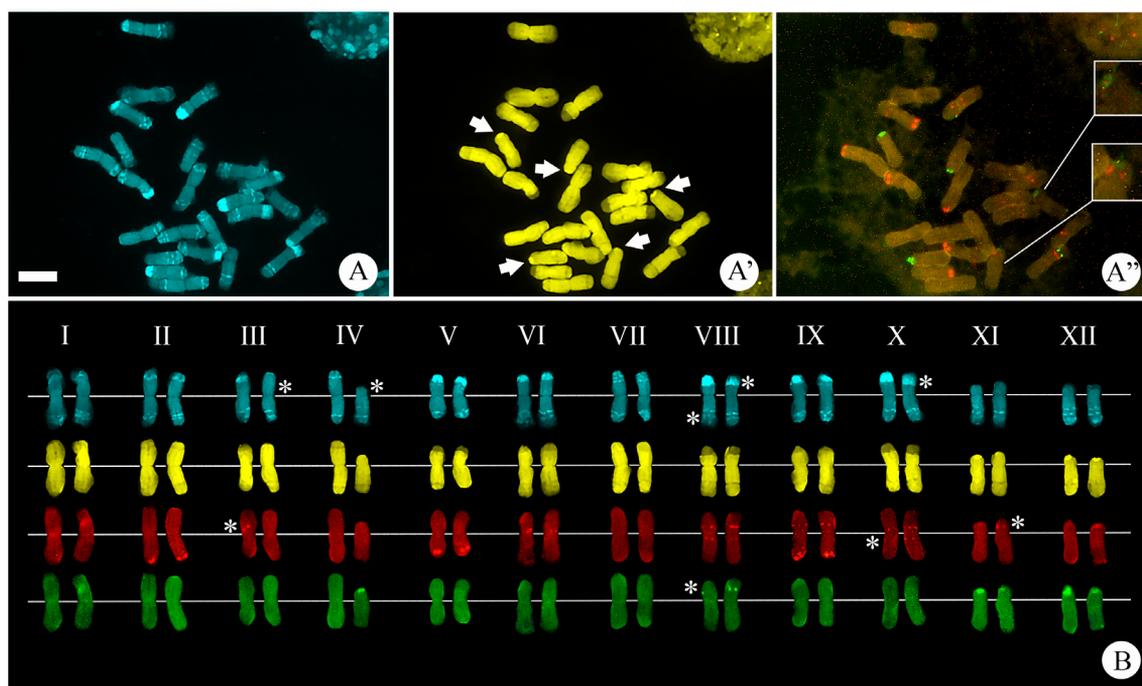
The number and position of the 5S and 35S rDNA loci complemented the identification of each chromosome pair and were different in the two karyotypes. The karyotype with the heteromorphic pair had 19 sites of 5S and six sites of 35S rDNA. The 5S rDNA sites were located on the interstitial (12 sites) or terminal (7 sites) regions of the large metacentric and



**Fig. 2.** Idiogram of *Z. brachyandra*, including all characters observed in both karyotypes plus the B chromosome. CO, chromosome order; S, chromosome size in  $\mu\text{m}$ ; AR, arm ratio; CM, chromosome morphology. The scale on the left side indicates the size of the chromosome arms. Blue = DAPI<sup>+</sup> band; yellow = CMA<sup>+</sup> band; yellow with green bars = 35S rDNA sites co-localized with CMA<sup>+</sup> bands; red dots = 5S rDNA sites; very small purple dots = TTTAGGG sites.

**Table 1.** Chromosome data of *Zephyranthes brachyandra* karyotype, including chromosome order (CO, larger to smaller short arm), short and long arm sizes, chromosome size, arm ratio, chromosome morphology (CM), number and position of DAPI<sup>+</sup> bands and CMA<sup>+</sup> bands, and number and position of 5S and 35S rDNA sites. DAPI<sup>+</sup> bands were classified as large (L) or small (S), CMA<sup>+</sup> bands as terminal (T), and rDNA sites as terminal (T) or interstitial (i). Chromosomal marks on the short arms are superscript and those on the long arms are subscript.

CO	Short arm ( $\mu\text{m}$ )	Long arm ( $\mu\text{m}$ )	Chromosome Size ( $\mu\text{m}$ )	Arm ratio	CM	DAPI bands	CMA bands	5S rDNA sites	35S rDNA sites
I	6.91 ± 0.98	7.68 ± 0.92	14.59 ± 1.82	1.12 ± 0.09	M	2 <sup>S</sup> + 2 <sub>S</sub>	--	--	--
II	6.20 ± 0.78	7.28 ± 1.27	13.48 ± 1.97	1.70 ± 0.12	M	2 <sup>S</sup> + 2 <sub>S</sub>	--	1 <sup>T</sup>	--
III	6.06 ± 1.13	7.42 ± 0.98	13.49 ± 1.88	1.25 ± 0.23	M	1 <sup>S</sup> + 2 <sub>S</sub>	--	--	--
IV*	5.89 ± 0.92	6.39 ± 0.92	12.28 ± 1.83	1.09 ± 0.06	M	1 <sup>S</sup> + 1 <sub>S</sub>	--	--	--
IV*	2.58 ± 0.23	7.33 ± 0.31	9.91 ± 0.42	2.87 ± 0.34	SM	2 <sup>S</sup> + 2 <sub>S</sub>	1 <sup>T</sup>	--	1 <sup>T</sup>
V	5.65 ± 0.63	7.02 ± 0.65	12.67 ± 0.98	1.26 ± 0.19	M	1 <sup>L</sup> + 2 <sub>S</sub>	--	1 <sup>T</sup>	--
VI	5.49 ± 0.56	6.65 ± 0.85	12.15 ± 1.28	1.21 ± 0.13	M	1 <sup>L</sup> + 2 <sub>S</sub>	--	1 <sup>i</sup>	--
VII	5.44 ± 0.68	6.84 ± 0.85	12.29 ± 1.45	1.26 ± 0.09	M	3 <sup>S</sup> + 2 <sub>S</sub>	--	--	--
VIII	5.40 ± 0.95	7.54 ± 1.21	12.94 ± 1.93	1.43 ± 0.32	M	1 <sup>L</sup> + 2 <sub>S</sub>	--	1 <sup>i</sup> + 1 <sub>i</sub>	1 <sup>i</sup>
IX	5.10 ± 0.60	6.95 ± 0.95	12.06 ± 1.21	1.38 ± 0.24	M	1 <sup>L</sup> + 3 <sub>S</sub>	--	1 <sup>i</sup> + 1 <sub>T</sub>	--
X	4.93 ± 0.95	7.29 ± 1.23	12.22 ± 1.77	1.52 ± 0.34	SM	1 <sup>L</sup> + 3 <sub>S</sub>	--	1 <sup>i</sup> + 1 <sub>i</sub>	1 <sup>i</sup>
XI	2.52 ± 0.38	6.78 ± 0.75	9.30 ± 0.93	2.73 ± 0.41	SM	2 <sub>S</sub>	1 <sup>T</sup>	--	1 <sup>T</sup>
XII	2.09 ± 0.28	7.19 ± 0.94	9.28 ± 0.96	2.94 ± 0.87	SM	3 <sub>S</sub>	1 <sup>T</sup>	--	1 <sup>T</sup>
B	--	6.75 ± 0.45	6.75 ± 0.45	∞	A	--	1 <sup>T</sup> + 1 <sub>T</sub>	--	1 <sub>T</sub>



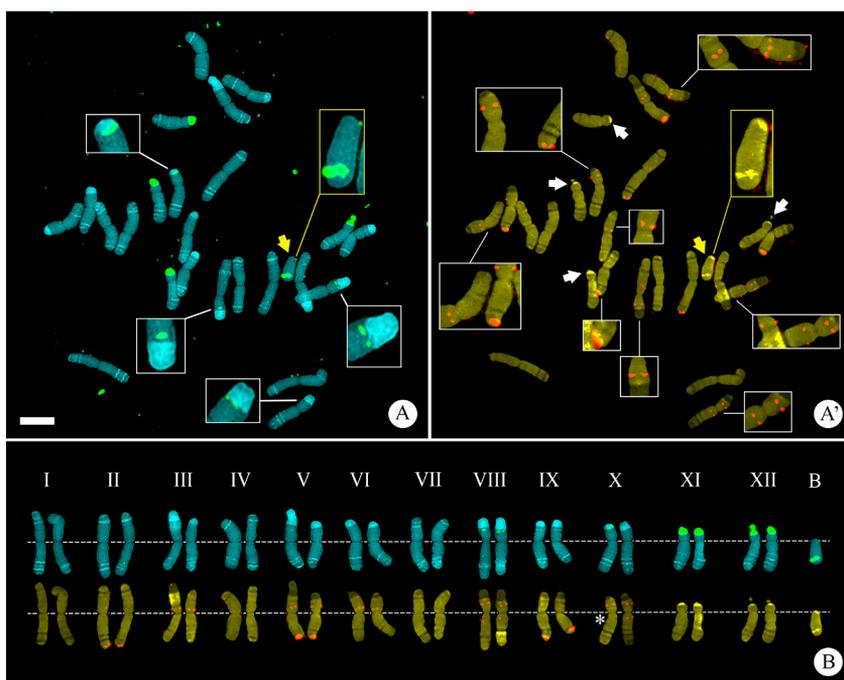
**Fig. 3.** Metaphase of *Z. brachyandra* with a heteromorphic chromosome pair. Chromosomes were stained with DAPI (A) and CMA (A') and *in situ* hybridized with 5S (red) and 35S (green) rDNA probes (A''). Arrows in A' point to CMA<sup>+</sup> bands of submetacentrics. Inset in A'' shows magnified images of small rDNA sites. Karyograms based on this metaphase allow the identification of each chromosome pair by comparison of the different marks (B). Asterisks in B indicate heteromorphic pairs. Bar in A corresponds to 10  $\mu$ m.

submetacentric chromosomes and a single site on one homologue of pair XI (Fig 3A''). The five small submetacentrics had a 35S rDNA site on the short arm co-localized with the CMA<sup>+</sup> band. One chromosome of pair VIII also displayed a small 35S rDNA near the large DAPI<sup>+</sup> band, but it was not co-localized with a CMA<sup>+</sup> band. The karyograms based on Fig. 3A-A'' placed the extra small submetacentric provisionally as pair IV (Fig. 3B), since one homologue of pair IV was absent. However, it was almost identical to pair XI in size and morphology as well as in banding patterns, with two weakly differentiated DAPI<sup>+</sup> bands on the long arm and a CMA<sup>+</sup> band on the short one. At least six other chromosome pairs were heteromorphic for one or more bands or sites (asterisks in figure 3B).

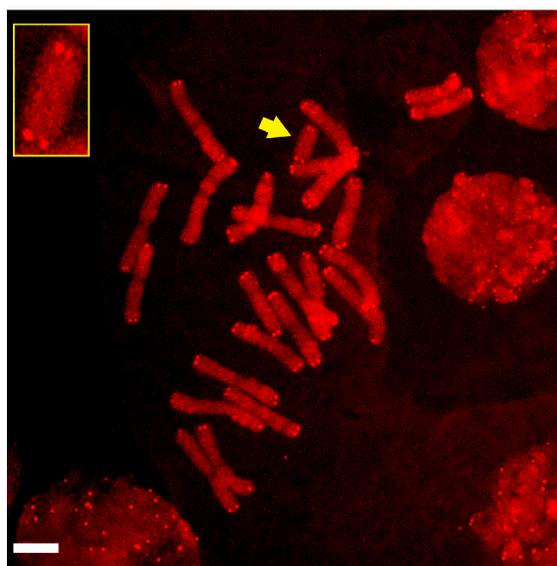
The karyotype with a B chromosome exhibited a similar pattern of CMA/DAPI bands and rDNA sites (Fig. 4A-A'). It had 19 sites of 5S rDNA,

including an extra signal on the short arm of both homologues of pair V and a heteromorphic site on pair X, and 12 sites of 35S rDNA plus one in the B chromosome. Noteworthy, the additional 35S rDNA sites, located on pairs VIII and X, were not clearly detected as CMA<sup>+</sup> bands. The 35S rDNA site on pair X was very close to the large DAPI<sup>+</sup> band but they were not colocalized (see insets in Fig. 4A and respective chromosomes in Fig. 4B).

The TTTAGGG probe labelled the telomeric regions of all chromosomes of both karyotypes and no ectopic site was found (Fig. 5). No short arm was visible on the B chromosome, suggesting that it was a telocentric. It was shorter (6.75  $\mu$ m) than the submetacentrics (Fig. 2), had no DAPI<sup>+</sup> bands, and presented two CMA<sup>+</sup> bands: one interstitial and one very small on its narrower end (inset in Fig. 4A'). The latter could be the centromere itself or a very small short arm, whereas the interstitial band coincided with a 35S rDNA site.



**Fig. 4.** Metaphase of *Z. brachyandra* with  $2n = 24 + 1B$  displaying DAPI<sup>+</sup> bands (blue) plus 35S rDNA sites (green) (A) and CMA<sup>+</sup> bands (white arrows) plus 5S rDNA sites (red dots) (A'). Insets show magnified chromosome regions with small rDNA sites (white frames) and B chromosome (yellow arrows and frames). Karyograms (B) were based on the same metaphase. Bar in A corresponds to 10 µm.



**Fig. 5.** *In situ* hybridization of the TTTAGGG probe in a metaphase of *Z. brachyandra* with  $2n = 24 + 1B$  (arrow) revealed terminal sites only. Inset shows magnified B chromosome. Bar corresponds to 10 µm.

## DISCUSSION

The two karyotypes of *Z. brachyandra* analysed here differed mainly in the occurrence of a heteromorphic chromosome pair in one of them and a B chromosome in the other. Regarding chromosome sizes and haploid karyotype formula, our data (14.59 to 9.28 µm and 8M + 4SM or 9M + 3SM) differ in part from that reported by Daviña (2001) (10.89 to 6.14 µm and 8M + 4SM). The difference in chromosome size may be due to the distinct anti-mitotic pre-treatment and the condensation status of selected metaphases (Guerra, 2012), whereas the karyotype formula 8M + 4SM was the same found here for the karyotype without B. Therefore, in spite of the small sample size, our data revealed karyotype instability, which was not detected in previous studies.

The two karyotypes displayed a similar number of CMA/DAPI bands and differed slightly in the number of the 5S and 35S rDNA sites. The complex DAPI<sup>+</sup> banding pattern of *Z. brachyandra* was

similar to that reported by Felix *et al.* (2011b), while the number and position of CMA<sup>+</sup> bands reported by these authors were quite distinct from the present ones. They found eight or ten bright CMA<sup>+</sup> bands (excepting the B chromosome), only two of them on small submetacentric chromosomes, whereas in our sample there were only four or six CMA<sup>+</sup> bands (excepting the B and the extra submetacentric chromosome). It is possible that some CMA<sup>+</sup> bands in our sample had not been detected because they were too small. Actually, the 35S rDNA sites of pairs VIII and X were expected to be CMA<sup>+</sup>, since they are usually co-localized with CMA<sup>+</sup> bands (e.g., Moraes *et al.*, 2007; Gaiero *et al.*, 2012; Silva *et al.*, 2019). However, small rDNA sites, like those, are sometimes not detected as CMA<sup>+</sup> bands (e.g., Vaio *et al.*, 2018). Variation in size and number of heterochromatic bands and rDNA sites depends on the number of repetitive sequences per locus, which may be caused by recombination events with unequal exchanges (Lower *et al.*, 2018). However, the position of some interstitial CMA<sup>+</sup> bands reported by Felix *et al.* (2011b) did not coincide with position of the 35S rDNA sites found in our sample, suggesting that if they correspond to 35S rDNA sites, they are not the same reported here.

B chromosomes probably arise from regular A chromosomes and can alter their original DNA composition by rapidly accumulating or losing several DNA sequences (Marques *et al.*, 2013). In *Z. brachyandra* the only B chromosome observed was a telocentric chromosome similar in size and morphology to that reported by Felix *et al.* (2011a,b), but without the two interstitial DAPI<sup>+</sup> bands observed by those authors. Both Bs had a small terminal CMA<sup>+</sup> band, although only one reported here had an extra interstitial CMA<sup>+</sup> band co-localized with a 35S rDNA site. Polymorphisms on B chromosomes are more common than in the regular chromosomes, probably due to the dispensable nature of Bs (Marques *et al.*, 2013; Vanzela *et al.*, 2017).

At first sight, the extra submetacentric chromosome found in a karyotype with the normal chromosome number seemed to be a partial deletion of the short arm of a metacentric chromosome. Heteromorphism for large chromosome segments are rare but have already been clearly documented for several plant species, especially those with large chromosomes, as *Crocus cancellatus* (Brighton,

1976) and *Alloe rabaiensis* (Bradham, 1983). However, the similarity of the extra submetacentric with chromosome pair XI in size, morphology, and CMA/DAPI bands, as well as the absence of one homologue of pair IV, suggest that this karyotype had a trisomy for pair XI combined and a monosomy for pair IV. Such monotrismic aneuploids are more commonly found among chromosomally engineered crop plants, as wheat and barley, and most of them are compensating aneuploids involving homeologous chromosomes (Singh, 2003). Differently, in *Z. brachyandra* the monotrismy involved two quite different chromosomes, although the plant phenotype was identical to the normal plants. In this case, the normal appearance of the individual is most probably due to the buffer effect of polyploidy, in which a deletion or a duplication of an entire chromosome of a tetraploid genome could not be sufficient to alter the phenotype (Deng *et al.*, 2018). The occurrence of aneuploid plants is more common in meiotically instable polyploids (Mandáková & Lysak, 2018), while *Z. brachyandra* has a regular meiosis (Daviña, 2001; Daviña & Honfi, 2018). Monotrismy in wild plants has rarely been reported, but it is probably underestimated because its detection demands a clear distinction of the chromosomes involved, as demonstrated in *Tragopogon miscellus* (Chester *et al.*, 2012) and *Nothoschordum bonariense* (Souza *et al.*, 2019). Trisomy as well as B chromosomes have also been reported in some other species of *Zephyranthes* (see e.g., Felix *et al.*, 2008, 2011a,b).

Despite the polymorphisms observed here, *Z. brachyandra* is karyotypically very well defined, due to its many chromosome marks. The only other *Zephyranthes* species where rDNA sites have been investigated is *Z. robusta*, a diploid with  $2n = 12$  (10M + 2SM) and similar chromosome sizes. The molecular karyotype of *Z. robusta* is also similar to that expected for a hypothetical diploid ancestor of *Z. brachyandra*, with two 35S rDNA sites co-localized with CMA<sup>+</sup> bands on submetacentric short arms, ten 5S rDNA sites, some interstitial and subterminal DAPI<sup>+</sup> bands and a few other heterochromatic blocks detected by C-banding (Barros e Silva & Guerra, 2010; Felix *et al.*, 2011b; A.E. Barros e Silva, unpublished results). This similarity points to a possible autopolyploid origin for *Z. brachyandra*, in spite of its regular meiotic pairing (Daviña and Honfi, 2018), which

is usually associated with allopolyploidy. Regular bivalent formation has also been reported for other autopolyploids, as *Arabidopsis arenosa* (Carvalho *et al.*, 2010), and autopolyploidy may be not as rare as supposed earlier (Soltis *et al.*, 2007). The assumption of an autopolyploid origin for *Z. brachiandra* could also explain the many duplicated patterns of chromosome banding and rDNA site distribution observed here, some of them blurred by the intense heteromorphism characteristic of heterochromatic bands and rDNA sites (Chalup *et al.*, 2015; Silvestri *et al.*, 2020; Ribeiro *et al.*, 2021). Five other species of *Zephyranthes* analysed by Felix *et al.* (2011b) revealed a much smaller and variable number of CMA<sup>+</sup> bands and no DAPI<sup>+</sup> bands, suggesting that a cytomolecular investigation of other *Zephyranthes* species would be very helpful to understand the cytotaxonomy and chromosomal evolution of this group.

## AUTHORS CONTRIBUTION

THN conducted the FISH experiments, analyzed the data, constructed the figures and tables and wrote the paper. RSG conducted FISH experiments and helped to write the paper. MB collected the material, conducted FISH experiments and helped to write the paper. GS collected the material and helped to write the paper. MG discussed the results, provided resources for the FISH experiments, designed this research and wrote the paper. All authors read and approved the final version of the paper.

## BIBLIOGRAPHY

- BARROS E SILVA, A. E. & M. GUERRA. 2010. The meaning of DAPI bands observed after C-banding and FISH procedures. *Biotech. Histochem.* 85: 115–125. <https://doi.org/10.3109/10520290903149596>
- BRADHAM, P. 1983. Evolution in a stable chromosome system. In: P.E. BRADHAM & M.D. BENNET (Eds). George Allen & Unwin (Publishers), *Kew Chromosome Conference II*, pp. 251-260. London.
- BRIGHTON, C. A. 1977. Cytological problems in the genus *Crocus* (Iridaceae): II. *Crocus Cancellatus* Aggregate. *Kew Bulletin* 32: 33-45. <https://doi.org/10.2307/4117257>
- CARVALHO A., M. DELGADO, A. BARÃO, M. FRESCATADA, E. RIBEIRO, C. S. PIKAARD, W. VIEGAS & N. NEVES. 2010. Chromosome and DNA methylation dynamics during meiosis in the autotetraploid *Arabidopsis arenosa*. *Sex. Plant. Reprod.* 23:29-37. <https://doi.org/10.1007/s00497-009-0115-2>
- CHALUP, L., S. S. SAMOLUK, V. S. NEFFA & G. SEIJO. 2015. Karyotype characterization and evolution in South American species of *Lathyrus* (Notolathyrus, Leguminosae) evidenced by heterochromatin and rDNA mapping. *J. Plant Res.* 128: 893–908. <https://doi.org/10.1007/s10265-015-0756-1>
- CHESTER, M., J. P. GALLAGHER, V. V. SYMONDS, A. V. C. SILVA, E. V. MAVRODIEV, A. R. LEITGH, P. S. SOLTIS & D. E. SOLTIS. 2012. Extensive chromosomal variation in a recently formed natural allopolyploid species, *Tragopogon miscellus* (Asteraceae). *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109: 1176–1181. <https://doi.org/10.1073/pnas.1112041109>
- CUADRADO, A. & N. JOUVE. 2010. Chromosomal detection of Simple Sequence Repeats (SSRs) using nondenaturing FISH (ND-FISH). *Chromosoma* 119: 495–503. <https://doi.org/10.1007/s00412-010-0273-x>
- DAVIÑA, J. R. 2001. *Estudios citogenéticos en algunos géneros argentinos de Amaryllidaceae*. Doctoral thesis, Universidade Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- DAVIÑA, J. R. & A. I. HONFI. 2018. IAPT chromosome data 28 [extended online version]. In: MARHOLD K. AND KUČERA J. (Eds.). *Taxon.* 67: E1–E46. <https://doi.org/10.12705/676.39>
- DENG, X., Y. SHA, Z. LV, Y. WU, A. ZHANG, F. WANG & B. LIU. 2018. The capacity to buffer and sustain imbalanced D-subgenome chromosomes by the BBAA component of hexaploid wheat is an evolved dominant trait. *Front. Plant Sci.* 9: 1–12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01149>
- FELIX, W. J. P., J. H. A. DUTILH, N. F. M., ANDREA A. F. & LEONARDO P. F. 2008. Intrapopulational chromosome number variation in *Zephyranthes sylvatica* Baker (Amaryllidaceae: Hippeastreae) from Northeast Brazil. *Rev. Bras. Bot.* 31: 371–75. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042008000200020>
- FELIX, W. J. P., L. P. FELIX, N. F. MELO, M. B. M. OLIVEIRA, J. H. A. DUTILH & R. CARVALHO. 2011a. Karyotype variability in species of the genus *Zephyranthes* Herb. (Amaryllidaceae–Hippeastreae). *Plant Syst. Evol.* 294: 263. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0467-6>

- FELIX, W. J. P., L. P. FELIX, N. F. MELO, J. H. A. DUTILH & R. CARVALHO. 2011b. Cytogenetics of Amaryllidaceae species: heterochromatin evolution in different ploidy levels. *Plant Syst. Evol.* 292: 215–221.  
<https://doi.org/10.1007/s00606-011-0418-2>
- GAIERO, P., C. MAZZELLA, M. VAIO, A. E. BARROS E SILVA, F. F. SANTIÑAQUE, B. LÓPEZ-CARRO, G. A. FOLLE & M. GUERRA. 2012. An unusually high heterochromatin content and large genome size in the palm tree *Trithrinax campestris* (Arecaceae). *Aust. J. Bot.* 60: 378.  
<http://dx.doi.org/10.1071/BT12029>
- GARCÍA N., A. W. MEEROW, S. ARROYO-LEUENBERGER, R. S. OLIVEIRA, J. H. DUTILH, P. S. SOLTIS & W. S. JUDD. 2019. Generic classification of Amaryllidaceae tribe Hippeastreae. *Taxon* 68: 481–498.  
<https://doi.org/10.1002/tax.12062>
- GRABIELE, M., H. J. DEBAT, M. A. SCALDAFERRO, P. M. AGUILERA, E. A. MOSCONE, J. G. SEIJO & D. A. DUCASSE. 2018. Highly GC-rich heterochromatin in chili peppers (*Capsicum-Solanaceae*): A cytogenetic and molecular characterization. *Sci. Hort.* 238: 391–399.  
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.04.060>
- GUERRA, M. S. 1986. Reviewing the chromosome nomenclature of Levan *et al.* *Braz. J. Genet.* 9: 741–743.
- GUERRA, M. 2000. Patterns of heterochromatin distribution in plant chromosomes. *Genet. Mol. Biol.* 23: 1029–1041.  
<https://doi.org/10.1590/S1415-47572000000400049>
- GUERRA, M. 2009. Chromosomal variability and the origin of *Citrus* species. In: Mahoney C. L. & Springer D. A. (Eds) *Genetic diversity*, pp. 51–68., Nova Science Publishers New York..
- GUERRA, M. 2012. Cytotaxonomy: the end of childhood. *Plant Biosyst.* 146: 703–710.  
<https://doi.org/10.1080/11263504.2012.717973>
- GUERRA, M., T. RIBEIRO & L. P. FELIX. 2019. Monocentric chromosomes in *Juncus* (Juncaceae) and implications for the chromosome evolution of the family. *Bot. J. Linn. Soc.* 191: 475–483.  
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz065>
- HUANG, W., Y. DU, X. ZHAO & W. JIN. 2016. B chromosome contains active genes and impacts the transcription of A chromosomes in maize (*Zea mays* L.). *BMC Plant Biol.* 16: 88.  
<https://doi.org/10.1186/s12870-016-0775-7>
- IBIAPINO, A., M. A. GARCÍA, M. COSTEA, S. STEFANOVIĆ & M. GUERRA. 2020. Intense proliferation of rDNA sites and heterochromatic bands in two distantly related *Cuscuta* species (Convolvulaceae) with very large genomes and symmetric karyotypes. *Genet. Mol. Biol.* 43: 1–9.  
<https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2019-0068>
- JIANG, J. 2019. Fluorescence *in situ* hybridization in plants: recent developments and future applications. *Chromosome Res.* 27: 153–165.  
<https://doi.org/10.1007/s10577-019-09607-z>
- JUDD, W. S., CAMPBELL C. S., KELLOGG E. A., STEVENS P. F. & DONOGHUE M. J. 2016. *Plant systematics: a phylogenetic approach*. 4th ed. Sunderland, Sinauer Associates.
- KIROV, I., L. KHRUSTALEVA, K. V. LAERE, A. SOLOVIEV, S. MEEUS, D. ROMANOV & I. FESENKO. 2017. DRAWID: user-friendly java software for chromosome measurements and idiogram drawing. *Comp. Cytogenet.* 11: 747–757.  
<https://doi.org/10.3897/compcytogen.v11i4.20830>
- LEVIN, D. A. 2002. *The role of chromosomal change in plant evolution*. New York, Oxford University Press.
- LOWER, S. S., M. P. MCGURK, A. G. CLARK & D. A. BARBASH. 2018. Satellite DNA evolution: old ideas, new approaches. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 49: 70–78. <https://doi.org/10.1016/j.gde.2018.03.003>
- MANDÁKOVÁ, T. & M. A. LYSÁK. 2018. Post-polyploid diploidization and diversification through dysploid changes. *Curr. Opin. Plant Biol.* 42: 55–65.  
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2018.03.001>
- MARQUES, A., A. M. BANAEI-MOGHADDAM, S. KLEMME, F. R. BLATTNER, K. NIWA, M. GUERRA & A. HOUBEN. 2013. B chromosomes of rye are highly conserved and accompanied the development of early agriculture. *Ann. Bot.* 112: 527–534. <https://doi.org/10.1093/aob/mct121>
- MORAES, A. P., R. R. LEMOS, A. C. BRASILEIRO-VIDAL, W. S. S FILHO & M. GUERRA. 2007. Chromosomal markers distinguish hybrids and non-hybrid accessions of mandarin. *Cytogenet. Genome Res.* 119: 275–281.  
<https://doi.org/10.1159/000112074>
- NARANJO, C. A. 1974. Karyotypes of four argentine species of *Habranthus* and *Zephyranthes* (Amaryllidaceae). *Phyton*. 32: 61–71.
- PEDROSA, A., N. SANDAL, J. STOUGAARD, D. SCHWEIZER & A. BACHMAIR. 2002. Chromosomal map of the model legume *Lotus japonicus*. *Genetics* 161:1661–1672.

## T. Nascimento *et al.* - Karyotype variability of *Zephyranthes brachyandra*

- PEDROSA-HARAND, A., C. C. S. ALMEIDA, M. MOSIOLEK, M. W. BLAIR, D. SCHWEIZER & M. GUERRA. 2006. Extensive ribosomal DNA amplification during Andean common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) evolution. *Theor. Appl. Genet.* 112: 924–933.  
<https://doi.org/10.1007/s00122-005-0196-8>
- RIBEIRO, T., E. VASCONCELOS, K. G. B. SANTOS, M. VAIO, A.C. BRASILEIRO-VIDAL & A. PEDROSA-HARAND. 2020. Diversity of repetitive sequences within compact genomes of *Phaseolus* L. beans and allied genera *Cajanus* L. and *Vigna* Savi. *Chromosome Res.* 28: 139–153.  
<https://doi.org/10.1007/s10577-019-09618-w>
- RIBEIRO, T., J. NASCIMENTO, A. SANTOS, L. P. FÉLIX, & M. GUERRA. 2021. Origin and evolution of highly polymorphic rDNA sites in *Alstroemeria longistaminea* (Alstroemeriaceae) and related species. *Genome* 64: 833–45.  
<https://doi.org/10.1139/gen-2020-0159>
- ROA, F. & M. GUERRA. 2015. Non-random distribution of 5S rDNA sites and its association with 45S rDNA in plant chromosomes. *Cytogenet. Genome Res.* 146: 243–249. <https://doi.org/10.1159/000440930>
- ROBLEDO, G. & G. SEIJO. 2010. Species relationships among the wild non-B genome of *Arachis* species (section *Arachis*) based on FISH mapping of rDNA loci and heterochromatin detection: a new proposal for genome arrangement. *Theor. Appl. Genet.* 121: 1033–1046. <https://doi.org/10.1007/s00122-010-1369-7>
- ROSATO, M., I. ÁLVAREZ, G. N. FELINER & J. A. ROSSELLÓ. 2017. High and uneven levels of 45S rDNA site-number variation across wild populations of a diploid plant genus (*Anacyclus*, Asteraceae). *PLoS One* 12: e0187131.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187131>
- ROSATO, M., I. ÁLVAREZ, G. N. FELINER & J. A. ROSSELLÓ. 2018. Inter- and intraspecific hypervariability in interstitial telomeric-like repeats (TTAGGG)<sub>n</sub> in *Anacyclus* (Asteraceae). *Ann. Bot.* 122: 387–395. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy079>
- SAMOLUK, S. S., L. M. I. CHALUP, C. CHAVARRO, G. ROBLEDO, D. J. BERTIOLI, S. A. JACKSON & J. G. SEIJO. 2019. Heterochromatin evolution in *Arachis* investigated through genome-wide analysis of repetitive DNA. *Planta* 49: 1405–1415.  
<https://doi.org/10.1007/s00425-019-03096-4>
- SILVA, S. C., S. MENDES, T. RÉGIS, O. S. PASSOS, W. S. S. FILHO & A. PEDROSA-HARAND. 2019. Cytogenetic map of pummelo and chromosome evolution of true *Citrus* species and the hybrid sweet orange. *J. Agric. Sci.* 11: 148.  
<https://doi.org/10.5539/jas.v11n14p148>
- SILVESTRI, M. C., A. M. ORTIZ, G. A. R. DOBLADEZ & G. I. LAVIA. 2020. Chromosome diversity in species of the genus *Arachis*, revealed by FISH and CMA/DAPI banding, and inferences about their karyotype differentiation. *An. Acad. Bras. Cienc.* 92: 1–29.  
<https://doi.org/10.1590/0001-3765202020191364>
- SINGH, R. J. 2003. *Plant cytogenetics*. 3rd ed. Boca Raton, Florida, USA .
- SOLTIS, D. E., P. S. SOLTIS, D. W. SCHEMSKE, J. F. HANCOCK, J. N. THOMPSON, B. C. HUSBAND & W. S. JUDD. 2007. Autopolyploidy in angiosperms: have we grossly underestimated the number of species? *Taxon.* 56: 13–30. <https://doi.org/10.2307/25065732>
- SOUZA, G., A. MARQUES, T. RIBEIRO, L. G. DANTAS, P. ESPERANZA, M. GUERRA & O. CROSA. 2019. Allopolyploidy and extensive rDNA site variation underlie rapid karyotype evolution in *Nothoscordum* section *Nothoscordum* (Amaryllidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 190: 215–228.  
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz008>
- STEBBINS, G. L. 1971. *Chromosomal evolution in higher plants*. Edward Arnold Ltd, London.
- VAIO, M., J. NASCIMENTO, S. MENDES, A. IBIAPINO, L. P. FÉLIX, A. GARDNER, A. GARDNER, E. ESMHWILLER, P. FIASCHI, M. GUERRA. 2018. Multiple karyotype changes distinguish two closely related species of *Oxalis* (*O. psoraleoides* and *O. rhombo-ovata*) and suggest an artificial grouping of section *Polymorphae* (Oxalidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 188: 269–280.  
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy054>
- VANZELA, A. L. L., A. A. PAULA, C. C. QUINTAS, T. FERNANDES, J. N. C. BALDISSERA & T. B. SOUZA. 2017. *Cestrum strigilatum* (Ruiz & Pavón, 1799) B chromosome shares repetitive DNA sequences with A chromosomes of different *Cestrum* (Linnaeus, 1753) species. *Comp. Cytogenet.* 11: 511–524.  
<https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v11i3.13418>





# CLASIFICACIÓN DE HUMEDALES DE MONTAÑA (VEGAS) EN LOS ANDES CENTRALES DE ARGENTINA

## CLASSIFICATION OF MOUNTAIN WETLANDS (VEGAS) IN THE CENTRAL ANDES, ARGENTINA

Marcela Ontivero<sup>1,2\*</sup> , Eduardo Martínez Carretero<sup>1</sup>  y Laura Perucca<sup>3</sup> 

1. Grupo de Geobotánica y Fitogeografía- Instituto Argentino de Investigación de Zonas Áridas, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, CP 5500, Mendoza, Argentina.

2. Centro de Fotogrametría Cartografía y Catastro. Facultad de Ingeniería. Universidad Nacional de San Juan. Laprida 1130 (O) CP 5400, San Juan, Argentina.

3. Gabinete de Neotectónica y Geomorfología, INGENEO- Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de San Juan. Av. Ignacio de la Roza 590, CP 5400, San Juan, Argentina.

\*montivero@mendoza-conicet.gob.ar

### Citar este artículo

ONTIVERO, M., E. MARTÍNEZ CARRETERO & L. PERUCCA. 2022. Clasificación de humedales de montaña (Vegas) en los Andes Centrales de Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 51-63.

 DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n1.33884>

Recibido: 12 Jul 2021  
Aceptado: 15 Nov 2021  
Publicado en línea: 20 Feb 2022  
Publicado impreso: 31 Mar 2022  
Editor: Ramiro Aguilar 

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

### SUMMARY

**Background and aims:** The objective of this work is to classify mountain wetlands (vegas) in the Central Andes between 28° y 53°S, based on geomorphology and hydrology. In addition, it seeks to characterize and determine the area, height, and slope of the vegas in each typology.

**M&M:** The determination of the different typologies was carried out based on an integrated biophysical approach at different scales of spatial analysis, where the vegas present in the study area were identified and their link with hydrological and geomorphological aspects. The dominant runoff types, and the geomorphological units were determined. Satellite images ALOS- AVNIR-2, Landsat 5 TM and field data were used.

**Results:** A total of 304 vegas were identified that are determined by the geomorphological unit (river plains, alluvial fan, hillside, undifferentiated foothills, depression without surface discharge with or without water and fault) and the dominant type of runoff (linear surface, mantiform subsurface and subsurface mantiform to superficial linear). Four typologies of vegas are recognized: Riverbank, Hillside, Depression and Fault. The Riverbank and Hillside typologies were dominant in number and area. Eight and slope did not result different between typologies.

**Conclusions:** The vegas present in the Central Andes respond to 4 typologies: Riverbank, Fault, Hillside and Depression. There is a close relationship between vegas, geomorphology and the dominant runoff, allowing their classification and to analyze different management measures. The obtained results are a contribution to the study of ecosystems of high ecological and socio-economic value in the region.

### KEY WORDS

Argentina, Central Andes, classification, geomorphology, typology, vegas, wetlands

### RESUMEN

**Introducción y objetivos:** El objetivo de este trabajo fue clasificar las vegas en los Andes Centrales entre los 28° y 53°S, con base en la geomorfología y la hidrología. Además, se buscó caracterizar las vegas del área de estudio en base a la superficie, altura y pendiente según tipología.

**M&M:** La determinación de las distintas tipologías se realizó en base a un enfoque biofísico integrado a distintas escalas espaciales, donde se identificó las vegas y se determinó su vinculación con la hidrología y geomorfología. Se determinaron los tipos de escurrimientos dominantes y las unidades geomorfológicas. Se utilizaron imágenes satelitales ALOS- AVNIR-2, Landsat 5 TM y datos de campo.

**Resultados:** Se identificaron 304 vegas que están determinadas por la unidad geomorfológica (planicies fluviales, abanico aluvial, ladera, piedemonte indiferenciado, depresión sin descarga superficial con o sin agua y falla) y el tipo de escurrimiento dominante (superficial lineal, subsuperficial mantiforme y subsuperficial mantiforme a superficial lineal). Se reconocen cuatro tipologías de vegas: Ribera, Ladera, Depresión y Falla. La tipología de Ribera y de Ladera fueron las dominantes en cuanto a número y superficie. La altura y la pendiente no resultaron diferentes entre tipologías.

**Conclusiones:** Las vegas en los Andes Centrales responden a 4 tipologías: Ribera, Falla, Ladera y Depresión. Existe una estrecha relación entre las vegas, la geomorfología y el escurrimiento dominante, lo que permite clasificarlas y analizar distintas medidas de manejo. Los resultados obtenidos son un aporte al estudio de ecosistemas de alto valor ecológico y socio-económico en la región.

### PALABRAS CLAVES

Andes Centrales, Argentina, clasificación, geomorfología, humedales, tipología, vegas.

## INTRODUCCIÓN

El término humedal comprende un conjunto de ambientes muy diversos que integran áreas inundadas o saturadas por aguas superficiales o subterráneas, de manera permanente o temporal, con una frecuencia y duración suficiente para soportar, bajo condiciones normales, vegetación predominantemente adaptada a condiciones de suelos saturados (Mitsch & Gosselink, 2007; Keddy, 2010). De acuerdo con Brinson (1993), la localización y distribución de los humedales está dada por su emplazamiento geomorfológico y responde, principalmente a factores topográficos, hidrológicos y climáticos particulares. Las condiciones abióticas son importantes en el mantenimiento de la estructura y el funcionamiento de este tipo de ecosistemas, ya que determinan condiciones en la riqueza, composición de especies y productividad primaria (Mitsch & Gosselink, 2007).

El inventario de humedales, así como su clasificación en distintas tipologías, es un paso previo para la elaboración de programas de conservación y gestión (Finlayson *et al.*, 1999). Los factores responsables de controlar el rango de condiciones en el ambiente de los humedales son mucho más variables que lo que sucede en los ecosistemas terrestres. De esta forma, los humedales tienen una compleja diversidad de elementos, ambientes y funciones, que hace necesario otorgar un orden a través de una clasificación en función de sus principales características, lo que permite profundizar en las investigaciones sobre su estructura y funcionamiento (Brinson, 2004a, Malvárez, 2004;).

En la clasificación e inventario de humedales existen amplios criterios sobre cómo realizarlo. El conjunto de estos sistemas de clasificación tiene en común que son jerárquicos y que sus análisis consideran las variables hidrológicas y geomorfológicas entre las más relevantes para establecer las categorías o tipologías (Malvárez & Lingua, 2004). A nivel global existen diversos sistemas de clasificación de humedales entre los que se pueden mencionar: Cowardin *et al.* 1979; Brinson 1993; Dugan 1993; Scott & Jones 1995; Semeniuk & Semeniuk 1995; Farinha *et al.* 1996; Finlayson *et al.*, 2002; Keddy, 2010; Mitsch & Gosselink 2007; entre otros. Las clasificaciones propuestas por Brinson (1993); Semeniuk & Semeniuk (1995) y Finlayson *et al.* (2002) consideran las variables geomorfológicas e

hidrológicas como las más relevantes para establecer las categorías principales. Por otro lado, es de amplio uso la clasificación de RAMSAR propuesta por Scott y Jones (1995), en la cual los factores que se tienen en cuenta son vegetación, geoforma, suelo e inundación (Brinson, 2004b; Malvárez & Lingua, 2004). A su vez el Inventario de humedales del Mediterráneo (MedWet) de Farinha *et al.* (1996) es similar al sistema de RAMSAR.

La Secretaría de la Convención de Ramsar recomienda la elaboración de inventarios de humedales a los países que la integran, como instrumento de ayuda para la formulación de políticas nacionales de humedales (Molero & Novelli, 2004). Argentina forma parte de esta Convención desde el año 1991 y en el año 1998 se realizó una propuesta de clasificación e inventariado elaborado por Canevari *et al.* (1998). En el año 2017 se efectuó una actualización del Inventario Nacional de Humedales (Nivel I a Escala 1:1.000.000 a 1:500.000), y se propone una caracterización ambiental de las distintas regiones y subregiones de humedales en Argentina, con un enfoque hidrogeomorfológico, que se relaciona estrechamente con el análisis integral de estos ecosistemas (Benzaquen *et al.*, 2017).

Además de estas clasificaciones se realizaron otras para distintas regiones del país, en las que se han tenido en cuenta principalmente variables como suelos, pendientes, tipo de vegetación y geomorfología, tamaño, fluctuaciones hídricas, entre otras (Iriando *et al.*, 1974; Movia, 1984; Mazzonni & Vázquez, 2004; Ahumada & Faundez, 2009; Izquierdo *et al.*, 2015; Izquierdo *et al.*, 2016). Si bien se cuenta con estos estudios de base aún los estudios de clasificación y delimitación de humedales a escalas de mayor detalle son muy acotados (Benzaquen *et al.*, 2017).

En Argentina, un tipo de humedal de montaña, situado a lo largo de la Cordillera de los Andes Centrales se denomina regionalmente vegas. Estos ambientes en general ocupan una proporción reducida del paisaje en relación al entorno desértico que los rodea. Sin embargo, tienen un relevante valor ecológico y socioeconómico en la región, por su elevada biodiversidad, productividad y función en el sistema hidrológico local (Amaya *et al.*, 2019, Tapia Baldis *et al.*, 2019, Izquierdo *et al.*, 2015, 2016). Son un tipo de pradera siempreverde, sobre suelos hidromorfos, con áreas temporaria o permanentemente saturadas de agua, con vegetación

herbácea e hidrofítica integrada por gramíneas y ciperáceas que forman molisoles, que se desarrollan generalmente en el piedemonte, valles, depresiones como lagunas y salinas (Martínez Carretero, 2007; Martínez Carretero & Ontivero, 2017).

En la actualidad las técnicas de teledetección para el estudio de humedales son consideradas como la mejor herramienta para la identificación, cartografía y monitoreo de estos ecosistemas (Cartagena, 2002; Boyle *et al.*, 2004; Mazzoni & Vázquez, 2004; Mitsch & Gosselink, 2007; Keddy, 2010; Otto *et al.*, 2011). En los Andes Centrales, autores como Ontivero *et al.* (2010, 2011) Ontivero & Martínez Carretero (2013), Martínez Carretero & Ontivero, (2017), Izquierdo *et al.* (2015, 2016, 2018), Navarro *et al.* (2020), Pecker & Trombotto (2021) han empleado con éxito técnicas de teledetección y trabajos de campo para evaluarlos.

Los ecosistemas de vegas de los Andes Centrales en los últimos años se han visto amenazados, por el incremento en la actividad minera, el sobrepastoreo y el cambio climático; sumado a la poca información disponible y el difícil acceso, hacen dificultosa su evaluación (Martínez Carretero & Ontivero, 2017; Sosa & Guevara, 2017). Esta situación destaca la importancia de desarrollar propuestas e investigaciones con uso de tecnologías de información geográfica con base en estudios de campo, que pueden ser utilizadas como herramientas para planificación, conservación y manejo.

El objetivo general de este trabajo es clasificar y caracterizar vegas en base a la geomorfología e hidrología en un sector de los Andes Centrales de Argentina. Los objetivos particulares son: a) identificar las vegas en el área de estudio; b) describir la hidrología según los tipos de escurrimiento; c) definir unidades geomorfológicas; d) clasificar las vegas según los tipos de escurrimiento y las unidades geomorfológicas donde se encuentran; f) caracterizar cada tipología según la hidrología y la geomorfología, superficie, altura y pendiente.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Área de estudio*

El área de estudio ocupa una superficie de 570.405 ha e involucra a dos reservas naturales contiguas en los Andes Centrales de Argentina, la Reserva Provincial San Guillermo (RSG) (28° 27'S-69° 32'O)

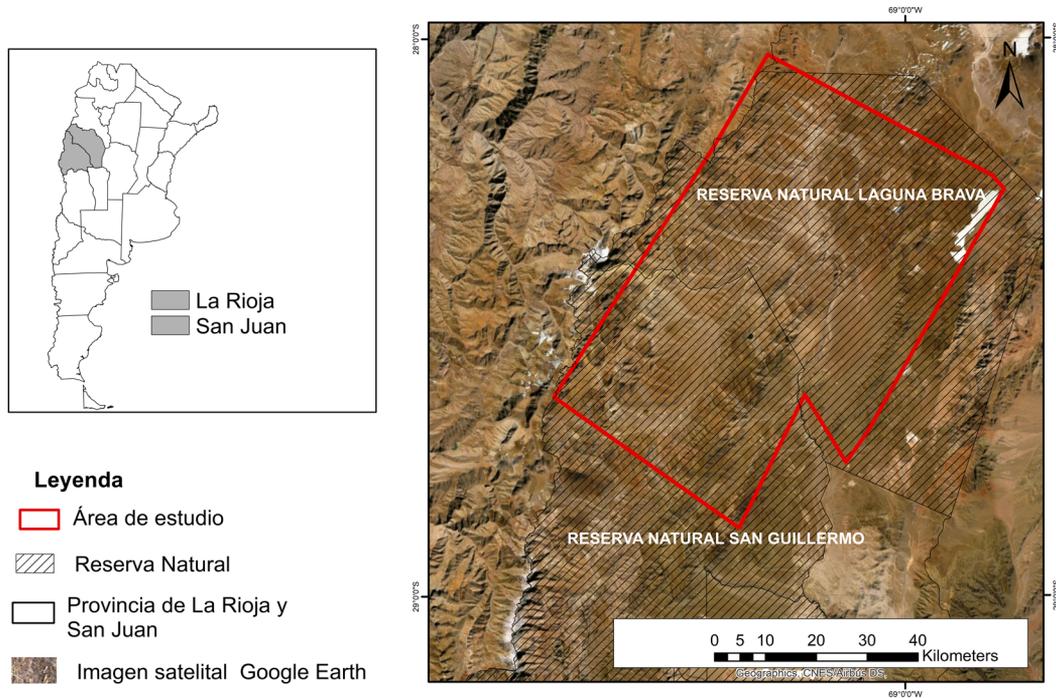
en el sector noroeste de la provincia de San Juan, declarada Reserva Provincial en el 1972 y Reserva de Biosfera en el año 1980; y la Reserva Provincial Laguna Brava (RLB), en el sector suroeste de la provincia de La Rioja (28°28'S- 69°10'O), declarada área protegida en 1980 y sitio Ramsar en 2003 (Fig. 1). Ambas reservas se encuentran dentro de una de las zonas ecológicamente más intactas de América del Sur (Sanderson *et al.*, 2002).

En relación al análisis geomorfológico, el área de estudio se enmarca dentro de la Unidad Andina. Según la clasificación de Sayago (1982) está conformada por las Provincias geológicas de la Cordillera Frontal, Puna, Precordillera Occidental y Sierras Pampeanas, y por las Regiones geomorfológicas de la sierra el Peñón, Punilla, Cordillera del Cajón de la Brea, Cordón del Infiernillo y Laguna La Brava. Geomorfológicamente, en el sector norte del área estudiada se ha identificado un paisaje con predominio de geoformas volcánicas, caracterizado por la presencia de conos, campos de lava, salinas y lagunas. En el sector sur, el paisaje está controlado por estructuras, con cordones montañosos limitados por fallas y valles intermontanos. Sin embargo, en el paisaje predominan actualmente los procesos exógenos tales como el fluvial y aluvial y en los sectores más elevados los de origen glacial, periglacial y fluvio-glacial.

Desde el punto de vista geológico, el área pertenece a la Cordillera Frontal. El clima es frío, la temperatura media anual es de 0 °C, la temperatura media mínima de -6 °C, la temperatura media máxima de 7 °C y la precipitación anual entre 200-100 mm (Salvioli, 2007). Hidrológicamente el área pertenece a la subcuenca hidrográfica del río Blanco, tributaria de la cuenca del río Bermejo-Vinchina. Los ríos y arroyos permanentes como el Salado, Peña, Macho Muerto, La Brea y Santa Rosa, aportan sus aguas al río Blanco (Salvioli, 2007). El régimen dominante es de tipo nival, con los caudales directamente asociados a las temperaturas imperantes en las cuencas activas (Damiani, 2007; Salvioli, 2007).

En las cuencas hidrográficas de los Andes Centrales las vegas son el ecosistema más importante, ya que intervienen en los ciclos hidrológicos regulando los flujos hídricos superficiales y subterráneos (Méndez, 1986; Vich, 1996; Martínez Carretero & Ontivero, 2017). El suministro hídrico de las vegas proviene del derretimiento de la nieve, deshielos glaciares y agua subterránea (Méndez, 1986; Canevari *et al.*,

## Área de estudio



**Fig. 1.** Ubicación del área de estudio en un sector de los Andes Centrales, comprendido entre la Reserva Provincial San Guillermo, San Juan y Reserva Provincial Laguna Brava, La Rioja.

1998; Martínez Carretero, 2007; Martínez Carretero & Ontivero, 2017). Las vegas en Argentina se distribuyen a lo largo de la región de la Puna y Altos Andes, entre los 3200 y 5200 msnm aproximadamente (Izquierdo *et al.*, 2015, 2016), y en el sector de los Andes Centrales se encuentran a menor altitud, entre los 2000 y 4300 msnm aproximadamente (Martínez Carretero & Ontivero, 2017).

Las vegas son sitios de alta productividad y riqueza de especies vegetales, con suelos siempre húmedos que generan un ambiente reductor y por ende de acumulación de materia orgánica y carbono. Es notorio el contraste de este ecosistema, con el entorno montañoso que lo rodea (Martínez Carretero & Ontivero, 2017).

## METODOLOGÍA

El método que se propone en este trabajo para determinar las distintas tipologías de vegas se basó

en un enfoque biofísico integrado a distintas escalas de análisis del paisaje en el que se identificaron las vegas presentes en el área de estudio y se determinó su vinculación con aspectos hidrológicos y geomorfológicos. La identificación y digitalización de los distintos elementos se realizó mediante la técnica de análisis visual que no demanda altos requerimientos en equipamiento, software y capacitación técnica (Chuvieco, 2016). Además, esta técnica si bien requiere mayor trabajo de digitalización, permite tener mayor detalle en la identificación de las vegas. Este tipo de análisis visual es recomendable para la clasificación de vegas por parte de técnicos de organismos de gobierno en otras áreas no comprendidas en este estudio.

### *Análisis de vega y aspectos hidrológicos*

Mediante la técnica de análisis visual de imágenes satelitales se llevó a cabo la identificación y digitalización de las vegas y de los distintos tipos de escurrimiento dominantes. Para ello se

utilizaron 2 imágenes ALOS- AVNIR-2 de 10x10 m de resolución espacial, del 22/02/ 2008 con centro de longitud -28,83 -69, 25 y del 30/12/2008 con centro de longitud -28,24-68,86, con una combinación bandas RGB 4, 3, 2. Para el análisis visual de cada imagen se siguieron los criterios de Chuvieco (2006) tales como: el brillo, color, forma, tamaño, textura, sombras, contexto espacial, asociación y fenología a una escala de análisis 1:100.000.

Para identificar la vega se digitalizó en pantalla y determinó su localización y superficie. Se generó una cobertura (shape) con la digitalización de todas las vegas. Se determinó en hectáreas el tamaño máximo, mínimo y promedio de las vegas. Para el análisis de los aspectos hidrológicos se identificaron y se digitalizaron en pantalla los escurrimientos dominantes, siguiendo la clasificación de Vich (1996) donde se reconocen tres tipos: Superficial lineal; Subsuperficial mantiforme; Superficial lineal a subsuperficial mantiforme.

Se tuvo como información de base las coberturas de: cuenca hidrográfica; red de drenaje; ríos permanentes; ríos temporales; lagunas; glaciares cubiertos y descubiertos, provenientes del Sistema de Información Geográfico (SIG) del Atlas Socioeconómico de la Provincia de San Juan (Lizana *et al.*, 2010) y de datos provistos por la Wildlife Conservation Society para la provincia de La Rioja a través de archivos digitalizados en un Disco Compacto en 2005 adquiridos por medio del Dr. Wrustten en el marco del proyecto Estepa Patagónica y Andina, Sector Reserva Natural Laguna Brava, provincia de La Rioja, Argentina.

Para determinar el tipo de escurrimiento dominante en cada una de las vegas se vincularon las coberturas: vegas y tipo de escurrimiento dominante, mediante un análisis espacial de superposición de coberturas (Bosque Sendra, 1992; Buzai & Baxendale, 2011). De este análisis se obtuvo una cobertura nueva (vegas-tipo de escurrimiento). Se calculó el porcentaje de vegas vinculado a cada tipo de escurrimiento.

#### *Análisis de vega y aspectos geomorfológicos*

Para realizar la caracterización geomorfológica se utilizaron tres imágenes Landsat 5 TM de 30x30 m de resolución espacial del 12/09/2007 (path 232/ row 080) y 12/04/ 2007 (path 233/ row 079; path 233/ row 080), donde se empleó una combinación de bandas RGB 7, 4, 2. La metodología siguió la técnica de interpretación visual a partir de la imagen satelital, con una escala de análisis de 1:250.000 teniendo en cuenta

los criterios de Chuvieco (2006). Para identificar y delimitar las principales unidades geomorfológicas se siguieron las definiciones establecidas por Gutiérrez Elorza (2008); técnica ampliamente empleada en la región andina (Gonzalez Díaz y Fauqué, 1993; Suvires, 2000; Rosa y Mamaní, 2000; González *et al.*, 2002; Perucca & Esper Angillieri, 2008; Perucca, 2016). Además, se utilizó como información de base el mapa geomorfológico de San Juan (Suvires, 2000) y el mapa geomorfológico de La Rioja (Cisneros, 2000). Se generó una cobertura (shape) mediante la digitalización en pantalla de las unidades geomorfológicas identificadas.

Para determinar la unidad geomorfológica que contenía a cada una de las vegas se vincularon las coberturas de geomorfología y cobertura de vegas. La vinculación se realizó mediante un análisis espacial de superposición de coberturas (Bosque Sendra, 1992; Buzai & Baxendale, 2011). Para determinar la asociación de las distintas unidades geomorfológicas con las vegas, se realizó una tabla de contingencia y un análisis de Chi cuadrado (Bosque Sendra, 1992). Se calculó el porcentaje de vegas registradas en las distintas unidades geomorfológicas.

Las corroboraciones en terreno de las unidades geomorfológicas, se realizaron durante las campañas de campo del verano del 2008 y 2009, mediante inspecciones visuales y fotográficas, siguiendo los caminos en el área de estudio. Además, se realizó inspección visual en campo en las 6 vegas seleccionadas para realizar los trabajos, determinando si se corresponde a la realidad de terreno con lo observado en las imágenes.

#### *Clasificación de vegas y caracterización de las distintas tipologías*

El patrón tipológico de cada vega se determinó mediante un análisis espacial de superposición de coberturas (Bosque Sendra, 1992; Buzai & Baxendale, 2011), teniendo como base la cobertura de vega con tipo de escurrimiento dominante y con unidades geomorfológicas con vega. Para determinar la asociación, se confeccionó una tabla de contingencia y un análisis de Chi cuadrado (Bosque Sendra, 1992). Se determinaron los distintos patrones tipológicos de vegas y se generó un mapa de tipologías de vegas para toda el área de estudio.

Se caracterizó las distintas tipologías en base al escurrimiento dominante y unidades geomorfológicas. Se determinó la superficie y el número de vegas que se

corresponde con cada tipología en el área de estudio. Los valores fueron expresados en porcentaje (%). Además, se determinó si existen diferencias entre el tamaño, pendiente y altura entre las tipologías. Para determinar la pendiente y altura (msnm), se utilizó un Modelo Digital de Elevación Global de 15 m de resolución espacial proveniente de ASTER GDEM (<https://asterweb.jpl.nasa.gov/gdem.asp>). Para detectar las diferencias se calcularon los valores medios y se realizó un análisis de la varianza (ANAVA) de un factor. Como factor se consideró la variable tipo (cuatro tipos: de Ribera, Depresión, Ladera y Falla). Para comprobar la normalidad de los datos se aplicó la distribución con la prueba Kolmogorov-Smirnov (Massey, 1951). Los datos de altura y superficie se transformaron mediante el método de raíz cuadrada. Se emplearon pruebas de comparaciones múltiples a posteriori, utilizando la prueba de Tukey.

Para el procesamiento de las imágenes satelitales, SIG y cartografía se empleó el programa de QGIS 2.18 Las Palmas (<https://www.qgis.org/es/site/>). Las imágenes satelitales se obtuvieron de la Comisión Nacional de Actividades Espaciales CONAE, <https://www.argentina.gob.ar/ciencia/conae> e Instituto Nacional de Pesquisas Espaciales de Brasil (INPE, <http://www.inpe.br/>).

Todas las categorías evaluadas anteriormente fueron corroboradas en terreno mediante la inspección visual en 6 vegas de fácil acceso, durante las campañas del verano del 2008 y 2009. Las seis vegas seleccionadas estuvieron localizadas en distintas unidades geomorfológicas y con diferente tipo de escurrimiento dominante, tres en la Reserva Natural Laguna Brava: vega Quebrada Santo Domingo (28°26'29.36"S, 68°50'54.32"W), vega Refugio Peñon (28°28'37.49"S, 68°50'11.63"W) y vega Laguna Brava (28°16'29.76"S, 68°49'28.45"W) y tres en la Reserva Natural San Guillermo: vega La Brea (28°40'58.30"S, 69°19'13.97"W), vega La Guanaca (28°43'52.89"S, 69°17'4.02"W) y vega Piuquenes (28°44'10.92"S, 69°17'4.08"W). Las vegas que no fueron corroboradas en campo se verificaron mediante análisis visuales con imágenes satelitales de alta resolución en Google Earth.

## RESULTADOS

### *Vega y aspectos hidrológicos*

En el área de estudio se identificaron 304 vegas,

con una superficie total cubierta por vegas de 2544 ha (0,44% del área estudiada). La superficie mínima de la vega detectable por la metodología utilizada y la escala de trabajo fue de 0,1 ha, la superficie máxima de 140 ha y la superficie media de vega fue de 8 ha. El análisis de los distintos tipos de escurrimientos indica que el 50% de las vegas tiene un escurrimiento superficial lineal, el 40% de las vegas un escurrimiento superficial lineal a subsuperficial mantiforme y el 10% restante de las vegas presentan escurrimiento subsuperficial mantiforme,

### *Vega y aspectos geomorfológicos*

Se identificó un total de 14 unidades geomorfológicas: Colada; Cono volcánico; Falla; Abanico aluvial; Ladera; Piedemonte-indiferenciado; Planicie fluvial; Terraza fluvial, Depresión sin descarga superficial con o sin agua; Terraza fluvio-glacial; Planicie fluvio-glacial; Abanico fluvio-glacial; Glaciar; Glaciar de escombros.

Se encontró una clara asociación entre las unidades geomorfológicas y las vegas ( $X^2 = 798,34$ ;  $df = 13$ ;  $p < 0,05$ ). Las unidades geomorfológicas que incluyen vegas son: Ladera, Piedemonte indiferenciado, Abanico aluvial, Planicie fluvial, Depresión sin descarga superficial con o sin agua y Falla. El 50% de las vegas está asociado a la Planicie fluvial, el 20% a Abanico aluvial, el 10% a Piedemonte indiferenciado y el 3% a Ladera. La unidad geomorfológica Depresión sin descarga con o sin agua, se asocia al 12% de las vegas y sólo el 5% de vegas se encuentra sobre la unidad geomorfológica de Falla.

### *Clasificación de Vegas*

Los patrones tipológicos se detectaron mediante la vinculación de las coberturas vega-tipo de escurrimiento dominante y unidad geomorfológica-vega, se determinó que existe asociación entre el tipo de escurrimiento-vega y las unidades geomorfológicas-vega ( $X^2 = 2478,57$ ;  $df = 13$ ;  $p < 0,05$ ). En la Tabla 1 se observa de acuerdo al análisis de cada asociación, a qué tipo de escurrimiento dominante con vega está vinculada cada unidad geomorfológica con vega.

Sobre la base de los resultados obtenidos se elaboró el patrón tipológico de vegas para los Andes Centrales, determinando cuatro tipologías: Vegas de ribera; Vega de ladera; Vega de depresión y Vega de Falla. Con esta información se elaboró un mapa de distribución de las distintas tipologías de vega

**Tabla 1.** Tipo de escurrimiento dominante asociado a la unidad geomorfológica en las 304 vegas del área de estudio.

Escurrimiento Dominante	Unidad Geomorfológica
Superficial lineal	Planicie fluvial
Superficial lineal a subsuperficial mantiforme	Abanico aluvial, Ladera, Piedemonte indiferenciado y Falla
Subsuperficial mantiforme	Depresión sin descarga superficial con o sin agua

determinadas en el área de estudio (Fig. 2).

*Caracterización de las distintas tipologías*

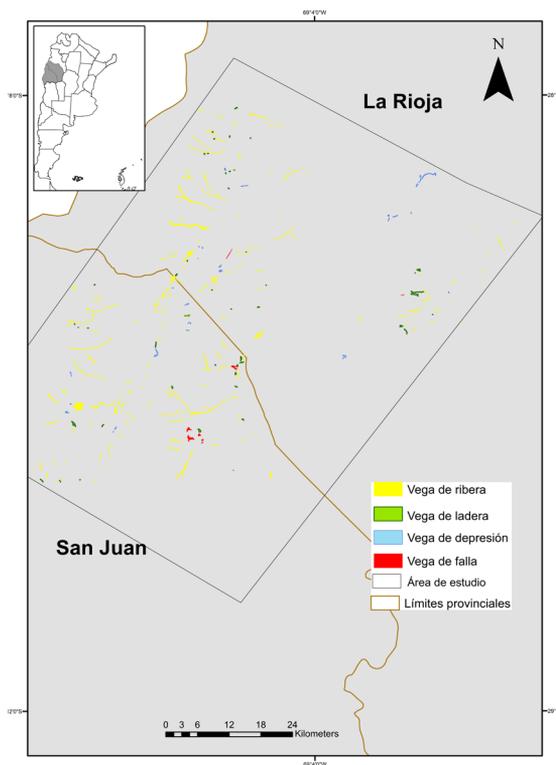
A partir de las características hidrológicas y geomorfológicas, las cuatro tipologías de vegas identificadas quedan definidas de la siguiente manera:

- Vegas de rivera: Están localizadas sobre planicies fluviales, que incluyen el curso del río y la llanura de inundación adyacente, presentan escurrimiento superficial lineal dominante. El escurrimiento puede ser permanente o temporal. Reciben principalmente aportes superficiales provenientes del derretimiento de mantos de nieves, glaciares y precipitaciones níveas (Fig. 3A).
- Vegas de ladera: Se localizan sobre laderas montañosas, abanicos aluviales y piedemontes indiferenciados, presentan escurrimiento superficial lineal a subsuperficial mantiforme dominante en la zona deprimida. Pueden tener agua permanente o temporal. Reciben principalmente aportes de agua subterránea y en ocasiones aportes superficiales temporales (Fig. 3B).
- Vegas de depresión: Se localizan sobre depresiones sin descarga superficial con o sin agua, donde domina el escurrimiento subsuperficial mantiforme. Se consideran dentro de esta categoría las vegas, lagunas y salinas con agua permanente o temporal. Su alimentación proviene principalmente del agua subterránea; aunque en ocasiones puede recibir aportes superficiales (Fig. 3C).
- Vegas de falla: Se ubican alineadas a lo largo de fallas geológicas, presentan escurrimiento superficial lineal a subsuperficial mantiforme

dominante en la zona deprimida o labio bajo de la falla pueden tener o no agua en superficie y ésta ser permanente o temporal. Reciben principalmente aportes de agua subterránea y en menor medida aportes superficiales (Fig. 3D).

Las Vegas de rivera fueron las más frecuentes en la zona de estudio, representando el 50% de las vegas mapeadas, seguidas de las Vegas de ladera (33%), Vegas de depresión (12%) y Vegas de falla (5%). Asimismo, las Vegas de rivera representaron un 74% de la superficie mapeada de vegas, seguidas por las Vegas de ladera (12%), Vegas de falla (9%) y Vegas de depresión (5%). (Fig. 4).

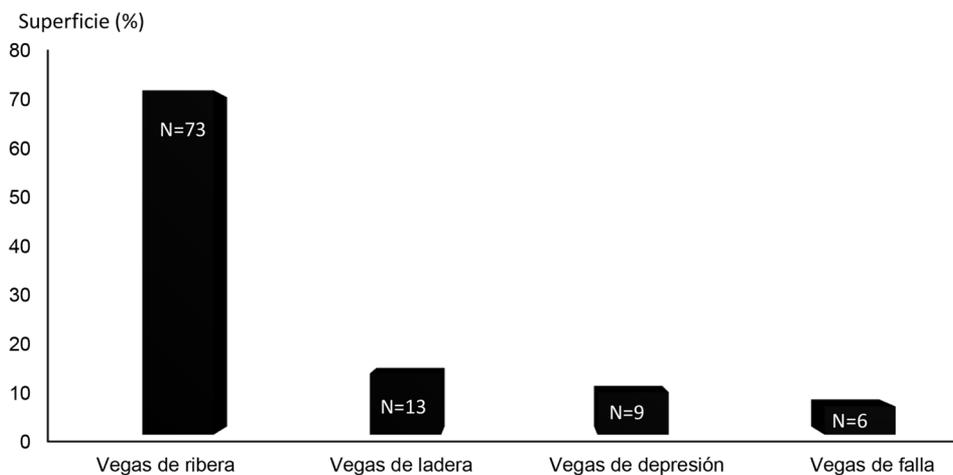
En relación al tamaño se detectaron diferencias significativas entre las distintas tipologías de vega ( $F=4,997$ ;  $P=0,002$ ;  $N=304$ ). Las Vegas de rivera y Vegas de falla son las de mayor tamaño y se



**Fig. 2.** Mapa de distribución de las distintas tipologías de vegas: Vega de rivera, Vega de ladera, Vega de depresión, Vega de falla en un sector de los Andes Centrales, comprendido entre la Reserva Provincial San Guillermo, San Juan y Reserva Provincial Laguna Brava, La Rioja.



**Fig. 3.** Cuatro tipologías de vega caracterizadas en un sector de los Andes Centrales, comprendido entre la Reserva Provincial San Guillermo, San Juan y Reserva Provincial Laguna Brava, La Rioja. **A:** Vega de ribera, **B:** Vega de ladera, **C:** Vega de depresión, **D:** Vega de falla.



**Fig. 4** Superficie relativa y frecuencia de vegas en cada una de las cuatro tipologías de vegas observadas en un sector de los Andes Centrales, comprendido entre la Reserva Provincial San Guillermo, San Juan y Reserva Provincial Laguna Brava, La Rioja.

diferencian de las Vegas de ladera que son las de menor tamaño (test a posteriori Tukey  $P \leq 0,05$ ). Las Vegas de depresión, en relación a las restantes tipologías tienen un tamaño intermedio. Si bien se observaron también diferencias en la altura y la pendiente, éstas no resultaron significativas entre las distintas tipologías.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

La geomorfología y la hidrología son factores relevantes para clasificar humedales, por lo que han sido utilizados en varios sistemas de clasificación internacionales y nacionales como Cowardin *et al.* (1979), Secretaría de Convención de Ramsar (1990), Brinson (1993), Movía (1984), Iriondo *et al.* (1974) y Benzaquen *et al.* (2017). En este trabajo, la propuesta de clasificación de Vegas en los Andes Centrales de Argentina se realizó a base de un enfoque biofísico integrado a distintas escalas de análisis, teniendo en cuenta la localización de la vega, los factores geomorfológicos e hidrológicos. A escala de paisaje se definieron distintos tipos de vegas determinados por la unidad geomorfológica (Planicies fluviales, Abanico aluvial, Ladera, Piedemonte indiferenciado, Depresión sin descarga superficial con o sin agua y Falla) y el tipo de escurrimiento dominante (Superficial lineal, Subsuperficial mantiforme y Subsuperficial mantiforme a superficial lineal). Considerando la totalidad de Vegas incluidas en el análisis se reconocen cuatro tipologías: de ribera, ladera, depresión y de falla. Las Vegas de ribera y de ladera fueron las predominantes en cuanto a frecuencia, cantidad de superficie y tamaño. En menor medida se ubican las Vegas de depresión y de falla; si bien las Vegas de falla tiene gran tamaño fueron menos frecuente en el área.

Cada tipología está definida por una unidad geomorfológica en particular y un tipo de escurrimiento dominante, como es el caso de las Vegas de ribera, de depresión y de falla. Las Vegas de ladera se encuentran asociadas a varias unidades geomorfológicas, tales como Abanico aluvial, Ladera y Piedemonte indiferenciado, todas estas unidades comparten el mismo tipo de escurrimiento dominante Superficial lineal a subsuperficial mantiforme. Este grupo de unidades geomorfológicas son similares por estar dentro de

la unidad morfoestructural de montaña (Gutiérrez Elorza, 2008) y han sido agrupadas en una misma categoría. La tipología de Vega de falla no ha sido incluida en ninguna de las clasificaciones de humedales vigentes hasta el momento, cabe diferenciarla y destacarla dado que las fallas son habituales en la zona de los Andes Centrales debido a que en este sector se concentran las principales evidencias de deformación tectónica cuaternaria (fallas y pliegues), producto de la convergencia entre las placas de Nazca y América del Sur (Anderson *et al.*, 2007; Perucca & Vargas, 2014).

En cuanto a la tipología de Vega de ribera propuesta en este trabajo, la misma considera tanto a la Planicie fluvial como al cauce del río, ya que las vegas se pueden encontrar en ambos sectores, debido a las variaciones topográficas y a su vegetación herbácea e hidrofítica característica (Martínez Carretero & Ontivero, 2017); similar a la propuesta de Brinson (1993) en su clasificación de humedales de Ribera incluye la planicie y el cauce del río. Sin embargo, difiere del grupo fluvial de Cowardin *et al.* (1979) y de la Convención de Ramsar (2005), que es definida sólo para los cauces de ríos.

Otro aspecto que se ha tenido en cuenta en este trabajo es que el tipo de escurrimiento dominante puede ser permanente o temporal, ya que las condiciones hídricas en estos ambientes son muy fluctuantes (Izquierdo *et al.*, 2016). Las Vegas presentan cambios ante las fluctuaciones hídricas, que pueden estar vinculadas a causas antrópicas, como la minería y el pastoreo (Reboratti, 2006; Izquierdo *et al.*, 2016;) y climáticas (Caziani y Derlindati, 1999; Izquierdo *et al.*, 2016). La frecuencia y superficie de cada tipología varía entre vegas, siendo las Vegas de ribera las más frecuentes y con mayor superficie en el área de estudio. Este predominio en número y superficie de las Vegas de ribera fue también observado en humedales (mallines) en Santa Cruz (Mazzonni & Vázquez, 2004).

La aplicación de esta propuesta metodológica a nivel regional contribuirá a la gestión ambiental, conservación y monitoreo de estos ecosistemas de alto valor ecológico y socioeconómico en la región. Si bien la clasificación propuesta es de fácil implementación, al ser manual requiere de esfuerzos para ser aplicado en grandes extensiones. La clasificación de las distintas tipologías servirá de base para plantear estudios más detallados en el

comportamiento de los patrones tipológicos ante posibles escenarios de cambios, donde el suministro de agua puede variar debido a condiciones climáticas o al aumento de las actividades antrópicas. Esto se debe a que los humedales de zonas desérticas pueden ser afectados seriamente si se extrae más agua de la que se renueva, ya sea directamente del humedal, por extracción de agua subterránea, o no dejando que el agua llegue al mismo, por desvío de los escurrimientos.

## CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

MO y EM diseño y realización de la investigación, análisis, recolección, interpretación de datos, preparación de las figuras y redacción del manuscrito. LP diseño y realización de la investigación, análisis, interpretación de datos y revisión del manuscrito.

## AGRADECIMIENTOS

A Yanina Ripoll, Dardo Recabarren y guardaparques del Dirección de Conservación y Áreas Protegidas de la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la provincia de San Juan; a la Comisión Nacional de Actividades Espaciales, Argentina especialmente a Graciela Salinas de Salmuni. Al CEFOCCA-UNSJC. Lizana; W. Melian; M. del Cid y G. Garces y al Grupo de Geobotánica y Fitogeografía del IADIZA-CONICET. Agradecemos los aportes realizados por el editor y revisores anónimos que evaluaron el trabajo, en particular a la Dra. Izquierdo.

Estudio apoyado por la 021/18 Resol. Universidad Nacional de San Juan bajo la dirección de E:MC.

## BIBLIOGRAFÍA

AHUMADA, M. & L. FAÚNDEZ. 2009. *Guía Descriptiva de los sistemas vegetacionales azonales hídricos terrestres de la ecorregión altiplánica (SVAHT)*. Ministerio de agricultura de Chile, Servicio Agrícola y Ganadero. Santiago. Chile.

AMAYA, N., D. BLANCO, A. CHAMORRO, J. GONNET, C. HGOBURU & H. SOSA. 2019. Conservación y manejo de vegas altoandinas en

Argentina y Perú. Dos estudios de caso. *Fundación para la conservación y el uso sustentable de los Humedales*. Wetlands International.

ANDERSON, M., P. ALVARADO, G. ZANDT & S. BECK. 2007. Geometry and brittle deformation on the subducting Nazca Plate, central Chile and Argentina. *Geophysical Journal International* 171: 419-434. <https://doi.org/10.1111/j.1365-246X.2007.03483.x>

BENZAQUEN, L., D.E. BLANCO, R. BO, P. KANDUS, G. LINGUA, P. MINOTTI & R. QUINTANA. 2017. *Regiones de humedales de la Argentina*. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Fundación Humedales/Wetlands International. Universidad Nacional de San Martín y Universidad de Buenos Aires.

BOSQUE SENDRA, J. 1992. *Sistemas de Información Geográfica*. Ediciones Rialp S.A, Madrid.

BOYLE, T.P., S.M. CAZIANI & R.G. WALTERMIRE. 2004. Landsat TM inventory and assessment of waterbird habitat in the southern altiplano of South America. *Wetlands Ecology and Management* 12: 563-573. <https://doi.org/10.1007/s11273-005-1761-2>

BRINSON, M.M. 1993. *A hydrogeomorphic Classification for Wetlands*. Technical Report WRP-DE-4. Waterways Experiment Station, Army Corps of Engineers, Vicksburg, MS. Washington, DC.

BRINSON, M. 2004. a. Niveles extremos de variación de patrones y procesos en humedales. En: MALVÁREZ, A. I (ed.), *Documentos del curso-taller: Bases ecológicas para la clasificación e inventario de humedales en Argentina*, pp. 19-4. 1º Edición, Buenos Aires.

BRINSON, M. 2004. b. Conceptos y desafíos de la clasificación de humedales. En: MALVÁREZ, A. I (Ed.), *Documentos del curso-taller: Bases ecológicas para la clasificación e inventario de humedales en Argentina*, pp. 25-36. 1º Edición, Buenos Aires.

BRINSON, M. 2011. Clasificación de los Humedales. En: B. A. LEPAGE (ed.), *Humedales*. Editorial Springer Países Bajos.

BUZAI, C. & C. BAXENDALE. 2011. *Análisis socioespacial con sistema de información geográfica: Perspectivas científicas: temáticas de base raster*. Lugar Editorial S. A., Buenos Aires. Argentina.

CANEVARI, P., D.E. BLANCO, E.H. BUCHER, G. CASTRO & I. DAVIDSON. 1998. *Los humedales de la Argentina. Clasificación, situación actual, conservación y legislación*. Wetlands International, Buenos Aires. Argentina.

## M. Ontivero *et al.* - Clasificación de humedales de montaña en los Andes Centrales

- CARTAGENA, F. D. 2002. *Identificación y análisis recambios en bofedales de la cordillera occidental y altiplano de Bolivia*. Tesis maestría profesional en Levantamiento de Recursos Hídricos. Manejo y conservación de cuencas. Centro latinoamericano aeroespacial y aplicaciones SIG para el desarrollo sostenible de los recursos naturales CLAS.
- CANEVARI, P., D.E. BLANCO, E.H. BUCHER, G. CASTRO & I. DAVIDSON. 1998. *Los humedales de la Argentina. Clasificación, situación actual, conservación y legislación*. Wetlands International, Buenos Aires. Argentina.
- CHUVIECO, E. 2006. *Teledetección ambiental. La observación de la tierra desde el espacio*. 1º Edición. Editorial Ariel, S.A. Barcelona. España.
- COWARDIN, L.M., V. CARTER, F.C. GOLET & E.T. LAROE 1979. *Classification of wetlands and deepwater habitats of the United States*. U. S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington, D.C.
- DAMIANI, O. 2007. Aguas superficiales. En: MARTÍNEZ CARRETERO, E. (ed.), *Diversidad biológica y cultural de los altos Andes Centrales de Argentina: línea de base de la Reserva Biósfera San Guillermo*, San Juan, pp.101-112. 1º Edición. Editorial Universidad Nacional de San Juan, San Juan. Argentina.
- DUGAN, P. 1993. *Wetlands in danger*. Oxford University Press, New York, New York, USA.
- FARINHA, J.C., L.T. COSTA, A. MANTZAVELAS, E. FITOKA, N. HECKER & P. TOMAS VIVES. 1996. *Mediterranean wetland inventory: Habitat Description System*. MedWet Publication Instituto da Conservação da Natureza, Lisboa, Wetlands International, Slimbridge and EKBY, Thessaloniki.
- FINLAYSON, C., N. DAVIDSON, A. SPIERS & N. STEVENSON. 1999. Global wetland inventory-current status and future priorities. *Mar. Freshwat. Res.* 50: 717-727. <https://doi.org/10.1071/MF99098>
- FINLAYSON, C., G. W. BEGG, J. HOWES, J. DAVIES, K. TAGI & J. LOWRY. 2002. *A manual for an inventory of Asian wetlands*. Version 1.0. Wetlands International Global, Series 10, Kuala Lumpur, Malasia.
- GUTIÉRREZ ELORZA, M. 2008. *Geomorfología*. 1º Edición Pearson/Prentice Hall, Madrid.
- IRIONDO, M., J. A. ORELLANA & J. J. NEIFF. 1974. Sobre el concepto de mallín cordillerano. *Revista Asoc. Científ. Nat. Lit.* 5: 45-52. <https://doi.org/10.14409/natura.v1i5.3275>
- IZQUIERDO A., J. FOGUET & H. RICARDO GRAU. 2015. Mapping and spatial characterization of Argentine High Andean peatbogs. *Wetlands Ecology and Management* 23: 963-976. <https://doi.org/10.1007/s11273-015-9433-3>.
- IZQUIERDO A., J. FOGUET & H. RICARDO GRAU. 2016. Hidroecosistemas de la Puna y Altos Andes de Argentina. *Acta Geológica Lilloana*. 28: 390-402.
- KEDDY, P. A. 2010. *Wetland Ecology. Principles and Conservation*. 2º Edition. Editorial Cambridge University Press, New York. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511778179>
- LIZANA, C., M. MARTINEZ, E. MARQUEZ, M. DEL CID, N. HERRERA, G. GARCÉS OLSEN, I. MALLAMACI, J. MARAZ, V. OVIEDO, R. VELAZQUEZ & M. MARTINELLI 2010. *Atlas Socioeconómico Provincia de San Juan*. Centro de Fotogrametría Cartografía y Catastro. Universidad Nacional de San Juan.
- MALVÁREZ, A. 2004. Consideraciones preliminares sobre un sistema nacional de clasificación e inventariado de humedales. En: MALVÁREZ, A. I (ed.), *Documentos del curso-taller: Bases ecológicas para la clasificación e inventario de humedales en Argentina*, pp. 13-15. 1º Edición, Buenos Aires. Argentina.
- MARTÍNEZ CARRETERO, E. 2007. *Diversidad biológica y cultural de los altos Andes Centrales de Argentina: línea de base de la Reserva Biósfera San Guillermo, San Juan*. Edición literaria a cargo de Eduardo Martínez Carretero. 1º Edición. Universidad Nacional de San Juan, San Juan. Argentina.
- MARTÍNEZ CARRETERO, E. & M. ONTIVERO 2017. Vegas. Ecosistema altoandino de importancia biológica, ecológica y socio-económica. En: MARTÍNEZ CARRETERO, E. & A. GARCÍA (ed.), *San Juan Ambiental*. pp. 199-213. Universidad Nacional de San Juan, San Juan. Argentina.
- MASSEY JR, F. J. 1951. The Kolmogorov-Smirnov test for goodness of fit. *Journal of the American statistical Association* 46: 68-78.
- MAZZONI, E. & M. VAZQUEZ. 2004. *Ecosistemas de mallines y paisaje de la Patagonia Austral, provincia de Santa Cruz*. Universidad Nacional de la Patagonia Austral. Unidad Académica de Río Gallego, Convenio EEA. Santa Cruz, INTA. Ediciones INTA, Buenos Aires. Argentina.
- MÉNDEZ, E. 1986. Dinamismo de la vegetación en el Valle Superior del Río Atuel. Vegas y Conos de deyección. *Parodiána* 4: 333-350.

- NAVARRO, C., A. IZQUIERDO, E. ARÁOZ, J. FOGUET & H. RICARDO. GRAU. 2020. Rewilding of large herbivore communities in high elevation Puna: geographic segregation and no evidence of positive effects on peatland productivity. *Reg. Environ. Change* 20:112. <https://doi.org/10.1007/s10113-020-01704-8>
- MÉNDEZ, E. 2004. La Vegetación de los altos Andes I. Pisos de vegetación del flanco oriental del cordón del Plata (Mendoza, Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 39: 227-253. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v49.n2.7857>
- MITSCH, W. J. & J.G. GOSSELINK. 2007. *Wetlands*. 4 ° Edition. Editorial John Wiley y Sons, Inc, Hoboken, New Jersey.
- MOLERO, G. C. & Y. S. NOVELLI. 2004. Un sistema de clasificación de humedales propuesto para la Convención de Ramsar. En: MALVÁREZ, A. I (ed.), *Documentos del curso-taller: Bases ecológicas para la clasificación e inventario de humedales en Argentina*, pp. 37-51. 1° Edición, Buenos Aires. Argentina.
- MOVIA, C. 1984. Tipología de mallines. En: RABASSA, J. & BRANDANI, A., CAPUA, O.Y OTTONELLO, E. *Cursos de campo en sistemas ecogeomorfológicos: Guía de excursiones*. Dpto de Posgrado. Universidad Nacional del Comahue. Neuquén.
- ONTIVERO, M., E. MARTÍNEZ CARRETERO, C. LIZANA & G. SALINAS SALMUNI 2011. Relevamientos de humedales altoandinos (vegas) en la provincia de San Juan, mediante Teledetección y SIG. Argentina. XXXIII Jornadas Argentinas de Botánica. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 46 (Supl): 202-203.
- ONTIVERO, M. & E. MARTÍNEZ CARRETERO. 2013. El ecosistema de vega en el corredor bioceánico (San Juan, Argentina) mediante el empleo de TIG. En GARCÍA, A. (ed.), *El Corredor Bioceánico en San Juan. Recursos culturales y naturales del sector andino*, pp. 23-30. Editorial Universidad Nacional de San Juan, San Juan. Argentina.
- OTTO, M., D. SCHERER & J. RICHTERS. 2011. Hydrological differentiation and spatial distribution of high altitude wetlands in a semi-arid Andean region derived from satellite data. *Hydrology and Earth System Sciences* 15: 1713-1727. <https://doi.org/10.5194/hess-15-1713-2011>
- PECKER MARCOSIG, I. & D. TROMBOTTO LIAUDAT. 2021. Análisis de la dinámica de dos mallines de altura en Vallecitos, Cordón del Plata, Mendoza, Argentina, en el periodo 2002-2019. *Acta Geológica Lilloana* 33: 1-24. <https://doi.org/10.30550/j.agl/2021.33.1/2021-02-18>
- PERUCCA, L. 2016. Geomorfología de San Juan. En: MARTÍNEZ CARRETERO, E. & A. GARCÍA (ed.), *San Juan Ambiental* pp. 95-116. Universidad Nacional de San Juan, San Juan. Argentina.
- PERUCCA, L. & M.Y. ESPER ANGILLIERI. 2008. A preliminary inventory of periglacial landforms in the Andes of La Rioja and San Juan, Argentina, at about 20° S. *Quaternary International*, 190: 171-179. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2007.10.007>
- PERUCCA, L. & N. VARGAS. 2014. Neotectónica de la Provincia de San Juan, centro-oeste de Argentina. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 66: 291-304. <https://doi.org/10.18268/BSGM2014v66n2a6>
- QGIS, 2016. "Las Palmas" Development Team. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project [online]. Disponible en: <http://qgis.osgeo.org> [Acceso: 10 julio 2021].
- SALVIOLI, G. H. 2007. Caracterización hidrometeorológica. En: MARTÍNEZ CARRETERO, E. (ed.), *Diversidad biológica y cultural de los altos Andes Centrales de Argentina: línea de base de la Reserva Biósfera San Guillermo, San Juan*, pp.61-87. 1° Edición. Editorial Universidad Nacional de San Juan, San Juan. Argentina.
- SANDERSON, E. W., M. A. JAITEH, K. H. LEVY, A. REDFORD, V. WANNEBO & G. WOOLMER. 2002. The human footprint and the last of the wild. *Bioscience* 52: 891-904. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0891:THFATL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0891:THFATL]2.0.CO;2)
- SCOTT, D.A. & T. A. JONES. 1995. Classification and inventory of wetlands: A global overview. *Vegetatio* 118: 16-33. <https://doi.org/10.1007/BF00045186>
- SECRETARÍA DE LA CONVENCIÓN DE RAMSAR. 2008. *Convención de Ramsar y Grupo de Contacto EHAA*. 2008. Estrategia Regional para la Conservación y Uso Sostenible de Humedales Altoandinos. CONDESAN y TNC-Chile. Gobiernos de Ecuador y Chile.
- SECRETARÍA DE LA CONVENCIÓN DE RAMSAR. 2005. Ramsar COP9 DOC. 26. *Estrategia Regional de Conservación y Uso Sostenible de los Humedales Altoandinos*. 9ª Reunión de la Conferencia de las Partes Contratantes en la Convención sobre los Humedales (Ramsar, Irán, 1971). Kampala, Uganda.
- SEMENIUK, C.A. & V. SEMENIUK. 1995. A geomorphic approach to global wetland classification. *Vegetatio* 118: 103-124. <https://doi.org/10.1007/BF00045193>

## M. Ontivero *et al.* - Clasificación de humedales de montaña en los Andes Centrales

- SOSA H. & B. GUEVARA. 2017. Subregión Vegas y lagunas altoandina. En: BENZAQUEN, L., D.E. BLANCO, R. BO, P. KANDUS, G. LINGUA, P. MINOTTI & R. QUINTANA (ed.). *Regiones de humedales de la Argentina*, pp.83-92. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Fundación Humedales/Wetlands International. Universidad Nacional de San Martín y Universidad de Buenos Aires.
- TAPIA BALDIS, C., D. TROMBOTTO LIAUDAT & A. AHUMADA. 2019. Ambiente periglacial y regiones geocriológicas en los Andes de San Juan (28°-33°S). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 76: 46-63.
- VICH, A. 1996. *Aguas Continentales Formas y Procesos*. Mendoza, Impreso en los talleres gráficos del centro de economía legislación y administración del agua y el ambiente. Argentina.





# LA VEGETACIÓN DE LAS MONTAÑAS DE CÓRDOBA (ARGENTINA) A COMIENZOS DEL SIGLO XXI: UN MAPA BASE PARA EL ORDENAMIENTO TERRITORIAL

## THE VEGETATION OF THE CÓRDOBA MOUNTAINS (ARGENTINA) AT THE BEGINNING OF THE XXI CENTURY: A BASE MAP FOR LAND USE PLANNING

Ana M. Cingolani<sup>1\*</sup>, Melisa A. Giorgis<sup>1,2</sup>, Laura E. Hoyos<sup>1</sup> y Marcelo Cabido<sup>1</sup>

1. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, CONICET- UNC, Córdoba, Argentina.
2. FCEfYN, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.

\*acingola@yahoo.com.ar

### Citar este artículo

CINGOLANI, A. M., MELISA A. GIORGIS, LAURA E. HOYOS & MARCELO CABIDO. 2022. La vegetación de las montañas de Córdoba (Argentina) a comienzos del siglo XXI: un mapa base para el ordenamiento territorial. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 65-100.

 DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n1.34924>

### SUMMARY

**Background and aims:** A detailed and updated vegetation map is necessary to land use planning. Given the need for a land-use plan for the Córdoba mountains, we decided to: make a vegetation map of these mountains; describe the vegetation of the mapped classes; interpret their distribution along the elevation gradient, and discuss the implications for land use planning.

**M&M:** We elaborated a preliminary map from satellite images and field information, where we discriminated 14 vegetation units. Then, after a field control, we performed the final map, grouping the vegetation units into seven classes.

**Results:** In the final map we identified: native forests, exotic forests, native scrublands, grasslands, lawns, grasslands with rock and/or bare soil and rocky areas. These classes were discriminated with an overall 82.6% precision. In addition, we separated water bodies, flood areas, crops and urban areas. The scrublands were the most widespread class, covering 37% of the landscape, followed by crops, covering 23% of the territory. Native forests only occupied 5.5% of the area. Scrublands and forests decreased along the elevation gradient, while grasslands and rocky areas increased.

**Conclusions:** We suggest that land use planning should promote the restoration of native forests to occupy 20-40% of the landscape, the control of the advance of urban areas and crops, and the management of invasive alien species to limit their expansion.

### KEY WORDS

Biological invasions, distribution, disturbance, elevation gradient, forests, rocky areas, urbanization.

### RESUMEN

**Introducción y objetivos:** Un mapa de vegetación detallado y actualizado es clave para el ordenamiento territorial. Dada la necesidad de un ordenamiento para las Sierras de Córdoba, nos propusimos: confeccionar un mapa de vegetación de estas montañas; describir la vegetación de las clases identificadas; interpretar su distribución a lo largo del gradiente altitudinal y discutir las implicancias para el ordenamiento territorial.

**M&M:** Construimos un mapa preliminar a partir de imágenes satelitales e información de campo, donde discriminamos 14 unidades de vegetación. Luego de hacer un control a campo, elaboramos el mapa final, agrupando las unidades de vegetación en siete clases.

**Resultados:** En el mapa final identificamos: bosques nativos, bosques exóticos, matorrales nativos, pajonales, céspedes, pastizales con roca y/o suelo desnudo y roquedales. Estas clases se discriminaron con una precisión general del 82,6%. Además, separamos cuerpos de agua, zonas inundables, cultivos y zonas urbanas. Los matorrales, que fueron la clase más extendida, abarcaron un 37% del paisaje, le siguieron los cultivos, que cubrieron un 23% del territorio. Los bosques nativos sólo ocuparon un 5,5% del área. Matorrales y bosques disminuyeron a lo largo del gradiente altitudinal, mientras que pastizales y roquedales aumentaron.

**Conclusiones:** Sugerimos que un ordenamiento territorial de las montañas debería promover la restauración de los bosques nativos hasta ocupar un 20-40% del paisaje, el control del avance de las zonas urbanas y cultivos, y el manejo de especies exóticas invasoras para limitar su expansión sobre las fisonomías nativas.

### PALABRAS CLAVE

Bosques, distribución, disturbio, gradiente altitudinal, invasiones biológicas, roquedales, urbanización.

Recibido: 28 Sep 2021  
Aceptado: 21 Feb 2022  
Publicado impreso: 31 Mar 2022  
Editora: Karina L. Speziale 

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

## INTRODUCCIÓN

En la actualidad, a excepción de áreas muy remotas, casi todo paisaje del planeta se encuentra en mayor o menor medida intervenido por actividades humanas (Ellis & Ramankutti, 2008; IPBES, 2019; Zalles *et al.*, 2021). En este escenario, y debido a su complejidad estructural y a su relativa inaccesibilidad, las montañas del mundo han experimentado, hasta el momento, una menor transformación en relación a los terrenos bajos circundantes. A pesar de ocupar una baja proporción de la superficie terrestre (12-24%), las montañas son parte del reservorio clave de la biodiversidad del planeta, ya que albergan cerca de un 85% de los vertebrados y una cantidad desproporcionadamente alta de las especies de plantas (Tang *et al.*, 2006; Körner *et al.*, 2011; Rahbek *et al.*, 2019; Perrigo *et al.*, 2020; Körner, 2020). Además, brindan a la población humana bienes y servicios ecosistémicos esenciales como, por ejemplo, agua potable, energía y áreas de recreación (Körner, 2004; Viviroli *et al.*, 2020; Mengist *et al.*, 2020). Debido a su relevancia, es imprescindible que los ecosistemas de montaña se mantengan en buen estado de conservación (Brooks *et al.*, 2006). Sin embargo, estos ambientes comparativamente mejor conservados, hoy están amenazados por diversos factores, tales como la urbanización, las invasiones biológicas, la intensificación de la ganadería y el avance de la agricultura desde las zonas más bajas (Haider *et al.*, 2018; Körner, 2020). Además, los cambios globales en el clima ponen en riesgo la biodiversidad exclusiva de las zonas más altas de las montañas (Matteodo *et al.*, 2013; Pauchard *et al.*, 2016).

Una herramienta para evitar los problemas ocasionados por el crecimiento desordenado y los cambios acelerados en el uso de la tierra es el ordenamiento territorial. Se trata de una estrategia política y un proceso técnico-administrativo que permite la planificación del manejo de un territorio, considerando las necesidades e intereses de los diferentes actores sociales (Palacio Prieto *et al.*, 2004; Paruelo *et al.*, 2014). Por definición, se trata de un proceso participativo, y tiene por objetivo lograr un manejo sustentable de los recursos y un incremento en la calidad de vida de la población (Palacio Prieto *et al.*, 2004; Paruelo *et al.*, 2014). Para poder cumplir con las distintas etapas de un ordenamiento territorial,

es indispensable contar con información de base sólida y espacialmente explícita (Paruelo *et al.*, 2014). Por ello, se necesitan mapas de los distintos componentes de un territorio, en particular de la cobertura del suelo y tipos de vegetación (Palacio Prieto *et al.*, 2004; Paruelo *et al.*, 2014). Los mapas de vegetación son muy informativos ya que documentan el estado de los ecosistemas en un momento determinado, contribuyen a evaluar los servicios ecosistémicos de forma espacialmente explícita y permiten otorgar valores de conservación a las áreas (Eva *et al.*, 2004; Paruelo *et al.*, 2014). En el caso de los sistemas montañosos, donde aún persiste una gran parte de la vegetación en estado natural o seminatural, no solo es clave contar con mapas de cobertura basados en un relevamiento de campo espacialmente representativo, sino también interpretar adecuadamente los patrones de la vegetación y sus factores estructuradores, con apoyo en la bibliografía científica disponible. En particular, es indispensable conocer, o tener hipótesis fundadas, acerca del papel de las intervenciones humanas en la estructuración del paisaje y cómo éstas afectan la dinámica de la vegetación en el tiempo. Ello incluye comprender cómo funcionan los mecanismos de retroalimentación entre disturbio y vegetación, y cómo estos mecanismos interactúan con los factores físicos (Lugo, 2020). Sin una interpretación adecuada, incluso mapas de calidad excelente pueden llevar a formular planes de manejo inadecuados. Por ejemplo, si se desconoce o se interpreta mal cuál será la trayectoria de la vegetación de un sitio en ausencia de disturbio y bajo las condiciones bióticas y abióticas actuales, apostar a una restauración pasiva del ecosistema natural podría generar sorpresas, con desenlaces inesperados y contraproducentes (Lamb & Gilmour, 2003).

En la provincia de Córdoba (Argentina), una gran proporción de las áreas de llanura fue transformada a uso agrícola (Zak & Cabido, 2002; Hoyos *et al.*, 2013, 2018; Agost, 2015; Cabido *et al.*, 2018). Por tal motivo, las áreas montañosas, localmente llamadas Sierras de Córdoba, constituyen uno de los principales reservorios de biodiversidad de la Provincia (Altrichter *et al.*, 2004; García *et al.*, 2008; Cingolani *et al.*, 2010; Lescano *et al.*, 2015; Giorgis *et al.*, 2011a; 2017, 2021a; Rodríguez *et al.*, 2017; Cabido *et al.*, 2018; Gurvich & Villegas, 2020). Además, estas montañas brindan

importantes beneficios a la sociedad, tales como el almacenamiento de carbono, la provisión de casi toda el agua potable de la provincia, y la producción de forraje (Jobbágy *et al.*, 2013; Cingolani *et al.*, 2015; Díaz *et al.*, 2018; von Müller *et al.*, 2017; Vaieretti *et al.*, 2021). Por otro lado, el paisaje de montaña es un recurso turístico y recreativo que, al mismo tiempo, promueve hábitos saludables al favorecer actividades al aire libre (Heil *et al.*, 2007; Cingolani *et al.*, 2014, 2015a,b, 2016). Sin embargo, estos ecosistemas están amenazados debido a la creciente urbanización y la invasión por especies exóticas (Gavier & Bucher, 2004; Gavier-Pizarro *et al.*, 2012; Hoyos *et al.*, 2010; Tecco *et al.*, 2016; Giorgis *et al.*, 2017). A ello se suman los numerosos incendios, el sobrepastoreo y la tala, que producen pérdida de suelos y mantienen la vegetación en estados sucesionales tempranos, a veces muy degradados (Cingolani *et al.*, 2013, 2014; Giorgis *et al.*, 2013, 2017, 2020; Argañaraz *et al.*, 2015, 2020; Kowaljow *et al.*, 2018). Esta situación genera numerosos conflictos, y la sociedad, a través de diferentes organizaciones civiles y público en general, reclama por la protección efectiva de los ecosistemas de montaña (Berardo *et al.*, 2014; Cáceres *et al.*, 2011, 2016; Cabrol & Cáceres, 2017; Aguiar *et al.*, 2018).

En Argentina, la principal herramienta legal para promover la conservación de los ecosistemas boscosos es la Ley Nacional N° 26.331 de “Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos” (conocida como “Ley de Bosques”), sancionada en el año 2007. La Ley de Bosques obliga a las provincias a realizar un ordenamiento territorial de bosques nativos que debe ser actualizado cada cinco años (Aguiar *et al.*, 2018; Vallejos *et al.*, 2018). Esta Ley prevé compensaciones a propietarios que conserven sus bosques, para lo cual deben presentar una línea de base, mapa de vegetación, y plan de manejo de sus predios (Aguiar *et al.*, 2018). En la provincia de Córdoba, el Ordenamiento Territorial de Bosques Nativos se sancionó en el año 2010 a través de la Ley 9814, aunque su primera actualización aún está pendiente debido al alto grado de conflictividad que el tema generó y sigue generando en la sociedad (Cáceres *et al.*, 2016; Cabrol & Cáceres, 2017). Simultáneamente, los habitantes de las distintas localidades ubicadas en las Sierras de Córdoba demandan que las autoridades promuevan

el desarrollo de un ordenamiento territorial participativo dentro de sus ejidos, compatible con el ordenamiento territorial a nivel provincial, pero con mayor nivel de detalle y adaptable a las problemáticas y necesidades propias de cada localidad (Barchuck *et al.*, 2010).

Un mapa de vegetación detallado de las montañas de Córdoba es un insumo necesario para llevar a cabo la actualización del ordenamiento territorial en la Provincia, permitir el desarrollo de zonificaciones y ordenamientos a escalas de mayor detalle (municipios, comunas, áreas protegidas) y facilitar la elaboración de planes de manejo a nivel predial. Sin embargo, aunque se dispone de mapas a escala de toda la provincia (Cabido *et al.*, 2018; Zak *et al.*, 2019; IDECOR 2017-2018) y de algunos sectores de las montañas (Cingolani *et al.*, 2004; Natale *et al.*, 2020), hasta el momento no existe un mapa completo de la vegetación de las Sierras de Córdoba basado en un estricto relevamiento de campo. Tampoco se dispone de un estudio que discuta integralmente la dinámica espacial y temporal del paisaje a escala regional, basado en la información científica disponible. En el presente trabajo nos propusimos cubrir estas necesidades. Específicamente, nuestros objetivos fueron: (1) confeccionar un mapa de la vegetación actual de las Sierras de Córdoba; (2) describir la vegetación de cada una de las clases identificadas en el mapa; (3) describir e interpretar la distribución de las clases de vegetación y su variación a lo largo del gradiente altitudinal; (4) discutir las implicancias del mapa resultante para el ordenamiento territorial de bosques nativos de la Provincia.

## MATERIALES Y MÉTODOS

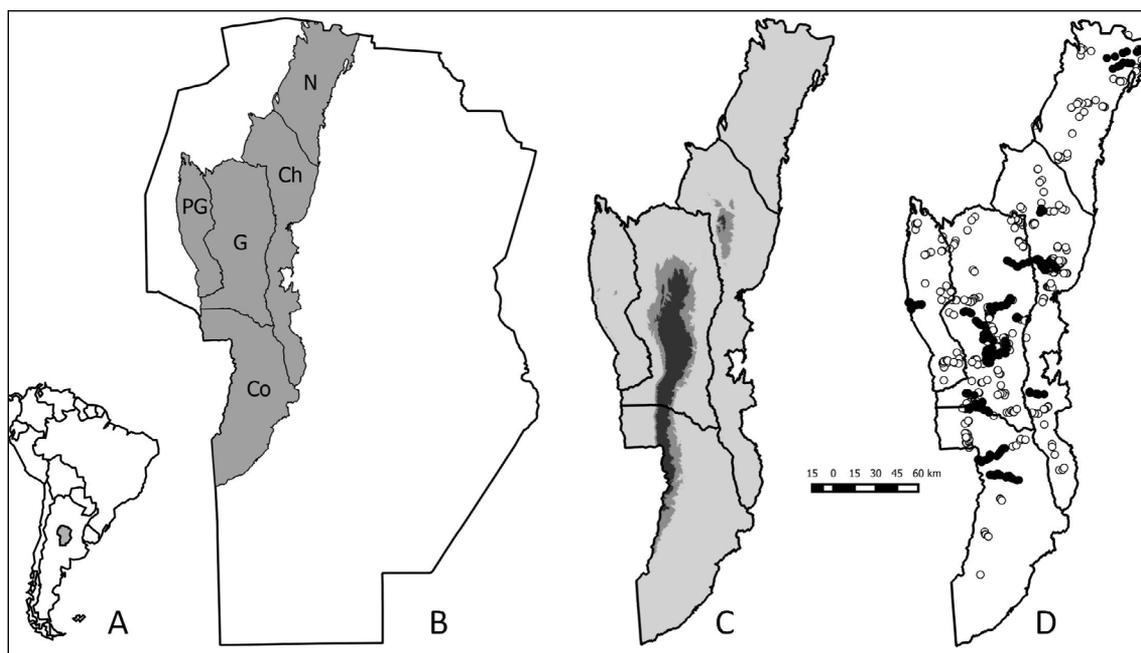
### *Área de estudio*

Las Sierras de Córdoba son parte del sistema de las Sierras Pampeanas y están conformadas por tres cordones montañosos que incluyen cinco sistemas serranos, corren en dirección norte-sur y ocupan alrededor de 33700 km<sup>2</sup>, cerca del 20 % de la superficie provincial. Varían en altitud desde los 300-500 m, dependiendo del sector considerado, hasta los 2790 m s.n.m., en la cumbre del cerro Champaquí. El cordón occidental contiene al sistema de las Sierras de Pocho-Guasapampa, el cordón central incluye a los sistemas de las

Sierras Grandes-Cumbres de Gaspar y Sierras de los Comechingones y el cordón oriental, a los sistemas de las Sierras Chicas y las Sierras del Norte (Fig. 1). Las montañas están constituidas principalmente por rocas metamórficas de los períodos Neoproterozoico - Cámbrico y sectores con rocas intrusivas representadas por batolitos, siendo el de Achala el más importante. Los batolitos se formaron en el Devónico, pero la configuración actual del sistema serrano es consecuencia de la orogenia Andina que reactivó fallas previas en el Terciario e incluso en el Cuaternario. También hay sectores con rocas volcánicas y sedimentarias, así como depósitos Cuaternarios (Martino *et al.*, 2016).

El gradiente de altitud en las montañas de Córdoba puede ser dividido en dos pisos altitudinales con diferentes afinidades fitogeográficas y potencialmente cubiertos por distintos tipos de

bosques, que están conectados a través de un piso de transición (Kurtz, 1904; Cabido *et al.*, 1998; Martínez *et al.*, 2017; Argañaraz *et al.*, 2020; Giorgis *et al.*, 2021a; Fig. 1C). La flora del piso más bajo, hasta 1300 m s.n.m. (de aquí en más “piso serrano”), ha sido tradicionalmente relacionada con la Provincia Fitogeográfica del Chaco, clasificada como el Distrito Chaco Serrano (Cabrera, 1976), aunque más recientemente se han encontrado también afinidades florísticas con la Provincia del Espinal (Cabido *et al.*, 2018). Sus bosques, en los estados sucesionales más avanzados, están caracterizados por orco quebracho (*Schinopsis marginata*) y garabato macho (*Senegalia gillesii*) hacia el noroeste del área, y molle (*Lithraea molleoides*), tala (*Celtis ehrenbergiana*) y *Croton lachnostachys* hacia el sureste (Kurtz, 1904; Luti *et al.*, 1979; Giorgis *et al.*, 2017; Cabido *et al.*,



**Fig. 1.** **A:** Ubicación de la provincia de Córdoba en Argentina y Sudamérica. **B:** Ubicación de las montañas en la provincia de Córdoba subdivididas en cinco sistemas serranos. Abreviaturas: N: Sierras del Norte, Ch: Sierras Chicas, PG: Sierras de Pocho-Guasapampa, G: Sierras Grandes, Co: Sierras de los Comechingones. **C:** Ubicación de los tres pisos altitudinales descritos para las montañas de Córdoba: Gris claro: piso serrano ( $\leq 1300$  m); Gris medio: piso de transición (1301-1700 m); Gris oscuro: piso subandino ( $\geq 1701$  m). **D:** Ubicación de los 792 puntos donde se hicieron relevamientos de campo en las montañas de Córdoba, incluyendo los 452 sitios seleccionados de trabajos previos (○) y las 340 parcelas utilizadas para el control del mapa (●).

2018; para la nomenclatura botánica seguimos el trabajo de Giorgis *et al.*, 2021a). La composición florística del piso más alto (de aquí en más “piso subandino”), por encima de los 1700 m s.n.m., está relacionada principalmente con la flora andina. Los bosques montanos que se desarrollan aquí están caracterizados por tabaquillo (*Polylepis australis*) y maitén (*Maytenus boaria*) (Kurtz, 1904; Luti *et al.*, 1979; Cabido *et al.*, 2018). El piso de transición, entre 1300 y 1700 m s.n.m., tiene una flora predominantemente chaqueño-serrana en su parte más baja que es progresivamente reemplazada por la flora subandina a medida que se asciende (Giorgis *et al.*, 2017, 2021a). La forma en que se da este recambio puede ser variable y dependiente de la posición topográfica y la ubicación geográfica, entre otros factores. El piso serrano representa un 88% de la superficie de las sierras, mientras que los pisos de transición y subandino ocupan, sumados, solo un 12% (ca. 4000 km<sup>2</sup>, Fig. 1; Giorgis *et al.*, 2021a).

Si bien se ha propuesto que las montañas de Córdoba tienen potencial climático para sostener fisonomías de bosques en todo el gradiente altitudinal (Marcora *et al.*, 2008, 2013; Giorgis *et al.*, 2017; Argibay & Renison, 2018 y otros trabajos citados allí), en la actualidad, debido en parte a la historia de disturbio antropogénico, los bosques maduros en buen estado de conservación son escasos (Renison *et al.*, 2011; Giorgis *et al.*, 2017). El paisaje está dominado por fisonomías de bosques bajos abiertos, matorrales, pastizales y, en la parte más alta, también por grandes extensiones de roca (Cingolani *et al.*, 2004, 2008; Giorgis *et al.*, 2017). Las áreas rocosas consisten en afloramientos que son el resultado de procesos geomorfológicos y grandes sectores de roca expuesta por la erosión del suelo (Cingolani *et al.*, 2004). Por otro lado, la invasión por especies leñosas exóticas se ha tornado una problemática grave en las montañas de Córdoba y la superficie invadida está aumentando exponencialmente (Hoyos *et al.*, 2010; Giorgis *et al.*, 2011b, 2016, 2017, 2021a; Gavier-Pizarro *et al.*, 2012; Tecco *et al.*, 2016; Milani *et al.*, 2020).

Al igual que en todas las montañas, las condiciones climáticas en las Sierras de Córdoba varían fuertemente con la altitud y, de forma menos acentuada, también con la latitud y longitud (Marcora *et al.*, 2008; Argañaraz *et al.*, 2020). Así, las temperaturas medias anuales de las zonas bajas,

a 500 m s.n.m., varían desde aproximadamente 17 y 19 °C en el norte y noroeste respectivamente, hasta 16 °C en el extremo sur. Las temperaturas disminuyen con la altitud, hasta medias de 7,5 °C en el sector más alto próximo a la cumbre del cerro Champaquí (Marcora *et al.*, 2008; Fick & Hijmans, 2017; Argañaraz *et al.*, 2020). En las partes más altas del gradiente altitudinal las precipitaciones superan los 900 mm anuales, mientras que en las áreas más bajas se observa un gradiente regional longitudinal, desde medias entre 700-800 mm al este, hasta medias de 400-500 mm al oeste. La mayor parte de las lluvias está concentrada en los meses más cálidos, de octubre a marzo (Colladon & Pazos, 2014; Colladon, 2018).

### *Enfoque metodológico*

Nuestro enfoque metodológico consistió en construir un mapa preliminar a partir de imágenes satelitales e información de campo obtenida de trabajos previos (Cingolani *et al.*, 2004; Giorgis *et al.*, 2017) y, posteriormente, luego de hacer un control a campo, elaborar el mapa definitivo. Al elaborar el mapa preliminar tratamos de separar 14 unidades de vegetación diferentes (paso 1). Luego de realizado el control de campo (paso 2) y la matriz de confusión entre clases del mapa preliminar (paso 3) decidimos juntar unidades de vegetación similares que no se discriminaban bien, a los efectos de definir las clases del mapa final y estimar su precisión (paso 4). Sin embargo, mantuvimos la descripción de las 14 unidades por separado. De este modo, cada clase del mapa final estuvo compuesta, en algunos casos, por dos o tres unidades de vegetación similares entre sí.

### *Paso 1. Elaboración de un mapa preliminar*

Selección de las imágenes y capas: Utilizamos cinco escenas Landsat 4-5 TM (cortesía del U.S. Geological Survey) de abril o mayo de 2009 y cinco correspondientes a septiembre del mismo año, pertenecientes a las fajas 229 y 230 (229-81, 82 y 83 del 05/04/2009 y 12/09/2009, y 230-81 y 82 del 14/05/2009 y 19/09/2009), todas con resolución de 30 x 30 m. Para cada faja armamos una única imagen de cada fecha juntando las escenas correspondientes. Luego, para cada una de las cuatro imágenes resultantes (2 fechas x 2 fajas), agregamos una capa adicional consistente en el índice verde normalizado y otra capa con el

valor de iluminación del sol para el momento en que se tomaron las escenas. Esta última capa tuvo la finalidad de corregir, al menos parcialmente, los problemas de clasificación que pudieran originarse por los diferentes grados de iluminación. Esta capa se construyó a partir de un modelo topográfico del terreno, teniendo en cuenta en cada caso el zenit y el azimut del sol en el momento en que pasó el satélite (ERDAS, 1995). Así, cada imagen incluyó ocho capas, seis de ellas correspondientes a la radiancia en las bandas TM (1, 2, 3, 4, 5 y 7), una consistente en el índice verde, y una consistente en la iluminación del sol.

**Delimitación del área de estudio:** Para delimitar el área correspondiente a las Sierras de Córdoba consideramos los límites provinciales y, en la mayor parte del área, la cota de 500 m s.n.m. Sin embargo, en algunos sectores de las Sierras de Pocho-Guasapampa y Sierras del Norte, la topografía montañosa se extiende por debajo de dicha altitud, por lo cual establecimos los límites manualmente mediante la interpretación visual de las escenas Landsat, imágenes de alta resolución disponibles en Google Earth, y una representación tridimensional del relieve. De este modo, en algunos sectores el límite inferior de las montañas descendió hasta una altitud de 300 m s.n.m.

**Definición de las unidades y selección de sitios de entrenamiento:** Para definir las unidades de vegetación y obtener sitios de entrenamiento para clasificar las imágenes, tomamos como base los estudios de Cingolani *et al.* (2004) y Giorgis *et al.* (2017), que incluyen la parte más alta (piso subandino) y la parte más baja (pisos serrano y de transición), respectivamente. En dichos estudios se relevaron a campo más de 800 sitios y se describieron 16 tipos fisonómicos de vegetación (ocho en cada trabajo). Para el presente trabajo redefinimos 14 unidades de vegetación caracterizadas por la fisonomía y, en algunos casos, las especies dominantes. Cada unidad fue denominada con un nombre y una letra mayúscula (A - N, Tabla 1). En general, la definición de unidades coincidió con los tipos fisonómicos descriptos en los trabajos citados (individuales o agrupados), pero hicimos algunos ajustes y cambios tanto para compatibilizar ambos estudios como para discriminar la vegetación dominada por especies

leñosas exóticas. Al nombrar las unidades (Tabla 1), llamamos “bosque” solo a aquellas dominadas por árboles; sin embargo, gran parte de las unidades restantes también pueden ser consideradas bosques en un sentido amplio, ya que se corresponden con estados sucesionales o estados degradados del bosque nativo (Cingolani *et al.*, 2004, 2008; Giorgis *et al.*, 2017). De los trabajos de Cingolani *et al.* (2004) y Giorgis *et al.* (2017), seleccionamos 452 de los sitios relevados en el campo, procurando que fueran representativos de las 14 unidades de vegetación definidas para el presente trabajo (Tabla 1). Debido a los ajustes mencionados más arriba, algunos sitios fueron reclasificados manualmente. Para la selección tuvimos en cuenta: (1) que los sitios representativos de cada unidad de vegetación estuviesen ampliamente distribuidos dentro de toda el área montañosa, (2) que no fuesen intermedios entre dos unidades, (3) que estuviesen incluidos dentro de áreas con vegetación relativamente homogénea desde el punto de vista espectral, y (4) que dicha vegetación no hubiese cambiado substancialmente entre la fecha del relevamiento de campo y la fecha de las escenas utilizadas para la clasificación. A los efectos de cumplir con estas premisas, nos basamos en nuestro conocimiento de campo y en las observaciones registradas en el momento de los relevamientos, así como en la interpretación visual de imágenes disponibles en Google Earth. Los 452 sitios de campo seleccionados consistían en áreas de 30 x 30 m en el piso subandino, y áreas de 20 x 20 m en los pisos serrano y de transición (Cingolani *et al.*, 2004 y Giorgis *et al.*, 2017, respectivamente). Los sitios del piso subandino fueron relevados entre los años 2000 y 2002, y los del piso serrano y de transición entre los años 2005 y 2009. Cada sitio incluía información sobre la cobertura (%) de distintos estratos de vegetación, roca y suelo desnudo (Tabla 2), además de las especies dominantes y otro tipo de información propia de cada estudio. Asimismo, cada sitio contaba con datos de altitud (m s.n.m.), pendiente (%) y orientación (16 categorías) tomados en el campo.

**Clasificación de las imágenes:** Trabajamos con las dos fajas (229 y 230) por separado. Para el pixel donde está ubicado cada uno de los sitios seleccionados obtuvimos los valores de radiancia en las seis bandas TM de ambas fechas, además

**Tabla 1.** Unidades de vegetación<sup>1</sup> que se utilizaron para confeccionar el mapa preliminar y para describir las clases del mapa final de las Sierras de Córdoba en el presente trabajo. En la segunda columna se indica a qué tipos fisonómicos de los trabajos previos (Cingolani *et al.*, 2004, Giorgis *et al.*, 2017)<sup>2</sup> corresponde cada unidad. En la última columna se indica la clase del mapa final en la que quedó incluida cada unidad.

	Unidades de vegetación <sup>1</sup>	Tipo fisonómico según trabajos previos <sup>2,3</sup>	Clase mapa final
A	Bosque nativo serrano	G (5, 6, 7, 8)	1
B	Bosque nativo subandino	C (1)	1
C	Bosque exótico <sup>4</sup>	G (8, 7, 5, 6)	2
D	Matorral serrano cerrado	G (4)	3
E	Matorral serrano abierto	G (3)	3
F	Matorral subandino	C (2)	3
G	Pajonal fino con arbustos	G (1), C (4)	4
H	Pajonal fino sin arbustos	C (4), G (1)	4
I	Pajonal grueso	C (3)	4
J	Césped	C (5), G (1)	5
K	Pastizal arbustivo ralo	G (2), C (6)	6
L	Pastizal con roca	C (6), G (2)	6
M	Afloramiento con pedregal	C (7)	7
N	Pavimento de erosión	C (8)	7

<sup>1</sup>Los nombres asignados a las unidades en el presente trabajo no son necesariamente iguales a los nombres en los trabajos previos, y buscaron representar de forma abreviada las características más distintivas de la unidad. La descripción detallada de las unidades se presenta como resultado (Figura 3 y Apéndice 3).

<sup>2</sup>Los números del tipo fisonómico según el trabajo original se indican entre paréntesis luego de la letra que identifica al trabajo (G Giorgis *et al.*, 2017, C Cingolani *et al.*, 2004), en orden de importancia.

<sup>3</sup>Debido a los ajustes realizados al definir las unidades para el presente trabajo, en algunos casos cada unidad estuvo representada por sitios de más de un tipo fisonómico de los trabajos anteriores, y cada tipo fisonómico de los trabajos previos a veces tuvo sitios representativos correspondientes a más de una unidad del presente trabajo.

<sup>4</sup>Incluye algunos matorrales completamente dominados por especies leñosas exóticas.

del índice verde y el valor de iluminación del sol (ocho variables para cada sitio y fecha). Para la faja 229 utilizamos 403 sitios, mientras que para la faja 230, cuya superficie montañosa es menor, utilizamos 151 sitios (102 sitios estaban en la zona de superposición de ambas fajas y los utilizamos en ambos casos). Posteriormente, siguiendo la metodología propuesta por Cingolani *et al.* (2004), hicimos un Análisis Discriminante de las 14 unidades para cada faja separadamente,

a los efectos de construir funciones lineales de clasificación de Fisher que separasen esas unidades; para ello, utilizamos los valores de las 16 variables obtenidas de las imágenes (8 variables por fecha). Luego de un primer análisis, descartamos el índice verde de las imágenes de abril/mayo ya que no aportaba mejoras a las clasificaciones para ninguna de las dos fajas. Por lo tanto, el análisis definitivo para cada faja se llevó a cabo con las 15 variables restantes. Obtuvimos de ese modo las funciones de

**Tabla 2.** Estratos de vegetación y otras variables de cobertura estimadas en los 452 sitios relevados en los trabajos previos y en las 340 parcelas de control de campo del presente estudio<sup>1</sup>. En la segunda columna se indican los criterios considerados para definir y reconocer dichas categorías<sup>2</sup>.

Categoría	Descripción <sup>2</sup>
<b>Estratos</b>	
Arbóreo	Leñosas generalmente mayores a 3 m de altura, La cobertura aérea y la cobertura total son siempre idénticas para este estrato, que es el más alto.
Arbustivo <sup>3</sup>	Leñosas entre 50 cm y 3 m de altura.
Herbáceo de latifoliadas altas <sup>3</sup>	Dicotiledóneas herbáceas y otras plantas de hojas anchas, como por ejemplo helechos, entre 15 cm y 1m de altura, Se incluyen ejemplares pequeños de especies leñosas y subarbustos o sufrutices.
Herbáceo de pastos altos <sup>3</sup>	Gramíneas o plantas graminiformes (ciperáceas, juncáceas y otras monocotiledóneas de hoja fina) mayores a 15 cm de altura, En general pastos de crecimiento en macollo tipo "pajas" pero también otro tipo de gramíneas altas.
Herbáceo de plantas bajas <sup>3</sup>	Gramíneas y dicotiledóneas herbáceas menores a 15 cm de altura, En algunos casos pueden ser las mismas especies de los estratos anteriores pero muy consumidas por el ganado o en estado de plántula.
<b>Superficie descubierta</b>	
Roca <sup>3</sup>	Afloramientos y roca expuesta por la erosión del suelo. Esta última incluye pedregullo (roca suelta) o pavimentos (roca masiva y relativamente plana). Dado que no siempre es evidente el origen de la roca, la diferencia entre afloramientos y roca expuesta por erosión se utilizó solo en algunos casos con fines descriptivos.
Suelo desnudo	Superficie expuesta de suelo y arena.
<b>Identidad</b>	
Especies arbóreas subandinas <sup>4</sup>	<i>Polylepis australis</i> y <i>Maytenus boaria</i> de cualquier tamaño.
Pajas gruesas <sup>4</sup>	Especies de pastos de crecimiento en macollo con hojas gruesas, Incluye a <i>Poa stuckertii</i> , <i>Cortaderia selloana</i> y <i>Paspalum quadrifarium</i> de cualquier tamaño.
Leñosas exóticas <sup>4</sup>	Especies leñosas exóticas <i>sensu</i> Giorgis et al, (2021) de cualquier tamaño.

<sup>1</sup>Para todas las categorías se estimó la cobertura aérea (sin considerar la vegetación que está por debajo del follaje de otra vegetación). En el caso de los estratos de la vegetación y la superficie descubierta, la suma de las coberturas aéreas es de 100.

<sup>2</sup>En algunos casos, consideramos que la altura de un estrato podía exceder levemente, el rango impuesto a la categoría. Se trató de casos en que la vegetación excedida (por exceso o por defecto) cubría escasa superficie y, a la vez, formaba un estrato continuo con el resto de los individuos de dicha categoría.

<sup>3</sup>Variables para las que se estimó, adicionalmente, la cobertura completa (incluyendo la parte cubierta por el follaje de otra vegetación) en las parcelas utilizadas para el control de campo y la descripción de unidades.

<sup>4</sup>Un valor cero de estas variables indica, según corresponda, que las especies arbóreas presentes eran serranas, mientras que las pajas era finas, y las especies leñosas eran nativas.

clasificación que mejor separaban las 14 unidades de vegetación en función de las variables mencionadas. Siguiendo a Cingolani *et al.* (2004), para cada faja aplicamos las funciones de clasificación a cada uno de los píxeles, y de ese modo le asignamos la unidad de vegetación más probable, quedando un mapa preliminar con 14 unidades espectrales. Al unir las dos fajas para formar un único mapa,

priorizamos los resultados para la faja 1 en el sector donde ambas se superponían.

Tratamiento de zonas quemadas y sectores con nubes: Para descartar la influencia de los incendios de la temporada seca 2009, que ocurrieron poco tiempo antes de la toma de las escenas de septiembre, delimitamos manualmente las áreas

quemadas y las eliminamos de las imágenes clasificadas. Luego reemplazamos estas áreas por clasificaciones hechas sobre las escenas de mayo de 2009 únicamente (anteriores a la ocurrencia de todos los incendios de la temporada). Para poder realizar dichas clasificaciones utilizamos la metodología ya descrita, pero considerando solo las 8 variables correspondientes a la imagen de abril o mayo, según la faja. Procedimos de igual modo para un sector con nubes en la imagen de abril de la faja 1, dónde solo utilizamos la imagen de septiembre.

Separación de otras clases: Procedimos a separar los cuerpos de agua, las zonas inundables alrededor de ellos, las zonas urbanas y los cultivos con diferentes estrategias de clasificación e interpretación visual de las escenas Landsat, imágenes de alta resolución disponibles en Google Earth de fechas próximas al año 2009, y capas topográficas. Identificamos los cuerpos de agua a través de clasificaciones supervisadas de las dos imágenes correspondientes al mes de septiembre (una para cada faja) con posterior corrección manual. En esta categoría incluimos los lagos artificiales (embalses) y también algunas pequeñas lagunas, aguadas y sectores anchos de ríos. Por otro lado, separamos manualmente las zonas inundables alrededor de los lagos, y dentro de ellas reasignamos las 14 unidades espectrales a dos categorías: zonas frecuentemente inundables (unidades A, B, C, D, E, F, K, L, M, N, Tabla 1) y zonas ocasionalmente inundables (G, H, I, J). Para separar los cultivos, que incluyen las pasturas perennes, hicimos clasificaciones no supervisadas de las imágenes de septiembre de cada faja, para cada unidad espectral del mapa preliminar, o grupos de unidades similares, por separado (obtuvimos en total 35 clases en por faja). Por otro lado, como los cultivos se asocian sobre todo a las zonas de piedemonte, más llanas y bajas, elaboramos un mapa con 10 clases topográficas, a partir de la combinación entre altitud, rugosidad y pendiente. Posteriormente, seleccionamos 4000 puntos en las distintas combinaciones de clases espectrales y topográficas. Sobre la base de la evaluación visual de dichos puntos a través de imágenes de Google Earth de fechas próximas al año 2009, para cada faja separamos las clases correspondientes a cultivos. Los cultivos abandonados, cuando interpretamos que el abandono se produjo con anterioridad al año

2009, no se consideraron cultivos. Con un filtro, eliminamos los píxeles aislados que aparecían como cultivos, ya que constatamos que se trataba de errores en casi la totalidad de los casos. Por último, realizamos una exhaustiva exploración visual de toda el área para corregir errores de forma manual, con apoyo de imágenes de Google Earth. Separamos las zonas urbanas en su totalidad de forma manual, utilizando exclusivamente imágenes de Google Earth de fechas próximas al 2009. Interpretamos como zonas urbanas a toda agrupación de alrededor de cinco casas o más, separadas por distancias aproximadas máximas de 100-300 m. Posteriormente subdividimos las zonas urbanas en cuatro categorías diferentes según la cobertura dominante. Para ello hicimos una interpretación visual, a través de imágenes de Google Earth, de las 14 unidades espectrales preliminares que quedaban incluidas dentro de las zonas urbanas, y las reasignamos de la siguiente manera: A-F, zonas urbanas con vegetación leñosa; G-J, zonas urbanas con vegetación herbácea; K-L zonas urbanas con un mosaico de edificaciones y vegetación y M-N, zonas urbanas totalmente edificadas. No discriminamos la vegetación leñosa nativa de la exótica porque ambos tipos de vegetación están muy mezclados en gran parte de las zonas urbanas.

Para todos los procedimientos utilizamos el programa ERDAS, (1995), QGIS 2.8.1, (2015) y Google Earth Pro 7.3 (2019), además del SPSS 5.0 (Norušis, 1992) para obtener las Funciones de Clasificación de Fisher.

### *Paso 2. Control de campo*

Relevamiento a campo de las unidades del mapa preliminar: Una vez obtenido el mapa preliminar, realizamos un relevamiento de campo con el objetivo de hacer el control de dicho mapa y, al mismo tiempo, describir las unidades de vegetación con un criterio unificado. Seleccionamos áreas homogéneas de al menos 0,81 ha (3 x 3 píxeles) correspondientes a las 14 unidades espectrales (excluyendo los cultivos, zonas urbanas, cuerpos de agua y zonas inundables asociadas), y marcamos un punto en el centro. Consideramos toda la extensión de las montañas e incluimos muchos puntos alejados de los caminos para mejorar la representatividad del relevamiento. Sobre la base de nuestro conocimiento de campo e imágenes de Google Earth, evitamos

lugares que hubieran cambiado visiblemente (por ejemplo, que se hubieran cultivado, urbanizado, quemado o invadido por leñosas exóticas) entre la fecha del mapa preliminar de vegetación (mayo-septiembre 2009) y la fecha del control a campo (entre noviembre de 2017 y febrero de 2020).

En el campo, llegamos a cada punto pre-seleccionado utilizando un GPS y marcamos una parcela de 30 x 30 m alrededor del mismo. En cada parcela evaluamos la cobertura (%) del terreno de siete variables que incluyeron roca, suelo desnudo y cinco estratos de vegetación (arbóreo, arbustivo, y tres tipos de estratos herbáceos, ver detalles en Tabla 2). En el caso de la roca y los estratos de vegetación estimamos la cobertura (%) de dos maneras: la “cobertura aérea” y la “cobertura completa”. La primera solo incluye lo que puede observarse según una vista aérea, es decir, en el caso de la roca, lo que no está cubierto por vegetación, y en el caso de los distintos estratos, lo que no está cubierto por el follaje de los estratos superiores. En consecuencia, según la visión aérea, las coberturas de las siete variables mencionadas arrojan una suma total de 100%. La cobertura completa incluye también, en el caso de la roca, aquella superficie rocosa que tiene vegetación por encima, y en el caso de los estratos, lo que está cubierto por el follaje de otros estratos; por lo tanto, la suma puede ser mayor al 100 %. En el caso del estrato arbóreo, al ser el más alto, ambos tipos de estimaciones (aérea y completa) coinciden. Además de las siete variables estructurales mencionadas estimamos también la cobertura aérea de especies leñosas exóticas (según lista de Giorgis & Tecco, 2014), de árboles característicos del piso subandino y de pastos de crecimiento en mata de hoja gruesa (Tabla 2). Estas variables fueron estimadas sin tener en cuenta el tamaño o el estrato en el que se encontraban las plantas, es decir, estuvieron basadas en la identidad de las especies, y se necesitaban para poder diferenciar entre sí algunas de las unidades de vegetación definidas para el presente trabajo. Estimamos las coberturas en categorías del 5%, pero para valores menores al 5% utilizamos categorías del 1%, excepto cuando éstos estaban muy por debajo del 1%, en cuyo caso registramos 0,1%. Además, para cada estrato de vegetación estimamos visualmente la altura modal, así como las alturas mínima y máxima. Finalmente, hicimos una lista de todas las especies nativas arbóreas presentes en la parcela. Para ello consideramos 18 especies dominantes o

subdominantes en los distintos tipos de bosques de las montañas y del área de contacto con el Chaco de llanura y Espinal, y que pueden alcanzar más de 7 m de altura en sus estados de mayor desarrollo (Demaio *et al.*, 2002; Giorgis *et al.*, 2017; Cabido *et al.*, 2018; ver lista en Apéndice 3). También registramos, para cada parcela, la pendiente, orientación y altitud con clinómetro, brújula y GPS respectivamente. En total relevamos 340 parcelas a campo (entre 11 y 37 por unidad, dependiendo de la extensión de cada unidad).

Clasificación de las 340 parcelas relevadas a campo: Asignamos las 340 parcelas a las unidades de vegetación a partir de los datos estimados a campo. Para ello nos basamos en los rangos de cobertura aérea de las distintas variables para las 14 unidades, obtenidos a partir de los 452 sitios tomados de los trabajos previos. Clasificamos cada parcela en alguna de las 14 unidades si sus valores de cobertura aérea de todas las variables, descritas en Tabla 2, estaban dentro de los rangos correspondientes a esa unidad. En los pocos casos en que la clasificación según este criterio fue ambigua o dificultosa, hicimos una asignación manual basada en las variables que consideramos más importantes para definir la unidad.

Cultivos y zonas urbanas e inundables: Hicimos un control de la clase cultivos y clases no cultivadas a través de Google Earth. Seleccionamos 1000 puntos al azar dentro de toda el área montañosa estudiada, excluyendo zonas urbanas, cuerpos de agua y zonas inundables asociadas, con una distancia mínima de 70 m entre ellos. También excluimos puntos que por azar quedaron, en el mapa, ubicados muy cerca (menos de 10 m) del borde entre la clase cultivos y alguna de las clases no cultivadas. Revisamos cada punto y registramos si se trataba de un cultivo o no, según interpretación visual de imágenes de Google Earth. En caso de encontrar errores, los corregimos, pero los registramos como error. Por lo tanto, el error real del mapa final es levemente inferior al informado en los resultados. Para las zonas urbanas y las zonas inundables, al haber sido separadas de forma completamente manual, no hicimos un control ni estimamos el error.

### *Paso 3. Matriz de confusión para el mapa preliminar*

Como resultado de los pasos metodológicos descriptos arriba, cada parcela control resultó incluida en alguna de las 14 unidades de vegetación

según dos criterios: espectral (mapa preliminar) y de campo, que consideramos como la “verdad de campo”. Con el fin de analizar la coincidencia entre la clasificación según ambos criterios confeccionamos una matriz de confusión. A partir de dicha matriz calculamos la precisión general del mapa preliminar como la proporción (%) de las parcelas cuya clasificación según ambos criterios coincidía, en relación a la cantidad total de parcelas. Para cada unidad calculamos también la precisión del productor y la precisión del usuario. La precisión del productor es la proporción (%) de parcelas de una determinada unidad de vegetación a campo que resulta correctamente clasificada en el mapa. La precisión del usuario es la proporción (%) de parcelas de una determinada unidad espectral en el mapa preliminar que coincide con la verdad de campo. Calculamos también una precisión general del productor como el promedio entre las precisiones del productor de cada clase, y una precisión general del usuario como el promedio entre las precisiones del usuario de cada clase (Congalton & Green, 1999). En cada celda de la matriz de confusión, además del número de parcelas, incorporamos el promedio de dos proporciones (%): el número de parcelas en la celda con respecto al total de la fila (criterio espectral), y el número de parcelas de la celda con respecto al total de la columna (criterio de campo). En las diagonales este valor es el promedio entre la precisión del productor y la precisión del usuario, y representa un índice de precisión general de cada unidad. En las celdas que no son diagonales este valor representa un índice promedio entre el error del usuario y el error del productor para dicha celda. Luego calculamos un índice general de confusión para cada par de unidades, promediando los valores de las dos celdas correspondientes a cada combinación. En otras palabras, esto significa que el índice general de confusión para cada par de unidades resulta del promedio entre cuatro errores (%): dos del productor (uno correspondiente a cada unidad) y dos del usuario (uno correspondiente a cada unidad).

En el caso de los cultivos, hicimos los mismos cálculos que los mencionados arriba, pero sólo considerando dos categorías: cultivos y áreas no cultivadas. Además, informamos cuáles son las unidades espectrales del mapa preliminar con las cuales los cultivos se confundieron en mayor medida.

#### *Paso 4. Elaboración del mapa definitivo y estimación de su precisión*

A partir de los resultados de los pasos anteriores, decidimos juntar algunas unidades fisonómicamente similares que no se diferenciaban del todo bien entre sí según el criterio espectral. Redujimos de este modo la cantidad de clases a siete (además de los cultivos, zonas urbanas, cuerpos de agua y zonas inundables asociadas). Para este procedimiento consideramos los índices de confusión general de cada par de unidades y su similitud fisonómica, además de la precisión de las clases resultantes. También tuvimos en cuenta los casos en que una clase propia del piso subandino aparecía representada en el mapa a alturas bajas o viceversa. En esos casos decidimos unir unidades con fisonomías similares aun cuando el índice de confusión no fuese particularmente alto. No utilizamos variables topográficas para diferenciar unidades propias del piso subandino de unidades propias del piso serrano porque los límites son complejos y se debería realizar un relevamiento de campo con un diseño específico para hacer modelos que permitan cartografiar esos límites de forma correcta.

De este modo, el mapa final resultante estuvo compuesto de siete clases de vegetación principales, además de los cultivos, zonas urbanas, cuerpos de agua y zonas inundables. Cada una de las siete clases incluyó una, dos o tres unidades de vegetación, que se describieron de forma separada, pero no se diferenciaron en el mapa. Finalmente, hicimos una matriz de confusión para las siete clases del mapa definitivo, siguiendo el mismo procedimiento que el explicado más arriba para las 14 unidades del mapa preliminar.

#### *Descripción de las unidades de vegetación y clases del mapa final*

Para describir la vegetación de las 14 unidades con un criterio unificado nos basamos solo en las 340 parcelas utilizadas para el control de campo. Consideramos la cobertura vegetal aérea y/o completa de los distintos estratos y las variables específicas asociadas a la identidad de las especies, así como la superficie descubierta (suelo desnudo y roca) y la altura media y máxima de la vegetación. Para estimar la altura media, hicimos un promedio de la altura modal de cada estrato ponderado por la cobertura aérea de dicho estrato (en el caso de

la roca y suelo desnudo asumimos una altura igual a cero). Como altura máxima de cada parcela, consideramos el valor mayor del rango de alturas para el estrato más alto. Para todas las unidades calculamos el promedio de cada variable, así como la mediana y los percentiles del 10 y 90 %. También calculamos, para cada unidad, la frecuencia (%) de parcelas con presencia de especies leñosas exóticas por un lado, y con presencia de especies arbóreas nativas por otro. Asimismo, sobre la base de las especies dominantes de cada estrato y otra información registrada en los relevamientos de campo, y descripciones florísticas de trabajos previos, hicimos una lista de los tipos florísticos que pueden estar incluidos en cada unidad. Finalmente, describimos las condiciones topográficas de altitud, pendiente y orientación, y la distribución en los cinco sistemas serranos (Fig. 1) de las 14 unidades. En este caso utilizamos la información de los 452 sitios de los trabajos previos, además de la información de las 340 parcelas relevadas para el control de campo (total 792 puntos de campo). Asimismo, hicimos una descripción muy breve de los cultivos, áreas urbanas, cuerpos de agua y zonas inundables asociadas a ellos, a partir de nuestro conocimiento del terreno y observación detallada de imágenes de Google Earth.

Para describir la distribución espacial de las clases en el mapa final dividimos las montañas en cinco franjas altitudinales, siguiendo el criterio de Argañaraz *et al.* (2020):  $\leq 900$  m, 901-1300 m, 1301-1700 m, 1701-2100, 2101-2500,  $>2500$  m. Las dos primeras franjas coinciden con el piso serrano, la tercera con el piso de transición, y las dos últimas con el piso subandino. Calculamos la proporción de cada clase dentro de cada franja para todas las montañas en conjunto, y para los cinco sistemas serranos por separado.

## RESULTADOS

### *Mapa preliminar y precisión (pasos 1, 2 y 3)*

Las funciones de clasificación obtenidas con el Análisis Discriminante hecho con los 452 sitios seleccionados de los trabajos previos permitieron separar parcialmente a las 14 unidades en las dos fajas. El mapa preliminar resultante de aplicar dichas funciones tuvo un 67,9 % de precisión general, calculada según la información obtenida a través

del control de campo (Apéndice 1, Tabla A1.1). La precisión del productor varió entre el 55% para el pastizal-arbustal ralo (unidad K) y el 100 % para el pajonal grueso (unidad I). Esto significa que solo el 55% de las parcelas que a campo eran pastizal-arbustal ralo salieron clasificadas como tales en el mapa preliminar; y que todos los sitios (100%) que fueron pajonales gruesos en el campo fueron clasificados como tales en el mapa preliminar. En promedio, la precisión del productor fue de 70,8% (Apéndice 1, Tabla A1.1). La precisión del usuario varió entre el 43,2% para el matorral serrano abierto (unidad E) y el 95,6% para el césped (unidad J). Esto significa que solo el 43,2% de las parcelas que en el mapa quedaron clasificadas como matorrales abiertos, pertenecían realmente a esa unidad según la verdad de campo; y que el 95,6 % de las parcelas que en el mapa fueron clasificadas como céspedes, tenían realmente esta vegetación en el campo. En promedio, la precisión del usuario fue del 70%.

Las dos unidades que mostraron el mayor grado de confusión entre sí (23%) fueron los dos tipos de matorrales serranos (unidades D y E, Apéndice 1, Tabla A1.2); en segundo lugar, el pastizal con roca y el afloramiento con pedregal (unidades L y M, con una confusión del 16.6%). Siguen dos tipos de pastizales (unidades H e I) por un lado, y los dos tipos de bosques nativos por otro (unidades A y B), así como el bosque nativo serrano y el bosque exótico (A y C); los tres pares con una confusión del 12,5%. Posteriormente los dos pastizales con cobertura vegetal parcial (K y L, 12,4%) y luego los dos tipos de pajonales finos (G y H, 10,5%). El resto de los pares tuvieron una confusión menor al 10% (Apéndice 1, Tabla A1.2). Mediante el examen visual del mapa preliminar observamos, en coincidencia con lo detectado a través de la matriz de confusión, que el bosque nativo serrano y el subandino aparecían parcialmente confundidos en el mapa, con parches de cada uno de ellos en el piso altitudinal que no le correspondía; y lo mismo sucedía con los matorrales serranos y el matorral subandino.

Por otro lado, la precisión de los cultivos/ áreas no cultivadas fue del 98,3%. La precisión del productor fue del 98,7% para las áreas no cultivadas, y del 96,7% para las áreas cultivadas, con un promedio de precisión del productor de 97,7%. Para el usuario, la precisión fue del 99,1% para las áreas no cultivadas, y del 95,4% para

las áreas cultivadas, con un promedio del 97,2%. (Apéndice 1, Tabla A1.3). La unidad espectral que más se confundió con los cultivos fue el pastizal arbustivo ralo (K), le siguieron el pajonal fino con arbustos (G), el afloramiento con pedregal (M) y el césped (J). Por último, el pajonal fino sin arbustos (H), el pastizal con roca (L) y el pavimento de erosión (N). El resto de las unidades no mostraron confusión con los cultivos.

#### *Mapa final y precisión (paso 4)*

En función de los resultados anteriores, para elaborar el mapa final juntamos las dos unidades de bosque nativo (A, B), las tres unidades de matorral (D, E, F), los tres pajonales (G, H, I), los dos pastizales con cobertura vegetal parcial (K, L) y las dos unidades ocupadas mayoritariamente por roca (M, N). Mantuvimos separados a los céspedes (J) y los bosques exóticos (C). De este modo, el mapa definitivo quedó compuesto por siete clases espectrales representativas de las siguientes clases de vegetación (1) bosques nativos, (2) bosques exóticos, (3) matorrales nativos, (4) pajonales, (5) céspedes, (6) pastizales con roca y/o suelo desnudo y (7) roquedales (Tabla 1, Fig. 2, Apéndices 2A y 2B).

El mapa final tuvo una precisión general del 82,6% (Tabla 3). La precisión del productor varió entre el 64,7% para los céspedes (5), y el 95,6% para los bosques nativos (1), con un promedio del 79%. La precisión del usuario varió entre 66,7% para los pastizales con roca y/o suelo desnudo (6) y 95,6% para los céspedes (5), con un promedio del 85,2%. La clase que tuvo mejor precisión en promedio (usuario y productor) fue la de los bosques nativos (1), con casi un 90%, y la clase con menor precisión fue la de los pastizales con roca y/o suelo desnudo (6), con un 67%. Las clases que más se confundieron entre sí fueron los roquedales (7) con los pastizales con roca y/o suelo desnudo (6), que mostraron un 11 % de confusión general (Tabla 3).

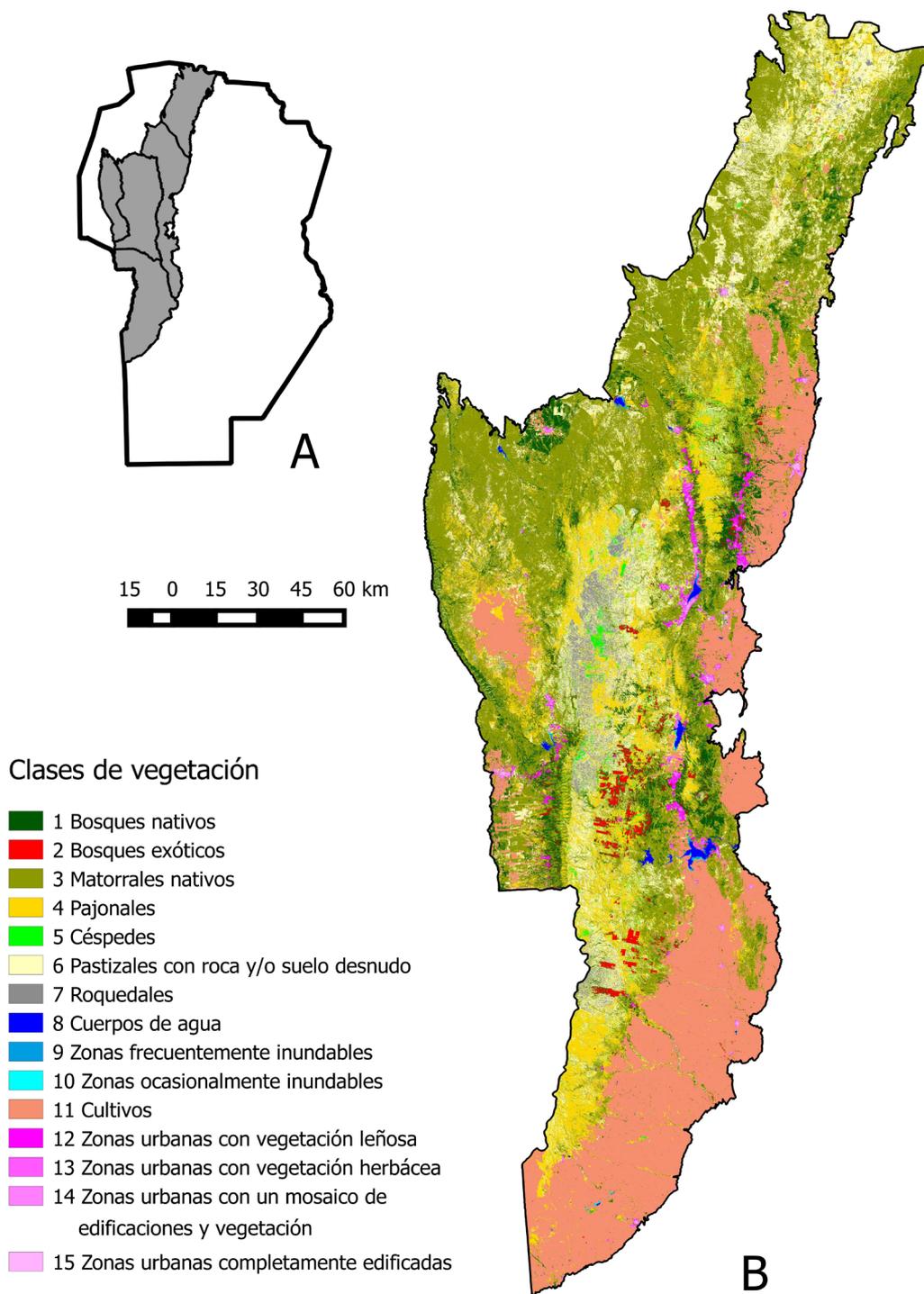
#### *Clases del mapa final y unidades de vegetación*

Clase 1, Bosques nativos: Es la clase que tuvo la mayor precisión en promedio (Tabla 3) y abarca dos de las 14 unidades de vegetación: el bosque nativo serrano (A) y el bosque nativo subandino (B). En el mapa final, esta clase también puede incluir por error algunos matorrales serranos cerrados (D) y abiertos (E) o bosques exóticos (C, Apéndice 1, Tabla A1.1).

Los bosques nativos se caracterizan por tener más del 40% de cobertura arbórea y alturas máximas de hasta 15 m. A veces pueden tener una alta proporción de roca debajo del follaje, en particular en la unidad B (Fig. 3, Apéndice 3, Tabla A3.1). En la unidad A, están dominados por árboles propios del piso serrano o de la transición con la llanura, tales como el molle (*Lithraea molleoides*), orco quebracho (*Schinopsis marginata*) o tala (*Celtis tala*), entre otros, y es común encontrar en ellos especies leñosas exóticas. En la unidad B, los bosques están dominados por las dos especies características del piso subandino, el tabaquillo (*Polylepis australis*) y en menor medida el maitén (*Maytenus boaria*), acompañados de algunos molles y otras especies serranas en los sectores más bajos de su distribución (Apéndices 3 y 4). Según los puntos de campo, el bosque serrano llegó hasta casi los 1500 m de altitud y se encontró en los cinco sistemas serranos; el bosque subandino descendió hasta cerca de los 1400 m, y se encontró solo en las Sierras Grandes y Comechingones. Ambas unidades se localizaron generalmente en laderas escarpadas, y con una orientación preferentemente suroeste (Tabla 4 y Apéndice 5).

La clase de bosques nativos ocupó un 5,5% de la superficie total de las montañas, y casi el 70% se distribuyó por debajo de los 900 m, principalmente en las Sierras Chicas y Grandes. Si bien estuvo presente en todas las franjas altitudinales, la mayor proporción se encontró en el piso serrano, donde ocupó alrededor del 6% de la superficie. A medida que se asciende en altitud, la ocurrencia de bosques nativos disminuye, abarcando menos del 1% de la superficie en la franja más alta (Figuras 2 y 4, Apéndices 2A y 2B, Apéndice 6).

Clase 2, Bosques exóticos: Esta clase tuvo casi un 79 % de precisión en promedio (Tabla 3), e incluye sólo a una unidad (C). Por error, puede contener algunos pequeños parches de bosque serrano nativo (A, Apéndice 1, Tabla 1.1). El bosque exótico (unidad C) tiene siempre más del 70% de cobertura leñosa, principalmente de especies exóticas, que pueden superar los 20 m de altura. Ocasionalmente predominan las leñosas menores a 3 m, formando matorrales con emergentes arbóreos. Casi siempre hay también presencia de especies arbóreas nativas (Fig. 3, Apéndice 3). Esta unidad incluye plantaciones y sectores invadidos por pinos (*Pinus* spp), así como



**Fig. 2.** Mapa final de vegetación de las Sierras de Córdoba. **A:** Ubicación de los cinco sistemas serranos en la provincia de Córdoba. **B:** Mapa de vegetación. Para una mejor visualización de la distribución de cada clase (Apéndice 2A). El mapa en formato digital (GeoTiff) y otros archivos asociados se pueden descargar de la página web de la revista, en la carpeta de datos primarios (Apéndice 2B).

**Tabla 3.** Matriz de confusión entre las 7 clases espectrales del mapa final y las 7 clases de vegetación según el criterio de campo ("verdad de campo)<sup>1</sup>. El número en la primera línea de cada celda indica la cantidad de parcelas del relevamiento de control correspondiente a cada combinación. En la última columna se indica la cantidad de parcelas en cada clase espectral y la precisión del usuario para cada clase (%). Al final de cada columna se indica la cantidad de parcelas en cada clase de vegetación según el criterio de campo, y en la última fila la precisión del productor para cada clase (%). En las diagonales, El número entre paréntesis es el promedio entre la precisión del productor y la precisión del usuario para cada clase. Para el resto de las combinaciones (fuera de la diagonal), el número entre paréntesis es el promedio entre el error del productor para la clase de vegetación que está en la columna (porcentaje de parcelas en la celda en relación al total de la columna) y el error del usuario para la clase que está en la fila (porcentaje de parcelas en la casilla en relación al total de la fila).

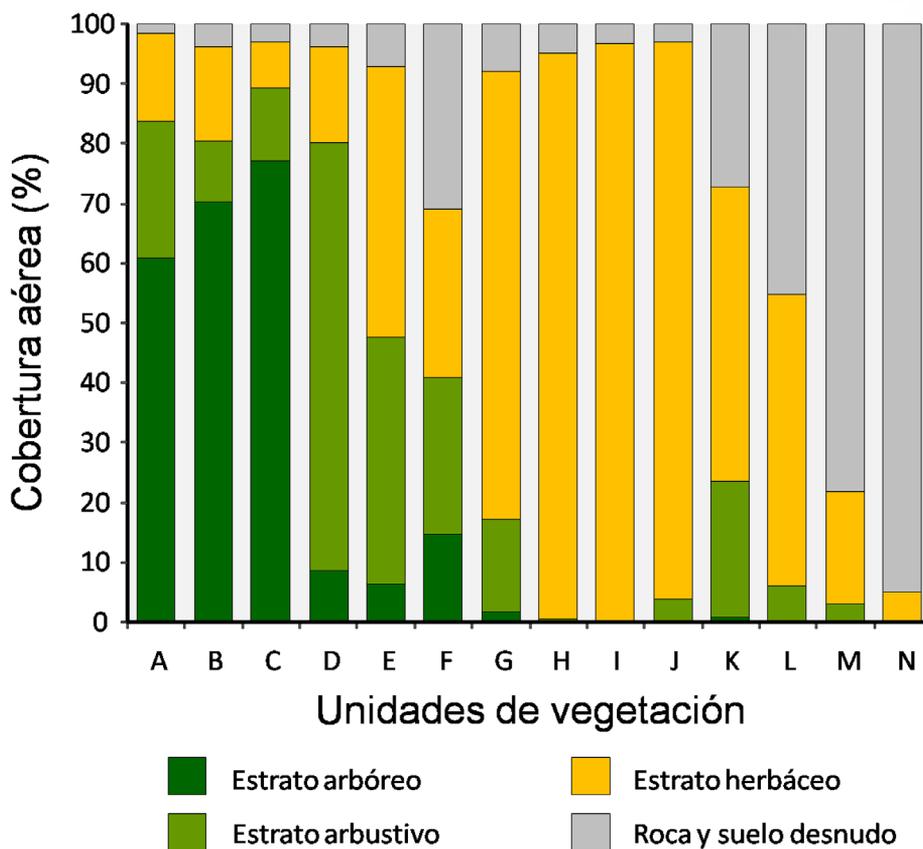
		Clases de vegetación según criterio de campo							Total
		1	2	3	4	5	6	7	(%)
Mapa									
1	<b>44</b>	5	3	-	-	-	-	-	52
	<b>(89,8)</b>	(14,1)	(4,9)						(84,6)
2	1	<b>13</b>	-	-	-	-	-	-	14
	(3,3)	<b>(78,8)</b>							(92,9)
3	1	1	<b>63</b>	1	-	7	2	75	
	(1,7)	(2,1)	<b>(86,9)</b>	(1,3)		(11,2)	(3,5)		(84,0)
4	-	-	1	<b>76</b>	10	6	-	93	
			(1,2)	<b>(86,4)</b>	(15,7)	(8,4)			(81,7)
5	-	-	-	1	<b>22</b>	-	-	23	
				(1,9)	<b>(77,2)</b>				(95,7)
6	-	-	3	5	2	<b>34</b>	7	51	
			(4,9)	(7,5)	(4,7)	<b>(67,3)</b>	(15,7)		(66,7)
7	-	-	-	-	-	3	<b>29</b>	32	
						(7,3)	<b>(82,8)</b>		(90,6)
Total	46	19	70	83	34	50	38	340	
(%)	(95,6)	(68,4)	(90,0)	(91,6)	(64,7)	(68,0)	(76,3)	(82,6)	

<sup>1</sup>1 Bosque nativo, 2 Bosque exótico, 3 Matorral, 4 Pajonal, 5 Césped, 6 Pastizal con roca y/o suelo desnudo y 7 Roquedal.

<sup>2</sup>El promedio general de confusión entre dos clases se calcula como el promedio entre las dos celdas que combinan ambas clases, que a su vez es el promedio entre el error de usuario y de productor para dicha celda.

grandes extensiones invadidas por siempreverde (*Ligustrum lucidum*), y en menor medida por otras especies. A campo, encontramos puntos de bosque exótico entre los 671 y los 1314 m de altitud en casi todos los sistemas serranos, ubicados en pendientes generalmente moderadas con orientación preferentemente sur (Tabla 4, Apéndice 5).

Esta clase ocupó el 1% de la superficie total del mapa y se encontró principalmente en las Sierras Grandes, Chicas y Comechingones. En coincidencia con la información de campo, la mayor parte se distribuyó por debajo de los 1300 m; en particular entre 901 y 1300 m. Esta franja altitudinal, además, es la que tuvo la mayor ocurrencia de bosques



**Fig. 3.** Cobertura aérea promedio (%) por unidad de los tres estratos principales y de superficie descubierta (roca y suelo desnudo). A Bosque serrano, B Bosque subandino, C Bosque exótico, D Matorral serrano cerrado, E Matorral serrano abierto, F Matorral subandino, G Pajonal fino con arbustos, H Pajonal fino sin arbustos, I Pajonal grueso, J Césped, K Pastizal arbustivo ralo, L Pastizal con roca, M Afloramiento con pedregal, N Pavimento de erosión.

exóticos, que cubrieron casi el 3% de su superficie. A partir de los 1300 m la proporción de bosques exóticos disminuye, siendo extremadamente baja por encima de los 2100 m (Fig. 4, Apéndice 6, Tabla A6.1).

Clase 3, Matorrales nativos: Los matorrales nativos tuvieron un 87% de precisión en promedio (Tabla 3). Incluyen al matorral serrano cerrado (D) y abierto (E), y al matorral subandino (F). Por error en el mapa también aparecen en esta clase algunos pastizales con roca y/o suelo desnudo (unidades K y L) que están en laderas orientadas al suroeste, y también muy bajas proporciones de pajonales, bosques y roquedales (Tabla 3, Apéndice 1, Tabla A1.1).

El matorral serrano cerrado (D) tiene siempre más del 50% de cobertura arbustiva, mientras que el matorral abierto (E) varía entre el 30 y 60%. El estrato arbóreo raramente supera el 25%, y la superficie descubierta, sea suelo desnudo o roca, es casi siempre inferior al 15% (Fig. 3, Apéndice 3, Tabla A3.2). Ambos matorrales están dominados por diferentes especies de arbustos, incluyendo espinillo (*Vachellia caven*), romerillo (*Baccharis aliena*) y garabato macho (*Senegalia gillesii*), entre muchas otras. Además, en el estrato arbustivo casi siempre aparecen especies arbóreas nativas y, muchas veces, especies leñosas exóticas. En el matorral abierto son muy abundantes las pajas *Festuca hieronymi* y/o *Jarava pseudoichu* (Apéndice 3 y 4). Ambos tipos de matorral serrano

**Tabla 4.** Altitud (mediana, mínimo y máximo), pendiente (mediana, mínimo y máximo) y orientación predominante (cuadrante y %)<sup>1</sup> de cada una de las 14 unidades de vegetación (U)<sup>2</sup> incluidas en las 7 clases del mapa final (CM)<sup>3</sup>. Los datos se obtuvieron a partir de los 792 puntos de campo (452 sitios de trabajos previos + 340 parcelas de control) y en la tercera columna se indica el número de puntos para cada unidad (N).

CM	U	N	Altitud (m s.n.m.)	Pendiente (%)	Orientación predominante <sup>1</sup>
1	A	134	919 (367 - 1479)	32 (1 - 120)	S - SO - O (57)
1	B	27	1852 (1391 - 2091)	40 (17 - 197)	S - SO - O (44)
2	C	52	970 (671 - 1314)	15 (2 - 100)	SE - S - SO (46)
3	D	112	878 (360 - 1671)	24 (0 - 150)	O - NO - N (40)
3	E	98	905 (403 - 1534)	16 (2 - 100)	S - SO - O (41)
3	F	25	1972 (1289 <sup>4</sup> - 2460)	33 (3 - 150)	SE - S - SO (56)
4	G	53	1093 (634 - 1408)	18 (0 - 65)	O - NO - N (45)
4	H	64	1824 (1042 <sup>5</sup> - 2359)	10 (1 - 90)	NE - E - SE (48)
4	I	24	2141 (1233 <sup>6</sup> - 2245)	5 (1 - 22)	N - NE - E (58)
5	J	46	1837 (641 - 2579)	3 (0 - 30)	NE - E - SE (56)
6	K	55	964 (376 - 2674)	20 (1 - 75)	N - NE - E (53)
6	L	41	1868 (1109 - 2483)	23 (5 - 133)	N - NE - E (49)
7	M	34	2098 (1185 - 2635)	20 (1 - 120)	NE - E - SE (47)
7	N	27	2183 (1329 - 2310)	3 (0 - 167)	NO - N - NE (70)

<sup>1</sup>Se indica el cuadrante con mayor cantidad de puntos de campo, y entre paréntesis la proporción (%) de puntos incluidos en dicho cuadrante.

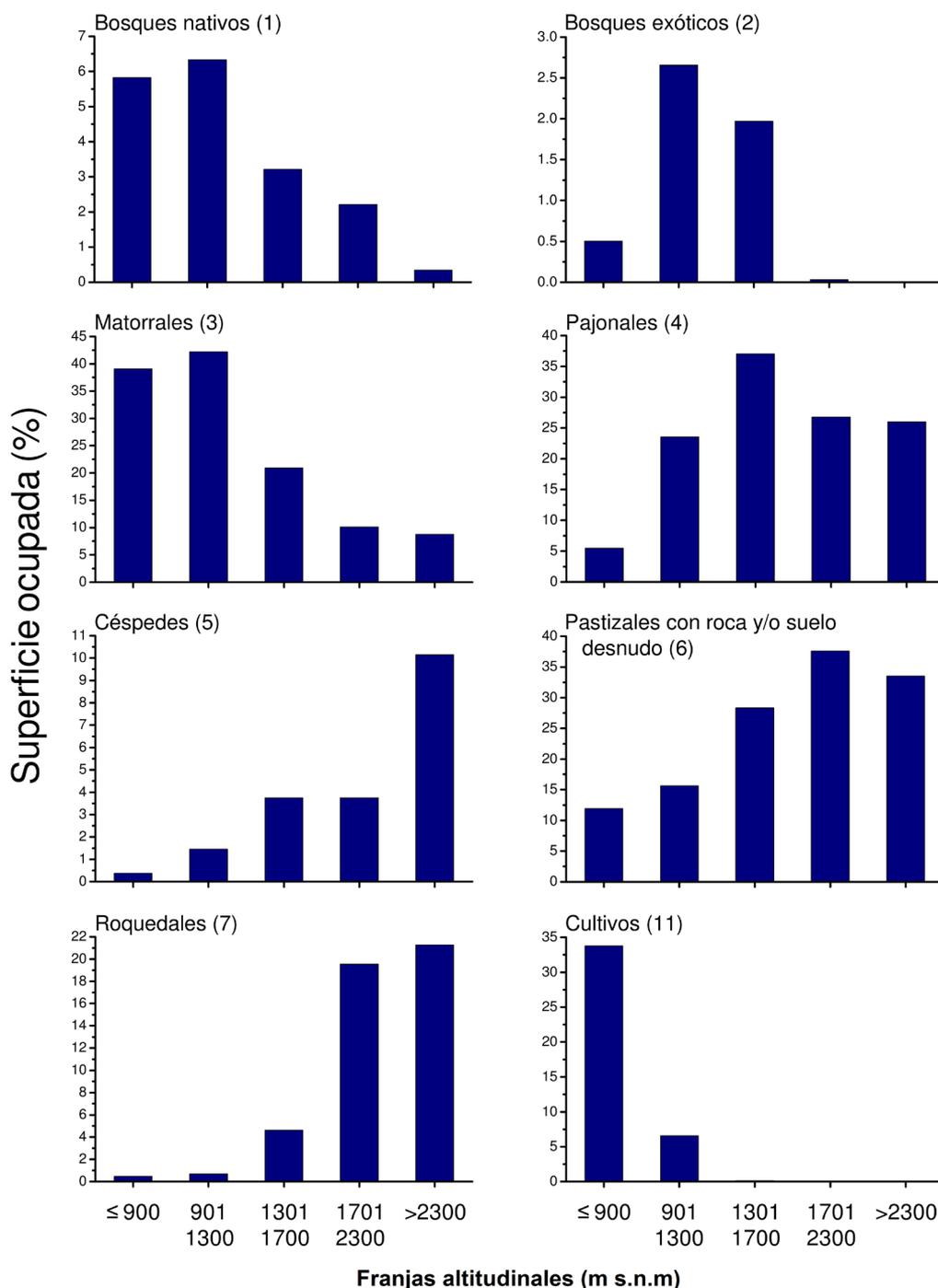
<sup>2</sup>Unidades de vegetación: A Bosque nativo serrano, B Bosque nativo subandino, C Bosque exótico, D Matorral serrano cerrado, E Matorral serrano abierto, F Matorral subandino, G Pajonal fino con arbustos, H Pajonal fino sin arbustos, I Pajonal grueso, J Césped, K Pastizal arbustivo ralo, L Pastizal con roca, M Afloramiento con pedregal, N Pavimento de erosión.

<sup>3</sup>Clases del mapa final: 1 Bosques nativos, 2 Bosques exóticos, 3 Matorrales, 4 Pajonales, 5 Céspedes, 6 Pastizales con roca y/o suelo desnudo, 7 Roquedales.

<sup>4</sup>El único matorral subandino encontrado por debajo de los 1600 m tenía predominancia de maitén, mientras que el tabaquillo estaba ausente.

<sup>5</sup>Se encontró un punto más bajo, a 372 m s.n.m. que se trataba de una pastura dominada por pasto llorón (*Eragrostis curvula*).

<sup>6</sup>El sitio más bajo, a 1233 m, estuvo dominado por *Paspalum quadrifarium*, los restantes sitios, por encima de los 2039 m, estuvieron dominados por *Poa stuckertii*.



**Fig. 4.** Superficie ocupada (%) por las siete clases principales de vegetación y los cultivos, para cada una de las cinco franjas altitudinales. Las dos primeras franjas corresponden al piso serrano, la tercera al piso de transición, y las dos últimas al piso subandino. Notar que las escalas de los ejes verticales son diferentes en cada figura. Las zonas urbanas, cuerpos de agua y zonas inundables asociadas no se incluyeron en la figura, por encontrarse muy concentradas en la franja más baja. Para más detalles, ver Apéndice 6.

se registraron a campo hasta altitudes superiores a los 1500 m en el piso de transición, sin alcanzar el piso subandino (Tabla 4). Se ubicaron en laderas con pendientes generalmente moderadas a altas y orientaciones preferentemente oeste. Ambos se encontraron en los cinco sistemas serranos, pero el matorral cerrado es más común en las Sierras de Pocho y Sierras del Norte (Apéndice 5). El matorral subandino (F) tiene una cobertura leñosa del 20 al 70%, en general en forma de arbustos de tabaquillo, o más raramente de maitén. Es más rocoso que los matorrales serranos (15-40% de roca, Fig. 3, Apéndice 3, Tabla A3.2). A campo esta unidad se encontró a partir de los 1300 m de altitud. Al igual que el bosque subandino, solo aparece en las Sierras Grandes y Comechingones, en laderas generalmente escarpadas, con orientaciones preferentemente sur (Tabla 4, Apéndice 5).

Los matorrales nativos ocuparon un 37 % del área mapeada, y al igual que los bosques nativos, casi el 70 % de su superficie se concentró por debajo de los 900 m. Sin embargo, la franja que tuvo la mayor proporción de matorrales fue la franja superior del piso serrano, entre 901 y 1300 m. A medida que se asciende los matorrales disminuyen, hasta ocupar menos del 10% de la superficie en la franja más alta de las montañas (Fig. 4, Apéndice 6, Tabla A6.1).

Clase 4, Pajonales: Los pajonales tuvieron un 86% de precisión en promedio (Tabla 3). Esta clase incluye a los pajonales finos con y sin arbustos (G y H) y al pajonal grueso (I). Por error, en el mapa quedaron también algunos parches de césped (J) y pastizales con suelo desnudo y/o roca (K y L), además de una baja proporción de matorral abierto (E) y, muy raramente, cultivos (Apéndice 1, Tabla A1.1, A1.3).

El estrato herbáceo en conjunto siempre cubre más del 55% en las tres unidades, y está compuesto casi exclusivamente por pastos altos en el pajonal grueso (I), mientras que en los pajonales finos, las latifoliadas herbáceas altas pueden ser más abundantes, en particular en el pajonal fino con arbustos (G). En este último, además, el estrato arbustivo alcanza cierta importancia, ya que puede cubrir hasta un 35% de la superficie. Es frecuente encontrar especies arbóreas nativas de bajo porte incluidas en dicho estrato, y a veces, también leñosas exóticas (Fig.

3, Apéndice 3, Tabla A3.3). A campo, el pajonal fino con arbustos (G), dominado generalmente por *Festuca hieronymi* o más raramente por *Jarava pseudoichu*, se encontró casi siempre por debajo de los 1400 m de altitud. El pajonal fino sin arbustos (H), dominado habitualmente por *F. hieronymi*, *F. lilloi* y/o *Deyeuxia hieronymi*, se encontró mayoritariamente por encima de los 1040 m. Ambas unidades de pajonal fino se registraron prácticamente en todas las sierras. En las partes más bajas y planas incluyeron algunas pasturas abandonadas, dominadas por pastos perennes exóticos altos (ej. *Eragrostis curvula*) y pastos nativos. El pajonal grueso (I), dominado casi siempre por la gramínea de hoja ancha *Poa stuckertii* y raramente por *Paspalum quadrifarium*, se encontró solo en Sierras Grandes y Comechingones, en sitios con poca pendiente, y casi nunca por debajo de los 2000 m (Tabla 4, Apéndices 4 y 5).

La clase de pajonales abarcó un 13% de la superficie montañosa estudiada y se distribuyó en todos los sistemas serranos, pero fue especialmente importante en las Sierras Grandes. Los pajonales se concentraron entre los 901 y 1300 m; aunque es en la franja correspondiente al piso de transición (1301-1700 m) donde estos pastizales alcanzan la mayor proporción, al cubrir más del 40% de su superficie (Fig. 4, Apéndice 6).

Clase 5, Céspedes: Esta clase tuvo un 77% de precisión en promedio, e incluye una única unidad, el césped (J). Por error, en el mapa también aparecen algunos parches de pajonal fino sin arbustos (H) y pequeños cultivos (Tabla 3, Apéndice 1, Tabla A1.1, A1.3). El césped está dominado por un estrato herbáceo de plantas bajas, cuya cobertura siempre es mayor al 50%. Los arbustos son escasos y los árboles casi inexistentes (Fig. 3, Apéndice 3, Tabla A3.4). Dominan distintas especies de gramíneas y dicotiledóneas herbáceas, que varían según la altitud, incluyendo *Lachemilla pinnata*, *Piptochaetium montevidense*, *Dichondra* spp, *Krapovickasia flavescens*, entre muchas otras (Apéndice 4). A campo, encontramos puntos de césped entre los 640 y 2580 m de altitud, ubicados en lugares relativamente planos a lo largo de todas las sierras a excepción de las Sierras de Pocho-Guasapampa, aunque fueron más comunes en las Sierras Grandes (Tabla 4, Apéndice 5).

Los céspedes abarcaron poco más del 1% del área de estudio, concentrados principalmente en las Sierras Grandes y Comechingones. Estuvieron distribuidos en todas las franjas altitudinales, pero por encima de los 2100 m es donde ocupan la mayor proporción de la superficie, superando el 10% (Fig. 4, Apéndice 6).

Clase 6, Pastizales con roca y/o suelo desnudo:

Esta clase tuvo la menor precisión general, que fue del 67% (Tabla 3). Incluye al pastizal arbustivo ralo (K), cuya cobertura vegetal varía entre el 60 y 85 %, y al pastizal con roca (L), con una cobertura entre el 40 y el 75 %. Por error, también quedaron incluidos en esta clase algunos matorrales (E y F), pajonales (G y H), céspedes (J), afloramientos con pedregal (M) y algunos cultivos (Apéndice 1, Tabla A1.1, A1.3).

La unidad K suele tener un estrato arbustivo disperso, típicamente con un 25% de cobertura, mientras que en el pastizal con roca (L) los arbustos son poco importantes o están ausentes. El pastizal arbustivo ralo (K) puede estar dominado por distintas especies, entre ellas las pajas *Jarava pseudoichu*, *Festuca hieronymi* y arbustos de espinillo y romerillo, entre muchos otros. Es común encontrar especies de árboles nativos en el estrato arbustivo. El pastizal con roca (L) suele estar dominado por *Deyeuxia hieronymi*, *Festuca* spp, *Sorghastrum pellitum* y/o *Jarava juncooides*, entre otras (Fig. 3, Apéndice 3, Tabla A3.4, Apéndice 4). A campo, encontramos puntos de pastizal arbustivo ralo en todos los sistemas serranos y a lo largo del gradiente altitudinal completo, mientras que los puntos de pastizal con roca (L) estuvieron siempre ubicadas por encima de los 1100 m y concentrados en las Sierras Grandes y Comechingones (Tabla 4, Apéndice 5). El pastizal arbustivo ralo (K) en las zonas más bajas y planas incluye puntos en áreas que fueron cultivadas y abandonadas, que aún conservan más de un 20% de suelo desnudo. Ambas unidades suelen ubicarse en laderas suaves y moderadas orientadas preferentemente al este (Tabla 4).

La clase de pastizales con roca y/o suelo desnudo ocupó el 15% de la superficie mapeada, y se concentró en la franja más baja, donde es habitual que se trate de cultivos o pasturas abandonadas con parte de su suelo descubierto; pero es en la franja inferior del piso subandino (1701-2100 m)

donde esta clase abarca la mayor proporción de la superficie, ocupando casi el 40% (Fig. 4, Apéndice 6). En las zonas bajas a veces entran en esta clase algunos lechos de ríos.

Clase 7, Roquedales: Esta clase tiene una precisión general del 83 % (Tabla 3) e incluye al afloramiento con pedregal (M) y al pavimento de erosión (N). Por error, también quedaron incluidos en esta clase algunos pastizales con roca (L, Apéndice 1, Tabla A1.1, A1.2). Ambas unidades están dominadas casi completamente por roca, con más del 70% en el primer caso (M) y más del 85 % en el segundo (N). Los afloramientos con pedregal (M) tienen una proporción similar de afloramientos rocosos y áreas de roca expuesta por erosión del suelo, la cual incluye pedregales (roca suelta) y, a veces, pavimentos (roca masiva). En la unidad N predomina la roca expuesta por erosión, principalmente en forma de pavimentos. La escasa vegetación presente en estas unidades pertenece a los estratos herbáceos bajo y alto, ocasionalmente con algunos pocos arbustos que pueden incluir ejemplares pequeños de especies arbóreas nativas (Fig. 3, Apéndice 3, Tabla A3.5). A campo, ambas unidades fueron encontradas solamente en las Sierras Grandes y Comechingones, siempre por encima de los 1185 m, en lugares con pendientes muy variables y orientaciones este y norte (Tabla 4, Apéndice 5).

Esta clase ocupó alrededor de un 2% de la superficie mapeada y la mayor parte se concentró en el piso subandino. Es además en este piso donde los roquedales abarcaron la mayor proporción de superficie (alrededor del 20%, Fig. 4, Apéndice 6, Tabla A6.1). En los sectores más bajos, esta clase también incluye algunas áreas muy disturbadas, como canteras, caminos, o cultivos abandonados muy erosionados, así como obras de infraestructura humana aisladas que no fueron cartografiadas como zonas urbanas. Además, se incluyen aquí lechos de río arenosos o pedregosos con escasa agua.

Clases 8, 9 y 10, Cuerpos de agua y zonas inundables asociadas: Los cuerpos de agua (clase 8), que son en su mayoría embalses ubicados en fondos de valles tectónicos, y las áreas inundables aledañas (clases 9 y 10) ocuparon un 0,4% de la superficie, y estuvieron casi en su totalidad en la franja más baja del piso serrano. Las zonas frecuentemente

inundables (clase 9) tienen el suelo húmedo la mayor parte del año y en períodos con abundancia de lluvias forman parte del cuerpo de agua. Las zonas ocasionalmente inundables (10) sólo forman parte del cuerpo de agua durante algunos períodos de años extremadamente lluviosos. Pueden tener vegetación rala o estar dominadas mayormente por suelo desnudo, y, al estar sometidos a un régimen de inundación variable, la cobertura vegetal también es muy cambiante.

Clase 11, Cultivos: Los cultivos ocuparon un 23% del área, y la gran mayoría se localizó en la franja más baja del piso serrano, donde cubrieron el 34% de la superficie (Fig. 4, Apéndice 6). Por encima de los 900 m de altitud abarcan muy poca superficie, y ya en el piso subandino están casi completamente ausentes. Aparecen también como cultivos, por error, algunos parches de pastizal arbustivo ralo (que a veces son cultivos abandonados), pajonales y céspedes, pero en muy baja proporción. En el sector nor-oeste del área de estudio es frecuente encontrar cultivos abandonados, y en los casos en que el abandono fue en una fecha próxima a la fecha de la imagen satelital utilizada, la discriminación resulta difícil; por tal motivo, a veces pueden aparecer sectores con mosaicos de cultivos y pastizales con roca y/o suelo desnudo (clase 6).

Clases 12, 13, 14 y 15, Zonas urbanas: Estas clases ocuparon en conjunto el 1,5% del área y se concentraron mayormente en la franja más baja del piso serrano (Apéndice 6, Tabla A6.1). Incluyen zonas totalmente urbanizadas, zonas residenciales y zonas de interfaz urbano-rural con viviendas separadas entre sí. La clase 12 está ampliamente cubierta por vegetación leñosa, mientras que en la clase 13 domina la vegetación herbácea. La clase 14 es un mosaico de edificaciones, vegetación herbácea y vegetación leñosa, dado principalmente por zonas residenciales con sus respectivas arboledas y parques. La clase 15 comprende principalmente edificaciones, calles y sectores de suelo descubierto sin vegetación. La vegetación leñosa de la clase 12 generalmente consiste en una mezcla de especies nativas y exóticas, aunque en las ciudades grandes predominan las especies exóticas, mientras que en los lugares más pequeños y áreas de interfaz pueden predominar las especies nativas. Esta clase (12) ocupó casi la mitad de la superficie incluida dentro

de las clases urbanas, mientras que el mosaico de edificaciones y vegetación (clase 14) ocupó un 34%. Las zonas completamente edificadas (clase 15) y la vegetación herbácea (clase 13) ocuparon sólo un 11 y 7 % respectivamente (Apéndice 6, Tabla A6.2).

## DISCUSIÓN

### *El paisaje de las Sierras de Córdoba*

El mapa, basado en información satelital y un extenso relevamiento de campo, refleja una alta heterogeneidad ambiental, propia de todas las montañas (Rahbek *et al.*, 2019). En casi cualquier sector fuera de las áreas cultivadas, y transitando muy cortas distancias, se atraviesan parches de bosques, matorrales, pastizales y, a veces, roquedales que forman complejos mosaicos a escalas locales. A su vez, a lo largo del gradiente altitudinal existe un cambio importante desde un predominio de matorrales y cultivos en las partes bajas, hasta una mayor cobertura de pastizales y roquedales en los sectores más altos. En menor medida, también hay cambios en los gradientes geográficos, que se expresan con una mayor dominancia de matorrales en contraposición a una menor de pajonales y cultivos hacia el noroeste del área. Los bosques nativos ocuparon poca superficie, pero sus especies arbóreas estuvieron presentes en casi todas las unidades de vegetación descriptas, aunque en muchos casos como ejemplares muy reducidos en tamaño. Esto sugiere que una gran parte de la superficie de las Sierras de Córdoba tiene potencial para recuperar cobertura boscosa con adecuadas estrategias de manejo, en coincidencia con estudios previos (ej. Renison *et al.*, 2006, 2015; Marcora *et al.*, 2008, 2013; Giorgis *et al.*, 2017). Los bosques exóticos aún cubren muy poca superficie, alrededor de cinco veces menos que los bosques nativos. Sin embargo, hubo plantas leñosas invasoras en casi la cuarta parte de las parcelas relevadas, y en la gran mayoría de las unidades de vegetación. Estos resultados refuerzan la idea de que en un futuro próximo la superficie de bosques exóticos puede aumentar considerablemente, como han señalado otros autores (Hoyos *et al.*, 2010; Giorgis *et al.*, 2011b, 2016, 2017; Gavier-Pizarro *et al.*, 2012; Giorgis & Tecco, 2014; Milani *et al.*, 2020).

*La vegetación de las montañas a comienzos del siglo XXI*

El mapa muestra que las Sierras de Córdoba están dominadas, en primer lugar, por matorrales, que ocuparon más de un tercio del paisaje y, en segundo lugar, por cultivos, que ocuparon casi un cuarto de la superficie. La gran preponderancia de matorrales en las montañas también fue observada por Zak *et al.* (2019), quienes cartografiaron en estos ambientes una superficie muy similar a la nuestra, de alrededor de 12000 km<sup>2</sup>. El resto del área estuvo cubierta principalmente por pastizales de fisonomía y composición variable, incluyendo aquellos con suelo o roca expuesta.

La clase de bosques nativos ocupó una baja superficie y, además, la mitad de las parcelas relevadas en el campo tuvieron árboles de menos de 9 o 7 m, en el caso del bosque serrano y subandino respectivamente. Estos resultados indican que quedan muy pocos bosques bien desarrollados en las montañas, en coincidencia con trabajos previos (Cingolani *et al.*, 2004, 2008; Renison *et al.*, 2011; Giorgis *et al.*, 2017; Zak *et al.*, 2019; Natale *et al.*, 2020). En los pisos más bajos se encontró que solo un 10% de las comunidades nativas serranas de *Lithraea* y *Celtis* (molle y tala) relevadas a campo podían clasificarse como bosques altos, es decir, con al menos algún árbol mayor a los 10 m. El resto de los sitios estudiados tuvo árboles considerablemente más bajos, que a veces apenas superaban los 3-4 m de altura (Giorgis *et al.*, 2017). Dado que la especie dominante, el molle, crece, en promedio, 10 cm por año (Vera, 2016), estos resultados sugieren que hay muy pocos stands de bosque serrano con árboles que superen los 100 años de edad. En los bosques subandinos, al relevar sitios que tuvieran al menos un individuo mayor a 2 m de altura, se encontró que sólo el 9% de dichos sitios eran bosques densos y bien desarrollados, con árboles mayores a los 6 m y edades superiores a los 60 años. El resto de los stands evaluados frecuentemente se correspondían con fisonomías de matorral, pastizal o roquedal, y los ejemplares eran pequeños y con fustes jóvenes (Renison *et al.*, 2011).

Los matorrales nativos ocuparon grandes extensiones y, a juzgar por la presencia de ejemplares, pequeños o grandes, de especies arbóreas nativas en casi todas las parcelas relevadas, podemos interpretar que son estados

inmaduros del bosque. Según trabajos previos, el disturbio por fuego y ganado retarda la sucesión, limitando el desarrollo de los bosques (Cingolani *et al.*, 2008; Giorgis *et al.*, 2013, 2020; Torres *et al.*, 2014; Renison *et al.*, 2015; Carbone & Aguilar, 2017; Kowaljow *et al.*, 2018; Alinari *et al.* 2019). Las especies leñosas nativas tienen una alta capacidad de rebrote después del fuego. Incluso si la parte aérea se quema completamente, en la mayor parte de los incendios más de un 70% de los individuos sobrevive y rebrota (Renison *et al.*, 2002a; Gurvich *et al.*, 2005; Torres *et al.*, 2014; Alinari *et al.*, 2015, 2019; Lipoma *et al.*, 2016). Debido a la abundancia de combustibles finos en matorrales y pajonales, la frecuencia de incendios es más alta en estas fisonomías que en los bosques (Giorgis *et al.*, 2013; Argañaraz *et al.*, 2015a,b, 2017, 2020; Kowaljow *et al.*, 2018; Alinari *et al.*, 2019). Por tal motivo, es habitual que los árboles presentes en los matorrales o pajonales no logren superar los 3-4 m antes de quemarse nuevamente (Gurvich *et al.*, 2005; Herrero *et al.*, 2015; Alinari *et al.*, 2015, 2019). Esta retroalimentación positiva entre fuego y vegetación contribuye a perpetuar las fisonomías no boscosas en el tiempo (Kowaljow *et al.*, 2018), escenario frecuentemente observado en sistemas estacionalmente secos de Sudamérica y otras regiones del mundo (Bond *et al.*, 2012; Tepley *et al.*, 2018; Giorgis *et al.*, 2021b). También el ganado produce daño en los árboles pequeños, lo cual disminuye su crecimiento y aumenta la mortalidad (Renison *et al.*, 2015; Torres & Renison 2015, 2016; Giorgis *et al.*, 2020).

Los pajonales aumentaron marcadamente por encima de los 900 m de altitud, con coberturas máximas en el piso de transición. Debido a que no hay restricciones climáticas severas para el establecimiento de especies leñosas nativas a lo largo de todo el gradiente altitudinal (Marcora *et al.*, 2008, 2013; Renison *et al.*, 2005, 2015; País Bosch *et al.*, 2012; Giorgis *et al.*, 2017), se podría interpretar que estos pastizales también son estados sucesionales que con el tiempo devienen en bosque nativo. Sin embargo, hay pajonales que son muy estables, y su cobertura de leñosas no aumenta aunque pasen muchos años sin experimentar incendios (Giorgis *et al.*, 2013, Cingolani *et al.*, 2014). En el caso de los pajonales de la franja más alta del piso serrano

(901-1300 m) esta estabilidad puede deberse a una presión reducida de propágulos de especies leñosas, como resultado de una larga historia de disturbios, en combinación con la presión ganadera actual que limita su desarrollo (Giorgis *et al.*, 2013). Sin embargo, muchos pajonales son persistentes en el tiempo incluso si se excluye el ganado. En el piso subandino, esta persistencia fue atribuida a la limitada capacidad de dispersión del tabaquillo, y a su dificultad para establecerse en los suelos cubiertos por la broza abundante que producen las pajas (Torres *et al.*, 2008; Zimmermann *et al.*, 2009; Cingolani *et al.*, 2014). En el piso de transición no hay estudios que analicen la trayectoria de los pajonales ante la exclusión ganadera, pero algunos resultados sugieren que el clima también puede jugar un rol importante en su estabilidad, ya que las condiciones climáticas están alejadas del óptimo tanto para las especies leñosas del bosque serrano como para la especie dominante del bosque subandino (Marcora *et al.*, 2008, 2013; Argibay & Renison, 2018; Alinari *et al.*, 2019).

Los céspedes, que ocuparon muy poca superficie, alcanzaron su mayor desarrollo en la franja más alta. Estos pastizales de baja estatura son seleccionados y mantenidos por el ganado, y están dominados por plantas tolerantes al pastoreo (Cingolani *et al.*, 2003, 2007, von Müller *et al.*, 2017). Se mantienen más fácilmente en ambientes con alta disponibilidad de humedad y/o nutrientes, ya que sus especies necesitan recursos para rebrotar y mantenerse vivas a pesar del alto consumo del ganado (Cingolani *et al.*, 2005, 2007; Hempson *et al.*, 2015). Por ello, la persistencia de los céspedes es favorecida en los sectores más altos de las montañas, ya que allí se mantiene mejor la humedad del suelo (Cingolani *et al.*, 2003; Tecco *et al.*, 2016). Debido a la alta presión ganadera que sostienen, cualquier planta leñosa que logre establecerse es ramoneada intensamente, y raramente logra sobrevivir (Teich *et al.*, 2005; Cingolani *et al.*, 2014; von Müller *et al.*, 2017; Giorgis *et al.*, 2020). Cuando el pastoreo se excluye, los céspedes se transforman en pajonales, pero si hay presión de propágulos de especies leñosas, se puede iniciar una trayectoria hacia matorrales o bosques (Cingolani *et al.*, 2014; Giorgis *et al.*, 2020). Por su escasa biomasa, suelen quemarse poco. De hecho, muchas veces actúan como barrera para los fuegos (discutido en Alinari *et al.*, 2019 y Argarañaz *et al.*, 2020).

Los pastizales con roca y/o suelo desnudo ocuparon bastante superficie en todas las franjas, con valores máximos en el piso subandino. Tienen un origen muy heterogéneo, ya que pueden abarcar desde cultivos abandonados o zonas erosionadas por la ganadería hasta sectores con presencia de afloramientos rocosos que limitan el desarrollo de la vegetación. En el piso serrano esta clase está compuesta mayoritariamente por el pastizal arbustivo ralo (unidad K). En las partes más llanas del piedemonte hacia el noroeste del área, estos pastizales aparecen a menudo en sitios que fueron desmontados, cultivados y luego abandonados. En este sector de la Provincia, donde llueve menos de 500 mm anuales, hubo un auge de conversión a cultivos de secano con anterioridad al año 1979, en particular en lugares de fácil acceso, que fue atribuido a un aumento temporario de las precipitaciones (Hoyos *et al.*, 2013, 2018). Posteriormente, al disminuir nuevamente las lluvias, estos cultivos fueron abandonados, y se retornó a la cría de ganado (Hoyos *et al.*, 2018). En sectores más rugosos del piso serrano, estos pastizales suelen estar en sitios con altas cargas ganaderas, donde la vegetación está muy sobrepastoreada y se observan signos de erosión del suelo, a veces con presencia de roca expuesta (Giorgis *et al.*, 2011c). La mitad de las parcelas del pastizal arbustivo ralo (K) tuvieron ejemplares de especies arbóreas nativas, lo cual sugiere que, a pesar de la degradación, hay potencial de recuperación de cobertura arbórea. En el piso subandino es más común que esta clase esté compuesta de pastizales con roca (L), donde la vegetación leñosa es escasa. Muchos de estos pastizales se encuentran en ambientes topográficamente similares a los bosques subandinos, pero en situaciones con mayor disturbio histórico por fuego y ganadería (Cingolani *et al.*, 2008). Se estima que dicho disturbio produjo la retracción de los bosques, y por ese motivo los afloramientos rocosos propios de este piso quedaron al descubierto, y/o se generaron parches de roca expuesta por erosión (Cingolani *et al.*, 2008; Renison *et al.*, 2010; Cingolani *et al.*, 2008, 2013).

Los roquedales ocuparon una baja superficie y se concentraron mayormente en el piso subandino. Predomina la roca expuesta por erosión, intercalada con afloramientos rocosos en la unidad M. Se asocian a sitios que han experimentado un disturbio

histórico muy intenso (Cingolani *et al.*, 2004, 2008, 2013). Muchos ambientes rocosos, incluso algunos de aquellos que son el resultado de la degradación del suelo, tienen una amplia diversidad y heterogeneidad en su composición florística y comunidades de líquenes, con especies endémicas de alto valor para la conservación (Funes & Cabido, 1995; Cingolani *et al.*, 2003; Cantero *et al.*, 2001, 2017, 2021; Rodríguez *et al.*, 2017; Apéndice 4).

Los bosques exóticos se concentraron en la franja más alta del piso serrano. Al igual que en otras partes del mundo, en las montañas de Córdoba la superficie dominada por especies leñosas exóticas está aumentando de forma exponencial como resultado del proceso de invasión (Hoyos *et al.*, 2010; Gavier-Pizarro *et al.*, 2012; Rejmánek & Richardson, 2013; Richardson *et al.*, 2014; Milani *et al.*, 2020). En los pastizales y matorrales del piso serrano con altas cargas ganaderas, los animales limitan el establecimiento o crecimiento de las especies leñosas, tanto nativas como exóticas (Torres *et al.*, 2015, 2016; Capó *et al.*, 2016; Marcora *et al.*, 2018). Esto mantiene al sistema en un estado inmaduro, y sin una invasión severa. Cuando bajan las cargas ganaderas, las especies leñosas invasoras, si están presentes, aumentan considerablemente su tasa de crecimiento en relación a las nativas, por lo que el sistema puede resultar completamente invadido en pocos años (Capó *et al.*, 2016). En particular, el matorral serrano abierto (E), con una presencia actual de especies leñosas invasoras en casi el 40% de las parcelas estudiadas, es muy propenso a transformarse en bosque exótico. En el piso subandino la clase de bosques exóticos aún está prácticamente ausente, pero es creciente la presencia de especies leñosas exóticas que avanzan sobre las comunidades nativas (Tecco *et al.*, 2016; Giorgis *et al.*, 2011b, 2016, 2021a; Milani *et al.*, 2020).

Los cultivos se concentraron casi en su totalidad por debajo de los 900 m, donde cubrieron un tercio de la superficie. En su gran mayoría, se encontraron en la vertiente este de las Sierras Chicas y Sierras de los Comechingones, en las zonas más llanas del piedemonte, donde forman un continuo con los cultivos de las llanuras adyacentes. En estos sectores, donde las lluvias alcanzan más de 700 mm, los cultivos han desplazado casi completamente a los ecosistemas nativos de transición con la llanura (Zak *et al.*, 2019, Natale

*et al.*, 2020; Zeballos *et al.*, 2020). Por ejemplo, en las Sierras de los Comechingones se registraron solamente 43 km<sup>2</sup> de bosques de transición con la Provincia Fitogeográfica del Espinal (Natale *et al.*, 2020). Se trata de bosques secundarios, sin árboles de gran tamaño, muy fragmentados y, en general, en un estado de conservación regular a malo (Natale *et al.*, 2020; Zeballos *et al.*, 2020).

Las zonas urbanas ocuparon menos del 2% de la superficie, concentradas en el piso serrano. Sólo el 11 % de estas zonas consistió en áreas completamente edificadas, mientras que el resto incluyó vegetación leñosa y herbácea, junto con un mosaico de edificaciones y vegetación. Esto indica que la gran mayoría de las zonas urbanizadas en las montañas de Córdoba son áreas de interfaz urbano-rural. De hecho, al comparar nuestro mapa con un mapa de áreas de interfaz para las Sierras Chicas (Argañaraz *et al.*, 2017), observamos que el 75% de la superficie de nuestras clases urbanas se corresponde con áreas de interfaz. Pero las áreas de interfaz, que ocupan un 15% de las Sierras Chicas, exceden nuestras zonas urbanas, ya que incluyen también sectores con menor densidad de población, que en nuestro mapa aparecen principalmente como matorrales y bosques. Esto indica que la superficie afectada por el proceso de urbanización es mayor a la estimada con nuestro mapa. La urbanización acelerada que están experimentando las Sierras de Córdoba constituye un fuerte impacto sobre los ecosistemas nativos, no sólo por el desmonte y el efecto directo de las construcciones, sino también porque se promueven las invasiones biológicas y aumentan los riesgos asociados a los incendios (Gavier & Bucher, 2004; Giorgis *et al.*, 2011b, 2016; Gavier-Pizarro *et al.*, 2010, 2012; Argañaraz *et al.*, 2017). Por otro lado, la presencia de mascotas es una importante amenaza a la fauna, al igual que el tránsito vehicular (Hughes & Macdonald, 2013; Pinto *et al.*, 2020). El proceso de urbanización desordenada también genera problemas de contaminación de aguas de ríos y embalses, y, al no respetarse los cauces de inundación, suele ocasionar pérdida de bienes materiales en momentos de crecientes extraordinarias (Berardo *et al.*, 2014).

#### *Cambios de la vegetación en el gradiente altitudinal*

La dinámica de los ecosistemas montanos está condicionada por el gradiente altitudinal, donde cambian no solo las condiciones climáticas, sino

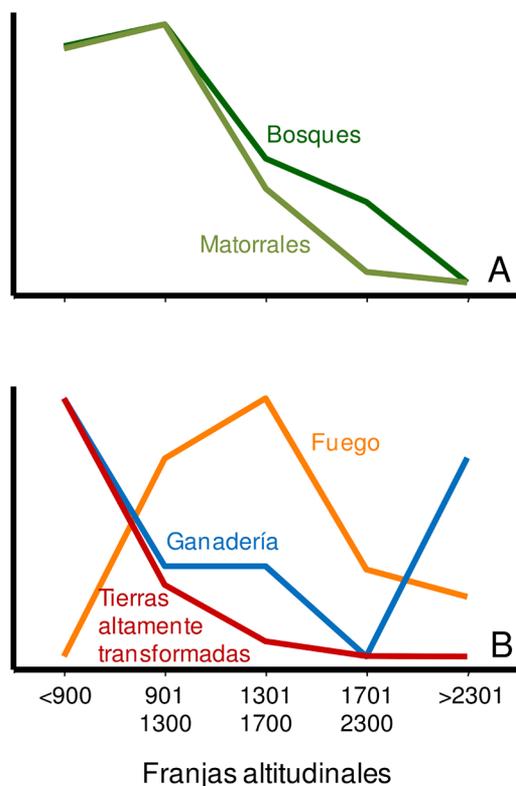
también el tipo e intensidad de las actividades humanas (Perrigo *et al.*, 2020). La combinación de estos factores genera mosaicos de vegetación que cambian a medida que se asciende, pero los mecanismos por detrás de estos patrones no son siempre fáciles de interpretar (Körner, 2007; Perrigo *et al.*, 2020).

Nuestros resultados reflejan una marcada disminución de las fisonomías dominadas por especies leñosas y un aumento de la proporción de pastizales y roquedales a medida que se asciende en altitud. Si bien este patrón era conocido (Kurtz, 1904; Luti *et al.*, 1979; Giorgis *et al.*, 2017; Oyarzabal *et al.*, 2018; Zak *et al.*, 2019; Natale *et al.*, 2020), a través del mapa lo pudimos cuantificar en detalle por primera vez para toda la extensión de las Sierras de Córdoba. Tradicionalmente, dicho patrón fue interpretado como una consecuencia directa de las bajas temperaturas, que impone restricciones al crecimiento de los árboles (ej. Luti *et al.*, 1979; Cabido *et al.*, 1987; Cantero *et al.*, 2001), pero estudios más recientes sugieren otras explicaciones. A nivel global, los árboles encuentran fuertes dificultades para crecer cuando las temperaturas medias del aire y del suelo durante la estación de crecimiento no superan los 6,7 °C. Por ello, en las montañas lo suficientemente altas, se observa un límite (“treeline”) a partir del cual ya no hay bosques (Körner & Paulsen, 2004). Sin embargo, en los sectores más altos de las montañas de Córdoba, las temperaturas, tanto del suelo como del aire, son mayores a dicho valor (Marcora *et al.*, 2008; País Bosch *et al.*, 2012; Argañaraz *et al.*, 2020), lo cual sugiere que no existen limitaciones fisiológicas para el crecimiento de los árboles. De hecho, los datos muestran que los bosques están presentes a lo largo de todo el gradiente, cambiando desde bosques predominantemente serranos a bosques predominantemente subandinos alrededor de los 1400-1500 m de altitud (Tabla 4; Renison *et al.*, 2006; Alinari *et al.*, 2015; Giorgis *et al.*, 2017; Natale *et al.*, 2020). A su vez, numerosos estudios en el piso subandino sugieren que el disturbio por ganado y fuego produjo la retracción de los bosques, y está limitando su expansión en el presente (Renison *et al.*, 2002a; Renison *et al.*, 2006, 2015; Giorgis *et al.*, 2010, 2020; Cingolani *et al.*, 2014; Alinari *et al.*, 2015; Argibay & Renison, 2018). Por medio de simulaciones se estimó que si todo el sistema hubiese tenido una historia de

bajo impacto humano, los bosques y matorrales de *Polylepis australis* ocuparían actualmente la mitad de la superficie del piso subandino (Cingolani *et al.*, 2008).

Los antecedentes mencionados ilustran de forma clara el papel del disturbio en mantener un paisaje con escasa vegetación leñosa en el piso subandino. Sin embargo, dichos antecedentes no explican por qué la proporción de bosques y arbustales aumenta a medida que se desciende en altitud, dado que la intensidad de disturbio no disminuye desde arriba hacia abajo (Fig. 5). La incidencia de fuegos es máxima en las franjas intermedias y no en las franjas superiores (Argañaraz *et al.*, 2020; Fig. 5). A su vez, un análisis preliminar de la presión ganadera muestra valores máximos en ambos extremos del gradiente, y no solamente en las partes más altas (Fig. 5). Por otro lado, la proporción de tierras con un alto grado de transformación en su cobertura (el conjunto de los cultivos, zonas urbanas y bosques exóticos) aumenta hacia abajo, lo cual reduce el espacio disponible para la vegetación nativa. Aún así, las fisonomías leñosas nativas cubren proporcionalmente alrededor de cuatro veces más superficie en las franjas inferiores que en las superiores (Figuras 4 y 5). El papel del disturbio, entonces, no puede comprenderse en su totalidad sin considerar su interacción con los factores climáticos y las características propias de cada especie, además de los mecanismos de retroalimentación entre la vegetación, el fuego y la ganadería.

En dos de las especies leñosas más abundantes del piso serrano (molle y espinillo), tanto el crecimiento de los adultos como la recuperación post-fuego son más lentos a medida que se asciende (Vera, 2016; Alinari, 2017; Alinari *et al.*, 2019). A su vez, la especie dominante en el bosque subandino, el tabaquillo, también tiene un desempeño disminuido en el piso de transición, y una mayor mortalidad post-fuego, con respecto a sectores más altos del gradiente (Marcora *et al.*, 2008, 2013; Argibay & Renison, 2018; Lanza *et al.*, 2018). Las dificultades que encuentran las especies leñosas benefician a los pastos que, a su vez, facilitan la propagación de los incendios, cuya incidencia es máxima en el piso de transición (Fig. 5). Se genera así un mecanismo de retroalimentación positiva entre el fuego y el pastizal (Argañaraz *et al.*, 2017, 2020). A diferencia del tabaquillo, el maitén tiene su desempeño óptimo



**Fig. 5.** Patrón de variación de (A) proporción de bosques y matorrales en las cinco franjas altitudinales y (B) variables indicadoras de impacto antropogénico a lo largo de las cinco franjas altitudinales. Para una mejor visualización de los patrones, las escalas de las cinco variables se relativizaron a un mismo rango de variación. La proporción de bosques, matorrales y tierras altamente transformadas (cultivos, urbanización y bosques exóticos) se obtuvo de nuestros propios datos (Apéndice 6, Figura 4). La incidencia de fuegos se obtuvo de Argañaraz *et al.* (2020). La presión ganadera actual se obtuvo de un análisis preliminar de la frecuencia de bosteo (medida en cuadrados de 30 x 30 cm) de ganado doméstico en 850 sitios distribuidos en todas las sierras y a lo largo de todo el gradiente altitudinal (datos tomados de Giorgis *et al.*, 2011c, Cingolani *et al.*, 2014 y Peirone-Cappri, datos no publicados).

en el piso de transición (Marcora *et al.*, 2013, Giorgis *et al.*, 2021a), pero faltan estudios para comprender por qué esta especie no forma bosques más extensos. Más arriba, en el piso subandino, la incidencia de incendios es menor, en parte

debido a que los ambientes rocosos y los céspedes actúan como barreras a la propagación del fuego (Argañaraz *et al.*, 2020). Esto llevaría a esperar una mayor cobertura de bosques y matorrales en el piso subandino en comparación con el de transición. Sin embargo, nuestros resultados muestran el patrón opuesto (Figuras 4 y 5). Esto puede deberse, al menos en parte, a que las únicas dos especies de árboles que pueden prosperar en el piso subandino (tabaquillo y maitén) son particularmente susceptibles a la herbivoría, no sólo del ganado doméstico, sino también de las hormigas cortadoras, que llegan hasta la primera franja de este piso (Teich *et al.*, 2005; Marcora *et al.*, 2013; Renison *et al.*, 2015; Jaacks, 2017; Giorgis *et al.*, 2010, 2020; Arriaga *et al.*, 2021).

#### *Implicancias para el ordenamiento territorial*

A nuestro criterio, los cuatro patrones más preocupantes de los resultados obtenidos son (1) la baja proporción de fisonomías boscosas y, dentro de éstas, la escasez de bosques maduros con árboles bien desarrollados; (2) la gran proporción del paisaje de piedemonte que ha sido transformada a cultivos y zonas urbanas; (3) la gran cantidad de ejemplares de especies leñosas exóticas invasoras que se encuentran dentro de las comunidades nativas; (4) las superficies ocupadas por bosques exóticos, que aún son pequeñas, pero que se incrementarán de no tomarse medidas contundentes y a corto plazo.

En general, se recomienda que, para lograr un paisaje multifuncional, se deben restaurar las fisonomías boscosas en un 20-40% de la superficie, cuando se trata de ambientes con potencial de sostener bosques nativos (Lamb & Gilmour, 2003; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2020; Garibaldi *et al.*, 2021). En el piso serrano, esto se podría lograr con un manejo adecuado de los matorrales, que permita que las especies arbóreas nativas que ya están presentes crezcan y desarrollen su máximo potencial. Dado que los matorrales en el piso serrano están ampliamente distribuidos, es factible seleccionar algunas áreas para promover la recuperación del bosque mediante la prevención de incendios, regulación de la ganadería y control de las invasiones. En el piso subandino, los bosques y matorrales son muy escasos, ya que no sólo cubren una baja proporción del área, sino que, además, el área disponible es pequeña, resultando, en términos

absolutos, en 33 km<sup>2</sup> de bosques, y alrededor de 200 km<sup>2</sup> de matorrales. Esto indica que las especies propias de los bosques subandinos, en particular de los bosques maduros, como por ejemplo hongos endémicos descomponedores de la madera, están seriamente amenazadas (Robledo & Renison, 2010). También en este piso se puede promover la sucesión de los matorrales existentes a bosques, sobre todo mediante la exclusión de la ganadería (Giorgis *et al.*, 2010, 2020; Cingolani *et al.* 2014). Sin embargo, como la superficie de matorrales también es baja y la capacidad de dispersión de *Polylepis australis* es muy limitada, para alcanzar mayores superficies boscosas es necesario iniciar un proceso de restauración activa mediante la exclusión ganadera y plantación de ejemplares, algo que ya se está haciendo con éxito en algunas áreas (Renison *et al.*, 2002b, 2005, 2015, 2016; Sparacino *et al.*, 2020). Aquí también hay que prestar particular atención a la invasión por especies exóticas, ya que están alcanzando cada vez mayores altitudes en las sierras (Tecco *et al.*, 2016; Milani *et al.*, 2020; Giorgis *et al.*, 2016, 2021a). Además de promover la recuperación de los bosques para que cubran al menos un 20-40% del territorio, es necesario mantener superficies de matorrales, pastizales y afloramientos rocosos en buen estado de conservación, ya que estas fisonomías albergan una alta biodiversidad, diferente a la de los bosques, y brindan servicios importantes de producción de forraje y suministro de agua (Altrichter *et al.*, 2004; Gurvich *et al.*, 2008; Jobbágy *et al.* 2013; Giorgis *et al.*, 2017; von Müller *et al.*, 2017; Rodríguez *et al.*, 2017; Gurvich & Villegas 2020).

La extrema reducción de ambientes naturales en el piedemonte, sobre todo al sur y al este del área de estudio, resulta alarmante, ya que se trata de un ecosistema de transición con características únicas (Aguilar *et al.*, 2018; Zeballos *et al.*, 2020; Karlin *et al.*, 2021). No sólo quedan pocos relictos de vegetación nativa, sino que están altamente fragmentados, motivo por el cual han perdido parte de su biodiversidad (Aguilar *et al.*, 2018). Asimismo, la proximidad a áreas urbanas y cultivos genera que muchos de estos relictos se hayan transformado a bosques exóticos, totalmente invadidos, o estén en alto riesgo de hacerlo (Giorgis *et al.*, 2016, 2017; Natale *et al.*, 2020). Es recomendable restaurar algunas de estas áreas, tanto para mantener la biodiversidad propia de

estos ecosistemas de transición, como para sostener ciertos servicios ecosistémicos indispensables, tales como control de tormentas de tierra, provisión de hábitats para polinizadores y áreas de recreación para los habitantes de las poblaciones rodeadas de cultivos (Aguilar *et al.*, 2006; Sacchi *et al.*, 2017; Garibaldi *et al.* 2021). En los sectores de las franjas más bajas donde no hay cultivos, es urgente planificar y ordenar la expansión urbana. El actual proceso, desordenado y acelerado, está amenazando a la biodiversidad y los servicios ecosistémicos en áreas que exceden ampliamente a las ocupadas por la urbanización en sí, debido al riesgo de incendios, invasión por especies exóticas, contaminación de aguas, depredación de la fauna por animales domésticos y otros problemas.

En resumen, la alta frecuencia de incendios, la presión ganadera, la invasión por especies exóticas y el avance de los cultivos y las urbanizaciones amenazan la persistencia de los ecosistemas naturales y constituyen un obstáculo para la recuperación de los bosques. El mapa producto de esta contribución representa una cuantificación y descripción de la distribución espacial de la vegetación de las Sierras de Córdoba al año 2009, y una base para la evaluación futura de los cambios en la cobertura del territorio. Pero, sobre todo, representa una oportunidad para diseñar un ordenamiento y estrategias de manejo con el fin de sostener la biodiversidad y maximizar bienes y servicios ambientales que garanticen el bienestar de todos los habitantes.

## CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

LH, AMC y MC escribieron el proyecto original. AMC, con la colaboración de LH, hizo el análisis de datos y procesamiento de las imágenes satelitales. AMC y MAG, con la colaboración de MC, hicieron el trabajo de campo y escribieron el manuscrito.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Luciana Peirone-Cappri por su colaboración en los trabajos de campo, a Daniel Renison por la lectura crítica del manuscrito y a dos revisores anónimos por sus comentarios constructivos sobre la primera versión

del manuscrito. A Rafael Picco, administrador de la reserva Cerro Blanco, por el apoyo a las investigaciones y el alojamiento brindado, a Patricia por su hospitalidad, a Parques Nacionales y propietarios de campos por permitirnos trabajar. A Leonardo Barberá por la colaboración con la digitalización de las urbanizaciones. Este trabajo fue financiado por Neotropical Grassland Conservancy, CONICET-PIP 112-201201-00164 y 112201701-00143. MAG, MC y AMC, son investigadores de CONICET. MAG es profesora de la UNC.

## BIBLIOGRAFÍA

- AGOST, L. 2015. Cambio de la cobertura arbórea de la provincia de Córdoba: análisis a nivel departamental y de localidad (periodo 2000-2012). *Rev. Fac. Cienc. Exactas Fis. Nat.* 2: 111-123.
- AGUIAR, S., M. E. MASTRANGELO, M. A. GARCIA COLLAZO, G. H. CAMBA SANS, C. E. MOSSO, L. CIUFFOLI, M. SCHMIDT, M. VALLEJOS, L. LANGBEHN, M. BRASSIOLO, D. CÁCERES, G. MERLINSKY, J. PARUELO, L. SEGHEZZO, L. STAIANO, M. TEXEIRA, J. N. VOLANTE & S. R. VERÓN. 2018. ¿Cuál es la situación de la Ley de Bosques en la Región Chaqueña a diez años de su sanción? Revisar su pasado para discutir su futuro. *Ecol. Austral* 28: 400-417.  
<https://doi.org/10.25260/EA.18.28.2.0.677>
- AGUILAR, R., L. ASHWORTH, L. GALETTO & M. A. AIZEN. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecol. Lett.* 9: 968-980.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x>
- AGUILAR, R., A. CALVIÑO, L. ASHWORTH, N. AGUIRRE-ACOSTA, L. M. CARBONE, G. ALBRIEU-LLINÁS, M. NOLASCO, A. GHILARDI & L. CAGNOLO. 2018. Unprecedented plant species loss after a decade in fragmented subtropical Chaco Serrano forests. *PLoS ONE* 13: e0206738.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206738>
- ALINARI, J. 2017. *¿Puede el fuego limitar la distribución altitudinal de las principales especies del Bosque Serrano de la Provincia de Córdoba?* Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- ALINARI, J., A. R. VON MÜLLER & D. RENISON. 2015. The contribution of fire damage to restricting high mountain *Polylepis australis* forests to ravines: Insights from an un-replicated comparison. *Ecol. Austral* 25:11-18.  
<https://doi.org/10.25260/EA.15.25.1.0.53>
- ALINARI, J., A. M. CINGOLANI, A. R. VON MÜLLER & M. CABIDO. 2019. El tamaño de los individuos y el microambiente afectan el daño por fuego y la supervivencia en árboles del Chaco Serrano. *Ecol. Austral* 29: 272-284.  
<https://doi.org/10.25260/EA.19.29.2.0.841>
- ALTRICHTER, M., M. KUFNER, L. GIRAUDO, G. GAVIER-PIZARRO; D. TAMBURINI, M. SIRONI & L. ARGUELLO. 2004. Small mammal communities of mountain forest and grassland in Sierra Chica, Cordoba, Argentina Comunidades de micromamíferos de bosque serrano y pastizal de altura en la Sierra Chica, Córdoba, Argentina. *Ecol. Appl.* 3: 122-127.  
<https://doi.org/10.21704/rea.v3i1-2.280>
- ARGAÑARAZ, J. P., G. GAVIER-PIZARRO, M. ZAK & L. M. BELLIS. 2015a. Fire regime, climate, and vegetation in the Sierras de Córdoba, Argentina. *Fire Ecol.* 11: 55-73.  
<https://doi.org/10.4996/fireecology.1101055>
- ARGAÑARAZ, J. P., G. GAVIER-PIZARRO, M. ZAK, M. A. LANDI & L. M. BELLIS. 2015b. Human and biophysical drivers of fires in Semiarid Chaco mountains of Central Argentina. *Sci. Total Environ.* 520: 1-12.  
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.02.081>
- ARGAÑARAZ, J. P., V. C. RADELOFF, A. BARMASSADA, G. GAVIER-PIZARRO, C. M. SCAVUZZO & L. M. BELLIS. 2017. Assessing wildfire exposure in the Wildland-Urban Interface area of the mountains of central Argentina. *J. Environ. Manage.* 196: 499-510.  
<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2017.03.058>
- ARGAÑARAZ, J. P., A. M. CINGOLANI, L. M. BELLIS & M. A. GIORGIS. 2020. Fire incidence along an elevation gradient in the mountains of central Argentina. *Ecol. Austral* 30: 268-281.  
<https://doi.org/10.25260/EA.20.30.2.0.1054>
- ARGIBAY, D. S. & D. RENISON. 2018. Efecto del fuego y la ganadería en bosques de *Polylepis australis* (Rosaceae) a lo largo de un gradiente altitudinal en las montañas del centro de la Argentina. *Bosque (Valdivia)* 39: 145-150.  
<https://doi.org/10.4067/S0717-92002018000100145>
- ARRIAGA J., R. C. TORRES & D. RENISON. 2021. Evaluación de una técnica de protección física en

- el éxito de establecimiento de dos especies leñosas nativas en zonas con hormigas cortadoras. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 56: 187-199.  
<https://doi.org/10.31055/1851.2372.v56.n2.32100>
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V., L. FAHRIG, M. TABARELLI, J. I. WATLING, L. TISCHENDORF, M. BENCHIMOL, E. CAZETTA, D. FARIA, I. R. LEAL, F. P. L. MELO, J. C. MORANTE-FILHO, B. A. SANTOS, R. ARASA-GISBERT, N. ARCEPEÑA, M. J. CERVANTES-LÓPEZ, S. CUDNEY-VALENZUELA, C. GALAN-ACEDO, M. SAN-JOSÉ, I. C. G. VIEIRA, J. W. FERRY SLIK, A. JUSTIN NOWAKOWSKI & T. TSCHARNTKE. 2020. Designing optimal human-modified landscapes For forest biodiversity conservation. *Ecol. Lett.* 23: 1404-1420. <https://doi.org/10.1111/ele.13535>
- BARCHUK A., F. R. BARRI, A. H. BRITOS, M. CABIDO, J. FERNÁNDEZ & D. TAMBURINI. 2010. Diagnóstico y perspectivas de los bosques en Córdoba. *Revista Hoy la Universidad* 4: 52-73.
- BERARDO., R., 2014. The evolution of self-organizing communication networks in high-risk social-ecological systems. *Int. J. Commons* 8: 236–258. <https://doi.org/10.18352/ijc.463>
- BOND, W. J., G. D. COOK & R. J. WILLIAMS. 2012. Which trees dominate in savannas? The escape hypothesis and eucalypts in northern Australia. *Austral Ecol.* 37: 678–685.  
<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2011.02343.x>
- BROOKS, T. M., R. A. MITTERMEIER, G. A. B. da FONSECA, J. GERLACH, M. HOFFMANN, J. F. LAMOREUX, C. G. MITTERMEIER, J. D. PILGRIM & A. S. L. RODRIGUES. 2006. Global Biodiversity Conservation Priorities. *Science* 313: 56-61.
- CABIDO, M., R. BREIMER & G. VEGA. 1987. Plant communities and associated soil types in a high plateau of the Córdoba mountains, central Argentina. *Mt. Res. Dev.* 7: 25-42.  
<https://doi.org/10.2307/3673322>
- CABIDO, M., G. FUNES, E. PUCHETA, F. VENDRAMINI & S. DÍAZ. 1998. A chorological analysis of the mountains from central Argentina. Is all what we call Sierra Chaco really Chaco? Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco: XII. *Candollea* 53: 321-331.
- CABIDO, M., S. R. ZEBALLOS, M. ZAK, M. L. CARRANZA, M. A. GIORGIS, J. J. CANTERO & A. T. R. ACOSTA. 2018. Native woody vegetation in central Argentina: Classification of Chaco and Espinal forests. *Appl. Veg. Sci.* 21: 298-311.  
<https://doi.org/10.1111/avsc.12369>
- CABRERA, A. L. 1976. *Regiones fitogeográficas argentinas*. Ed. ACME. Buenos Aires, Argentina.
- CABROL, D. A. & CÁCERES, D. M. 2017. Las disputas por los bienes comunes y su impacto en la apropiación de servicios ecosistémicos. La Ley de Protección de Bosques Nativos, en la Provincia de Córdoba, Argentina. *Ecol. Austral* 27: 134-145.  
<https://doi.org/10.25260/EA.17.27.1.1.273>
- CÁCERES, D. M., F. SILVETTI, S. DIAZ. 2016. The rocky path from policy-relevant science to policy implementation — a case study from the South American Chaco. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 19: 57-66. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2015.12.003>.
- CÁCERES, D. M., F. SILVETTI, G. FERRER, G. SOTO & C. BISIO. 2011. Agriculturización, conflicto social y vulnerabilidad campesina. En: LÓPEZ CASTRO, N. & G. PRIVIDERA (comp.). *Repensar la agricultura familiar. Aportes para desentrañar la complejidad agraria pampeana*, pp. 77-97. CICCUS, Buenos Aires.
- CANTERO, J. J., M. CABIDO, C. NÚÑEZ, L. PETRYNA, M. ZAK & M. ZOBEL. 2001. Clasificación de los pastizales de suelos sobre rocas metamórficas de las Sierras de Córdoba, Argentina. *Kurtziana* 29: 27-77.
- CANTERO, J. J., J. MULKO, C. NÚÑEZ, S. R. ZEBALLOS, J. A. SFRAGULLA, A. AMUCHASTEGUI, G. E. BARBOZA, F. CHIARINI, L. ARIZAESPINAR, A. A. BONALUMI & M. R. CABIDO. 2017. Heterogeneidad de la vegetación en ambientes basálticos del centro de Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 52: 153-183.  
<https://doi.org/10.31055/1851.2372.v52.n1.16916>
- CANTERO, J. J., C. O. NÚÑEZ, S. R. ZEBALLOS, J. SFRAGULLA, A. AMUCHÁSTEGUI, P. BRANDOLIN, A. BONALUMI & M. R. CABIDO. 2021. Vegetation and flora of marble outcrops and their nearby matrices in mountains of central Argentina. Rock chemistry also matters. *Flora* 274: 151757. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151757>
- CAPÓ, E. A., R. AGUILAR & D. RENISON. 2016. Livestock reduces juvenile tree growth of alien invasive species with a minimal effect on natives: a field experiment using exclosures. *Biol. Invasions* 18: 2943-2950.  
<https://doi.org/10.1007/s10530-016-1185-3>
- CARBONE, L. M. & R. AGUILAR. 2017. Fire frequency effects on soil and pollinators: what shapes sexual

- plant reproduction? *Plant Ecol.* 218: 1283-1297. <https://doi.org/10.1007/s11258-017-0768-0>
- CINGOLANI, A. M., D. RENISON, M. R. ZAK & M. R. CABIDO. 2004. Mapping vegetation in a heterogeneous mountain rangeland using Landsat data: an alternative method to define and classify land-cover units. *Rem. Sens. Environ.* 15: 84-97. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2004.05.008>
- CINGOLANI, A. M., M. CABIDO, D. E. GURVICH, D. RENISON & S. DÍAZ. 2007. Filtering processes in the assembly of plant communities: are species presence and abundance driven by the same traits? *J. Veg. Sci.* 18: 911-920. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02607.x>
- CINGOLANI, A., D. RENISON, P. TECCO, D. E. GURVICH & M. CABIDO, 2008. Predicting cover types in a mountain range with long evolutionary grazing history: a GIS approach. *J. Biogeogr.* 35: 538-551. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01807.x>
- CINGOLANI, A. M., M. R. CABIDO, D. RENISON & V. SOLÍS NEFFA. 2003. Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *J. Veg. Sci.* 14: 223-232. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02147.x>
- CINGOLANI, A. M., G. POSSE & M. B. COLLANTES. 2005. Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Tierra del Fuego steppes (Patagonia, Argentina). *J. Appl. Ecol.* 42: 50-59. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2004.00978.x>
- CINGOLANI, A. M., M. V. VAIERETTI, M. A. GIORGIS, N. LA TORRE, J. I. WHITWORTH-HULSE & D. RENISON. 2013. Can livestock and fires convert the sub-tropical mountain rangelands of central Argentina into a rocky desert? *Rangeland J.* 35: 285-297. <https://doi.org/10.1071/RJ12095>
- CINGOLANI, A. M., M. V. VAIERETTI, D. E. GURVICH, M. A. GIORGIS & M. CABIDO. 2010. Predicting alpha, beta and gamma plant diversity from physiognomic and physical indicators as a tool for ecosystem monitoring. *Biol. Conserv.* 143: 2570-2577. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.06.026>
- CINGOLANI, A. M., M. V. VAIERETTI, M. A. GIORGIS, M. POCA, P. A. TECCO & D. E. GURVICH. 2014. Can livestock grazing maintain landscape diversity and stability in an ecosystem that evolved with wild herbivores? *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 16: 143-153. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.04.002>
- CINGOLANI, A. M., M. POCA, M. A. GIORGIS, M. V. VAIERETTI, D. E. GURVICH, J. I. WHITWORTH-HULSE & D. RENISON. 2015. Water provisioning services in a seasonally dry subtropical mountain: Identifying priority landscapes for conservation. *J. Hydrol.* 525: 178-187. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2015.03.041>
- CINGOLANI, A. M., I. BARBERÁ, D. RENISON & F. R. BARRI. 2016. Can persuasive and demonstrative messages to visitors reduce littering in river beaches? *Waste Manage.* 58: 34-40. <https://doi.org/10.1016/j.wasman.2016.08.028>
- COLLADON, L. & I. Pazos, 2014. *Anuario pluviométrico 1992-2012. Cuenca del Río San Antonio, Sistema del Río Suquia, Provincia de Córdoba.* Córdoba, Argentina: Instituto Nacional del Agua y del Ambiente (INA) y Centro de Investigaciones de la Región Semiárida (CIRSA).
- COLLADON, L. 2018. *Anuario pluviométrico 2012/13-2016/17, cuenca del Río San Antonio.* Informe interno del CIRSA, Instituto Nacional del Agua.
- CONGALTON, R. G. & K. GREEN. 1999. *Assessing the accuracy of remotely sensed data: principles and practices.* Lewis Publishers, Boca Raton, FL.
- DEMAIO, P. H., M. MEDINA y U. KARLIN. 2002. *Árboles nativos del centro de Argentina.* Editorial L.O.L.A., Literatura de Latino América, Córdoba.
- DÍAZ, S., U. PASCUAL, M. STENSEKE, B. MARTÍN LÓPEZ, R. T. WATSON, Z. MOLNÁR, R. HILL, K. M. A. CHAN, I. A. BASTE, K. A. BRAUMAN, S. POLASKY, A. CHURCH, M. LONSDALE, A. LARIGAUDERIE, P. W. LEADLEY, A. P. E. VAN OUDENHOVEN, F. VAN DER PLAAT, M. SCHRÖTER, S. LAVOREL, Y. AUMEERUDDY-THOMAS, E. BUKVAREVA, K. DAVIES, S. DEMISSEW, G. ERPUL, P. FAILLER, C. A. GUERRA, C. L. HEWITT, H. KEUNE, S. LINDLEY, Y. SHIRAYAMA. 2018. Assessing nature's contributions to people. *Science* 359: 270-272. <https://doi.org/10.1126/science.aap8826>
- ELLIS, E. C. & N. RAMANKUTTI. 2008. Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. *Front. Ecol. Environ.* 6(8): 439-447. <https://doi.org/10.1890/070062>
- ERDAS. 1995. *ERDAS field guide.* 3rd ed. ERDAS, Atlanta.
- EVA, H. D, A. S. BELWARD, E. E. DE MIRANDA, C. M. DI BELLA, V. GOND, O. HUBER, S. J. M. Sgrenzaroli & S. Fritz. 2004. A land cover map of South America. *Glob. Change Biol.* 10: 731-744. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2003.00774.x>

## A. M. Cingolani *et al.* - Mapa de vegetación de las montañas de Córdoba

- FICK, S. E. & R. J. HIJMANS. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas: new climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 37: 4302-4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- FUNES, G. & M. CABIDO. 1995. Variabilidad local y regional de la vegetación rupícola de las Sierras Grandes de Córdoba, Argentina. *Kurtziana* 24: 173-173.
- GARCÍA, C., D. RENISON, A. M. CINGOLANI & E. FERNÁNDEZ-JURICIC. 2008. Avifaunal changes as a consequence of large-scale livestock exclusion in the mountains of Central Argentina. *J. Appl. Ecol.* 45: 351-360. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01388.x>.
- GARIBALDI, L. A., F. J. ODDI, F. E. MIGUEZ, I. BARTOMEUS, M. C. ORR, E. G. JOBBÁGY, C. KREMEN, L. A. SCHULTE, A. C. HUGHES, C. BAGNATO, G. ABRAMSON, P. BRIDGEWATER, D. GOMEZ CARELLA, S. DÍAZ, L. V. DICKS, E. C. ELLIS, M. GOLDENBERG, C. A. HUAYLLA, M. KUPERMAN, H. LOCKE, Z. MEHRABI, F. SANTIBAÑEZ, C. D. ZHU. 2021. Working landscapes need at least 20% native habitat. *Conserv. Lett.* 14: e12773. <https://doi.org/10.1111/conl.12773>
- GAVIER, G. I. & E. H. BUCHER. 2004. *Deforestación de las Sierras Chicas de Córdoba (Argentina) en el período 1970-1997*. Academia Nacional de Ciencias. Miscelánea N° 101.
- GAVIER-PIZARRO, G. I., V. C. RADELOFF, S. I. STEWART, C. D. HUEBNER & N. S. KEULER. 2010. Housing is positively associated with invasive exotic plant species richness in New England, USA. *Ecol. Appl.* 20: 1913-1925. <https://doi.org/10.1890/09-2168.1>
- GAVIER-PIZARRO, G. I., T. KUEMMERLE, L. E. HOYOS, S. I. STEWART, C. D. HUEBNER, N. S. KEULER, V. C. RADELOFF. 2012. Monitoring the invasion of an exotic tree (*Ligustrum lucidum*) from 1983 to 2006 with Landsat TM/ETM+ satellite data and support vector machines in Córdoba, Argentina. *Remote Sens Environ.* 122: 134-145. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2011.09.023>
- GIORGIS, M. A. & P. A. TECCO. 2014. Invasive alien trees and shrubs in Córdoba province (Argentina): a contribution to the systematization of global bases. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 49: 581-603.
- GIORGIS, M. A., A. M. CINGOLANI, D. E. GURVICH, P. A. TECCO, J. CHIAPPELLA, F. CHIARINI & M. CABIDO. 2017. Changes in floristic composition and physiognomy are decoupled along elevation gradients in central Argentina. *Appl. Veg. Sci.* 20: 558-571. <https://doi.org/10.1111/avsc.12324>
- GIORGIS, M. A., A. M. CINGOLANI, F. CHIARINI, J. CHIAPPELLA, G. BARBOZA, L. ARIZA ESPINAR, R. MORERO, D. E. GURVICH, P. A. TECCO, R. SUBILS & M. CABIDO. 2011a. Composición florística del Bosque Chaqueño Serrano de la provincia de Córdoba, Argentina. *Kurtziana* 36: 9-43.
- GIORGIS, M. A., A. M. CINGOLANI, P. A. TECCO, M. CABIDO, M. POCA & H. VON WEHRDEN. 2016. Testing alien plant distribution and habitat invasibility in mountain ecosystems: growth form matters. *Biol. Invasions* 18: 2017-2028. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1148-8>
- GIORGIS, M. A., A. M. CINGOLANI, I. TEICH & D. RENISON. 2010. Do *Polylepis australis* trees tolerate herbivory? Seasonal patterns of biomass production and its consumption by livestock. *Plant Ecol.* 207: 307-319. <https://doi.org/10.1007/s11258-009-9674-4>
- GIORGIS, M., A. M. CINGOLANI, I. TEICH & M. POCA. 2020. Can livestock coexist with *Polylepis australis* forests in mountains of central Argentina? Setting thresholds for a land sharing landscape. *Forest Ecol. Manag.* 457: 117728. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117728>
- GIORGIS, M. A., P. A. TECCO, A. M. CINGOLANI, D. RENISON, P. MARCORA & V. PAIARO. 2011b. Factors associated with woody alien species distribution in a newly invaded mountain system of central Argentina. *Biol. Invasions* 13: 1423-1434. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9900-y>
- GIORGIS, M. A., M. CABIDO & A. M. CINGOLANI. 2011c. *Caracterización florística y estructural del Bosque Chaqueño Serrano*. Editorial Académica Española (EAE).
- GIORGIS, M. A., A. M. CINGOLANI & M. CABIDO. 2013. El efecto del fuego y las características topográficas sobre la vegetación y las propiedades del suelo en la zona de transición entre bosques y pastizales de las sierras de Córdoba, Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 48: 493-513. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v48.n3-4.7555>
- GIORGIS, M. A., M. V. PALCHETTI, R. MORERO, M. CABIDO, J. O. CHIAPPELLA & A. M. CINGOLANI. 2021a. Flora vascular de las montañas de Córdoba (Argentina): características y distribución de las especies a través del gradiente altitudinal. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 56: 327-345. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v56.n3.30355>

- GIORGIS, M. A., S. R. ZEBALLOS, L. CARBONE, H. ZIMMERMANN, H. VON WEHRDEN, R. AGUILAR, A. E. FERRERAS, P. A. TECCO, E. KOWALJOW, F. BARRI, D. E. GURVICH, P. VILLAGRA & P. JAUREGUIBERRY. 2021b. A review of fire effects across South American ecosystems: the role of climate and time since fire. *Fire Ecol.* 17: 11. <https://doi.org/10.1186/s42408-021-00100-9>
- GOOGLE EARTH. 2019. Google Earth Pro version 7.3. Google Inc., Mountain View, CA, USA. Disponible en: <http://www.google.com/earth/> [Acceso: 2008-2021].
- GURVICH, D. E. & F. VILLEGAS. 2020. Asociaciones entre las coberturas del suelo y las comunidades de aves en las Sierras Chicas de Córdoba (Argentina). *Historia Natural* 10: 85-101.
- GURVICH, D. E., L. ENRICO & A. M. CINGOLANI. 2005. Linking plant functional traits with postfire sprouting vigour in woody species in central Argentina. *Austral Ecol.* 30: 789–796. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2005.01522.x>
- GURVICH, D. E., M. A. GIORGIS & A. M. CINGOLANI. 2008. Biología, ecología y conservación de cactus globulares en las Sierras de Córdoba, Argentina. *Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas* 5: 9-12.
- HAIDER, S, C. KUEFFER, H. BRUELHEIDE, T. SEIPEL, J. M. ALEXANDER, L. J. REW, J. R. AREVALO, L. A. CAVIERES, K. L. MCDOUGAL, A. MILBAU, B. J. NAYLOR, K. SPEZIALE & A. PAUCHARD. 2018. Mountain roads and non-native species modify elevational patterns of plant diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27: 667-678. <https://doi.org/10.1111/geb.12727>
- HEIL, L., E. FERNÁNDEZ-JURICIC, D. RENISON, A. M. CINGOLANI & D. T. BLUMSTEIN. 2007. Avian responses to tourism in the biogeographically isolated high Córdoba Mountains, Argentina. *Biodivers. Conserv.* 16: 1009-1026. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6320-6\\_12](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6320-6_12)
- HEMPSON, G.P., S. ARCHIBALD, W. J. BOND, R. P. ELLIS, C. C. GRANT, F. J. KRUGER, L. M. KRUGER, C. MOXLEY, N. OWEN-SMITH, M. J. S. PEEL, I. P. J. SMIT & K. J. VICKERS. 2015. Ecology of grazing lawns in Africa. *Biol. Rev.* 90: 979-994. <https://doi.org/10.1111/brv.12145>
- HERRERO, M. L., R. C. TORRES & D. RENISON. 2015. Do Wildfires Promote Woody Species Invasion in a Fire-Adapted Ecosystem? Post-fire Resprouting of Native and Non-native Woody Plants in Central Argentina. *Environ. Manage.* 57: 308-317. <https://doi.org/10.1007/s00267-015-0616-8>
- HOYOS, L. E., G. I. GAVIER-PIZARRO, T. KUEMMERLE, E. H. BUCHER, V. C. RADELOFF & P. A. TECCO. 2010. Invasion of glossy privet (*Ligustrum lucidum*) and native forest loss in the Sierras Chicas of Córdoba, Argentina. *Biol. Invasions* 12: 3261-3275. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9720-0>
- HOYOS, L. E., A. M. CINGOLANI, M. R. ZAK, M. V. VAIERETTI, D. E. GORLA & M. R. CABIDO. 2013. Deforestation and precipitation patterns in the arid Chaco forests of central Argentina. *Appl. Veg. Sci.* 16: 260-271. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2012.01218.x>
- IDECOR. 2017-2018. Grupo temático coberturas del suelo. Disponible en: <https://www.mapascordoba.gob.ar/#/mapas> . [Acceso: 2 agosto 2021].
- IPBES. 2019. Summary for policy makers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. DÍAZ, S., J. SETTELE, E. S. BRONDIZIO, H. T. NGO, M. GUEZE, J. AGARD, A. ARNETH, P. BALVANERA, K. A. BRAUMAN, S. H. M. BUTCHART, K. M. A. CHAN, L. A. GARIBALDI, K. ICHII, J. LIU, S. M. SUBRAMANIAN, G. F. MIDGLEY, P. MILOSLAVICH, Z. MOLNÁR, D. OBURA, A. PFAFF, S. POLASKY, A. PURVIS, J. RAZZAQUE, B. REYERS, R. ROY CHOWDHURY, Y. J. SHIN, I. J. VISSEREN-HAMAKERS, K. J. WILLIS & C. N. ZAYAS (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3553579>
- JAACKS, G. 2017. *Evaluación de una técnica contra hormigas para el proyecto de reforestación en el Parque Nacional Quebrada del Condorito*. Tesis de maestría. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- JOBBÁGY, E. G., A. ACOSTA & M. D. NOSETTO. 2013. Rendimiento hídrico en cuencas primarias bajo pastizales y plantaciones de pino de las sierras de Córdoba (Argentina). *Ecol. Austral* 23: 87-96. <https://doi.org/10.25260/EA.13.23.2.0.1164>
- KARLIN, M. S., S. A. ARNULPHI & J. R. BERNASCONI SALAZAR. 2021. Mid-term changes in the physiognomy of plant communities and functional plant groups define successional pathways of mountain vegetation in the province of Córdoba (Argentina). *Folia Oecol.* 48: 1. <https://doi.org/10.2478/foecol-2021-0002>

## A. M. Cingolani *et al.* - Mapa de vegetación de las montañas de Córdoba

- KÖRNER, C. & J. PAULSEN. 2004. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *J. Biogeogr.* 31: 713-732.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2003.01043.x>
- KÖRNER, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends Ecol. Evol.* 22: 569-574.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- KÖRNER, C. 2004. Mountain biodiversity, its causes and function. *AMBIO* 33: 11-17.  
<https://doi.org/10.1007/0044-7447-33.sp13.11>
- KÖRNER, C. 2020. Mountain biodiversity, its causes and function: an overview. In: KÖRNER, C. & E. M. SPEHN (eds.). *Mountain Biodiversity*, pp. 3-20. Routledge Library Editions: Ecology. New York.  
<https://doi.org/10.4324/9780429342585-1>
- KÖRNER, C, E. M. SPEHN & J. PAULSEN. 2011. A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data. *Alp. Bot.* 121: 73-78.  
<https://doi.org/10.1007/s00035-011-0094-4>
- KOWALJOW, E., M. S. MORALES, J. I. WHITWRTH-HULSE, S. R. ZEBALLOS, M. A. GIORGIS, M. RODRÍGUEZ CATÓN & D. E. GURVICH. 2019. A 55-year-old natural experiment gives evidence of the effects of changes in fire frequency on ecosystem properties in a seasonal subtropical dry forest. *Land Degrad. Dev.* 30: 266-277.  
<https://doi.org/10.1002/ldr.3219>
- KURTZ, F. 1904. Flora de Córdoba. In: RÍO, M. E. & L. ACHÁVAL (eds.), *Geografía de la Provincia de Córdoba*, vol. 1, pp. 270-343. Compañía Sudamericana de Billetes de Banco, Buenos Aires, Argentina.
- LAMB, D. & D. GILMOUR. 2003. *Rehabilitation and restoration of degraded Forests*. IUCN, Gland, CH and Cambridge, UK and WWF, Gland, CH.
- LANZA, M. G., M. P. CHARTIER & P. I. MARCORA. 2018. Relación clima-crecimiento radial de *Polylepis australis* en un gradiente altitudinal en las Sierras Grandes de Córdoba, Argentina. *Ecol. Austral* 28: 278-290. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.1.620>
- LESCANO, J. N., J. NORI, E. VERGA, F. ROBINO, A. BONINO, D. MILOCH, N. RÍOS & G. C. LEYNAUD. 2015. Anfibios de las Sierras Pampeanas Centrales de Argentina: diversidad y distribución altitudinal. *Cuad. Herpetol.* 29: 103-115.
- LIPOMA, M. L., D. E. GURVICH, C. URCELAY & S. DÍAZ. 2016. Plant community resilience in the face of fire: experimental evidence from a semi-arid shrubland. *Austral Ecol.* 41: 501-511.  
<https://doi.org/10.1111/aec.12336>
- LUGO, A.E. 2020. Effects of Extreme Disturbance Events: From Ecesis to Social-Ecological-Technological Systems. *Ecosystems* 23: 1726-1747.  
<https://doi.org/10.1007/s10021-020-00491-x>
- LUTI, R., M. A. BERTRÁN DE SOLÍS, M. F. Galera, N. MÜLLER DE FERREIRA, M. BERZAL, M NORES, M. A. HERRERA & J. C. BARRERA. 1979. Vegetación. En: VÁZQUEZ, J. B., R. A. MIATELLO & M. E. ROQUÉ (eds.), *Geografía Física de la Provincia de Córdoba*, pp. 297-368. Editorial Boldt, Buenos Aires, Argentina.
- MARCORA, P., I. HENSEN, D. RENISON, P. SELTMANN & K. WESCHE. 2008. The performance of *Polylepis australis* trees along their entire altitudinal range: implications of climate change for their conservation. *Divers. Distrib.* 14: 630-636.  
<https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00455.x>
- MARCORA, P. I., D. RENISON, A. I. PAÍS-BOSCH, M. R. CABIDO & P. A. TECCO. 2013. The effect of altitude and grazing on seedling establishment of woody species in central Argentina. *Forest Ecol. Manag.* 291: 300-307.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.11.030>
- MARCORA, P. I., A. E. FERRERAS, S. R. ZEBALLOS, G. FUNES, S. LONGO, C. URCELAY & P. A. TECCO. 2018. Context-dependent effects of fire and browsing on woody alien invasion in mountain ecosystems. *Oecol.* 188: 479-490.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-018-4227-y>
- MARTÍNEZ, G. A., M. D. ARANA, A. J. OGGERO & E. S. NATALE. 2017. Biogeographical relationships and new regionalization of high-altitude grasslands and woodlands of the central Pampean Ranges (Argentina) based on vascular plants and vertebrates. *Aust. Syst. Bot.* 29: 473-488.  
<https://doi.org/10.1071/SB16046>
- MARTINO, R. D., A. B. GUERESCHI & A. C. MONTERO. 2016. Reactivation, inversion and basement faulting and thrusting in the Sierras Pampeanas of Córdoba (Argentina) during Andean flat-slab deformation. *Geol. Mag.* 153: 962-991.  
<https://doi.org/10.1017/S0016756816000339>
- MATEODO, M, S. WIPF, V. STÖCKLY, V. RIXEN & P. VITTOZ. 2013. Elevation gradient of successful plant traits for colonizing alpine summits under climate change. *Environ. Res. Lett.* 8: 024043.  
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/2/024043>
- MENGIST, W., T. SOROMESSA & G. LEGESE. 2020. Ecosystem services research in mountainous regions:

- A systematic literature review on current knowledge and research gaps. *Sci. Total Environ.* 702: 134581. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134581>
- MILANI, T., E. G. JOBBÁGY, M. A. NUÑEZ, M. E. FERRERO, G. BALDI & F. P. TESTE. 2020. Stealth invasions on the rise: rapid long-distance establishment of exotic pines in mountain grasslands of Argentina. *Biol. Invasions* 22: 2989-3001. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02303-8>
- NATALE, E., G. MARTÍNEZ, M. ARANA & A. OGGERO. 2020. Caracterización y estado de conservación de la vegetación del extremo sur de las Sierras de Comechingones (Córdoba, Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 55: 253-271. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v55.n2.25530>
- NORUŠIS, M. J. 1992. *SPSS for Windows base system user's guide. Release 5.0.* Chicago: SPSS.
- OYARZABAL, M., J. CLAVIJO, L. OAKLEY, F. BIGANZOLI, P. TOGNETTI, I. BARBERIS, H. M. MATURO, R. ARAGÓN, P. I. CAMPANELLO, D. PRADO, M. OESTERHELD & R. J. C. LEÓN. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecol. Austral* 28: 40-63. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>
- PAIS-BOSCH, A. I., P. A. TECCO, G. FUNES & M. CABIDO. 2012. Efecto de la temperatura en la regeneración de especies leñosas del Chaco Serrano e implicancias en la distribución actual y potencial de bosques. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 47: 401-410.
- PALACIO-PRIETO, J. L., M. T. SÁNCHEZ-SALAZAR, J. M. CASADO IZQUIERDO, E. PROPIN FREJOMIL, J. DELGADO CAMPOS, A. VELÁZQUEZ MONTES, L. CHIAS BECERRIL, M. I. ORTIZ ÁLVAREZ, J. GONZÁLEZ SÁNCHEZ, G. NEGRETE FERNÁNDEZ, J. G. MORALES & R. MÁRQUEZ HUITZIL. 2004. *Indicadores para la caracterización y ordenamiento del territorio.* Secretaría de Ambiente y Recursos Naturales. Instituto Nacional de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- PARUELO, J. M., E. G. JOBBÁGY & P. LATERRA. 2014. Bases conceptuales del ordenamiento territorial rural. En: PARUELO, J. M., E. G. JOBBÁGY, P. LATERRA, H. DIEGUEZ, M. A. GARCÍA COLLAZO & A. PANIZZA (eds.), *Ordenamiento Territorial Rural. Conceptos, métodos y experiencias*, pp. 10-31. Universidad de Buenos Aires, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. Buenos Aires, Argentina.
- PAUCHARD, A., A. MILBAU, A. ALBIHN, J. ALEXANDER, T. BURGESS, C. DAEHLER, G. ENGLUND, F. ESSL, B. EVENGÅRD, G. B. GREENWOOD, S. HAIDER, J. LENOIR, K. MCDOUGALL, E. MUTHS, M. A. NUÑEZ, J. OLOFSSON, L. PELLISSIER, W. RABITSCH, L. J. REW, M. ROBERTSON, N. SANDERS & C. KUEFFER. 2016. Non-native and native organisms moving into high elevation and high latitude ecosystems in an era of climate change: new challenges for ecology and conservation. *Biol. Invasions* 18: 345-353. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-1025-x>
- PERRIGO, A., C. HOORN & A. ANTONELLI. 2020. Why mountains matter for biodiversity. *J. Biogeogr.* 47: 315-325. <https://doi.org/10.1111/jbi.13731>
- PINTO, F. A. S., A. P. CLEVENGER & C. GRILO. 2020. Effects of roads on terrestrial vertebrate species in Latin America. *Environ. Impact Assess. Rev.* 81: 106337. <https://doi.org/10.1016/j.eiar.2019.106337>
- QGIS Development Team, 2015. *QGIS 2.8.1. Geographic Information System.* Open Source Geospatial Foundation Project.
- RAHBEK, C., M. K. BORREGAARD, R. K. COLWELL, B. O. DALSGAARD, B. G. HOLT, N. MORUETA-HOLME, D. NOGUES-BRAVO, R. J. WHITTAKER & J. FJELDSA. 2019. Humboldt's enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity? *Science* 365: 1108-1113. <https://doi.org/10.1126/science.aax0149>
- RENISON, D., I. HENSEN & R. SUAREZ. 2011. Landscape structural complexity of high-mountain *Polylepis australis* forests: a new aspect of restoration goals. *Restor. Ecol.* 19: 390-398. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00555.x>
- RENISON, D., M. P. CHARTIER, M. MENGHI, P. I. MARCORA, R. C. TORRES, M. GIORGIS & A. M. CINGOLANI. 2015. Spatial variation in tree demography associated to domestic herbivores and topography: Insights from a seeding and planting experiment. *Forest Ecol. Manag.* 335: 139-146. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.09.036>
- RENISON, D., A. M. CINGOLANI & D. SCHINNER. 2002b. Optimizing restoration of *Polylepis australis* woodlands: when, where and how to transplant seedlings to the mountains. *Ecotropica* 8: 219-224.
- RENISON, D., A. M. CINGOLANI & R. SUAREZ. 2002a. Efectos del fuego sobre un bosquecillo de *Polylepis australis* (Rosaceae) en las montañas de Córdoba, Argentina. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 75: 719-727. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2002000400007>

## A. M. Cingolani *et al.* - Mapa de vegetación de las montañas de Córdoba

- RENISON, D., A. M. CINGOLANI, R. SUÁREZ, E. MENOYO, C. COUTSIERS, A. SOBRAL & I. HENSEN. 2005. The restoration of degraded mountain woodlands: effects of seed provenance and microsite characteristics on *Polylepis australis* seedling survival and growth in central Argentina. *Restor. Ecol.* 11: 129-137.  
<https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2005.00015.x>
- RENISON, D., I. HENSEN, R. SUÁREZ & A. M. CINGOLANI. 2006. Cover and growth habit of *Polylepis* woodlands and shrublands in the mountains of central Argentina: human or environmental influence? *J. Biogeog.* 33: 876-887.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01455.x>
- RENISON, D., M. L. HERRERO, R. TORRES, R. SUAREZ, P. FRIEDLANDER, S. E. NAVARRO RAMOS, F. BARRI & A. M. CINGOLANI. 2016. El rol de los voluntariados en la restauración ecológica del centro argentino (Capítulo 3). En: CECCON, E. & D. PÉREZ (eds.), *Más allá de la ecología de la restauración: perspectivas sociales en América Latina y el Caribe*, pp. 57-76. Vázquez Manzini Editores, Buenos Aires, Argentina.
- RENISON, D., I. HENSEN, R. SUAREZ, A. M. CINGOLANI, P. MARCORA & M. A. GIORGIS. 2010. Soil conservation in *Polylepis* mountain forests of Central Argentina: Is livestock reducing our natural capital? *Austral Ecol.* 35: 435-443.  
<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.02055.x>
- RICHARDSON, D. M., C. HUI, M. A. NUÑEZ & A. PAUCHARD. 2014. Tree invasions: patterns, processes, challenges and opportunities. *Biol. Invasions* 16: 473-481.  
<https://doi.org/10.1007/s10530-013-0606-9>
- REJMÁNEK, M. & D. M. RICHARDSON. 2013. Trees and shrubs as invasive alien species-2013 update of the global database. *Divers. Distrib.* 19: 1093-1094.  
<https://doi.org/10.1111/ddi.12075>
- ROBLEDO, G. L. & D. RENISON. 2010. Wood-decaying polypores in the mountains of central Argentina in relation to *Polylepis* forest structure and altitude. *Fungal Ecol.* 3: 178-184.  
<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2009.10.003>
- RODRIGUEZ, J. M., D. RENISON, E. FILIPPINI & C. ESTRABOU. 2017. Small shifts in microsite occupation could mitigate climate change consequences for mountain top endemics: a test analyzing saxicolous lichen distribution patterns. *Biodivers. Conserv.* 26: 1199-1215.
- SACCHI, L. V., P. A. POWLL, N. I. GASPARRI & R. GRAU. 2017. Air quality loss in urban centers of the Argentinean Dry Chaco: Wind and dust control as two scientifically neglected ecosystem services. *Ecosyst. Serv.* 24: 234-240.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2017.03.006>
- SPARACINO, J., D. RENISON, A. M. DEVEGILI & R. SUÁREZ. 2019. Wind protection rather than soil water availability contributes to the restriction of high-mountain forest to ravines. *New For.* 51:101-117. <https://doi.org/10.1007/s11056-019-09722-z>
- TANG, Z., Z. WANG, C. ZHENG & J. FANG. 2006. Biodiversity in China's mountains. *Front. Ecol. Environ.* 4: 347-352. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2006\)004\[0347:BICM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)004[0347:BICM]2.0.CO;2)
- TECCO, P. A., A. I. PAIS BOSCH, G. FUNES, P. MARCORA, S. R. ZEBALLOS, M. CABIDO & C. URCELAY. 2016. Mountain invasions on the way: are there climatic constraints for the expansion of alien woody species along an elevation gradient in Argentina? *J. Plant Ecol.* 9: 380-392.  
<https://doi.org/10.1093/jpe/rtv064>
- TEICH, I., A. M. CINGOLANI, D. RENISON, I. HENSEN & M. A. GIORGIS. 2005. Do domestic herbivores retard *Polylepis australis* woodland recovery in the mountains of Córdoba, Argentina? *Forest Ecol. Manag.* 219: 229-241.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.08.048>
- TEPLEY, A. J., E. THOMANN, T. T. VEBLEN, G. L. W. PERRY, A. HOLZ, J. PARITSIS, T. KITZBERBER & K. J. ANDERSON-TEIXEIRA. 2018. Influences of fire-vegetation feedbacks and post-fire recovery rates on forest landscape vulnerability to altered fire regimes. *J. Ecol.* 106:1925-1940.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12950>
- TORRES, R. C. & D. RENISON. 2015. Effects of vegetation and herbivores on regeneration of two tree species in a seasonally dry forest. *J. Arid Environ.* 121: 59-66.  
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.05.002>
- TORRES, R. C. & D. RENISON. 2016. Indirect facilitation becomes stronger with seedling age in a degraded seasonally dry forest. *Acta Oecol.* 70:138-143. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2015.12.006>
- TORRES, R. C., D. RENISON, I. HENSEN, R. SUAREZ & L. ENRICO. 2008. *Polylepis australis*' regeneration niche in relation to seed dispersal, site characteristics and livestock density. *Forest Ecol. Manag.* 254: 255-260.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.08.007>

- TORRES, R. C., M. A. GIORGIS, C. TRILLO, L. VOLKMAN, P. DEMAIO, J. HEREDIA & D. RENISON. 2014. Post-fire recovery occurs overwhelmingly by resprouting in the Chaco Serrano forest of Central Argentina: Post-fire tree regeneration. *Austral Ecol.* 39:346-354. <https://doi.org/10.1111/aec.12084>
- VAIERETTI, M. V., G. CONTI, M. POCA, E. KOWALJOW, L. GORNÉ, G. BERTONE, A. M. CINGOLANI & N. PÉREZ-HARGUINDEGUY. 2021. Plant and soil carbon stocks in different grassland patches maintained by extensive grazing in the highlands of central Argentina. *Austral Ecol.* 46: 374-386. <https://doi.org/10.1111/aec.12992>
- VALLEJOS, M., G.H. CAMBA SANS, S. AGUIAR, M.E. MASTRÁNGELO & J. M. PARUELO. 2018. The law is spider's web: An assessment of illegal deforestation in the Argentine Dry Chaco ten years after the enactment of the "Forest Law". *Environ. Dev.* 38: 100611. <https://doi.org/10.1016/j.envdev.2021.100611>
- VERA, F. C. 2016. *Crecimiento radial de Lithraea molleoides en relación con la altitud y con las características del micrositio en el Bosque Serrano de Córdoba*. Tesis de Grado, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- VIVIROLI, D., M. KUMMU, M. MEYBECK, M. KALLIO & Y. Wada 2020. Increasing dependence of lowland populations on mountain water resources. *Nat. Sustain.* 3: 917–928. <https://doi.org/10.1038/s41893-020-0559-9>
- VON MÜLLER A. R., D. RENISON & A. M. CINGOLANI. 2017. Cattle landscape selectivity is influenced by ecological and management factors in a heterogeneous mountain rangeland. *Rangeland J.* 39: 1-14. <https://doi.org/10.1071/RJ15114>
- ZAK, M. R. & M. CABIDO. 2002. Spatial patterns of the Chaco vegetation of central Argentina: Integration of remote sensing and phytosociology. *Appl. Veg. Sci.* 5: 213– 226. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2002.tb00551.x>
- ZAK, M.R., J. J. CANTERO, L. HOYOS, C. NÚÑEZ & M. Cabido. 2019. Vegetación. En: GIAYETTO, O. & M. R. ZAK (eds.), *Hacia el ordenamiento territorial de la provincia de Córdoba. Bases ambientales*, pp. 55-91. Córdoba: Báez Ediciones.
- ZALLES, V., M. C. HANSEN, P. V. POTAPOV, D. PARKER, S. V. STEHMAN, A. H. PICKENS, L. L. PARENTE, L. G. FERREIRA, X. P. SONG, A. HERNANDEZ-SERNA & I. KOMMAREDDY. 2021. Rapid expansion of human impact on natural land in South America since 1985. *Sci. Adv.* 7: eabg1620. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abg1620>
- ZEBALLOS, S. R., M. A. GIORGIS, M. R. CABIDO, A. T. R. ACOSTA, M. R. IGLESIAS & J. J. CANTERO. 2020. The lowland seasonally dry subtropical forests in central Argentina: vegetation types and a call for conservation. *Veg. Classif. Surv.* 1: 87–102. <https://doi.org/10.3897/VCS/2020/38013>
- ZIMMERMANN, H. D. RENISON, I. LEYER & I. HENSEN. 2009. Do we need livestock grazing to promote *Polylepis australis* tree recruitment in the Central Argentinean Mountains? *Ecol. Restor.* 24: 1075–1081. <https://doi.org/10.1007/s11284-009-0585-6>

## APÉNDICE 1. Precisión del mapa preliminar.

Tabla A1.1. Matriz de confusión entre las 14 unidades<sup>1</sup> espectrales del mapa preliminar y las 14 unidades de vegetación<sup>1</sup> según el criterio de campo ("verdad de campo). Los números en la primera línea de cada celda indican la cantidad de parcelas control incluidas en cada combinación. Al final de cada fila se indica la cantidad total de parcelas incluidas en cada unidad según un criterio espectral, y en la última columna la precisión del usuario (%). Al final de cada columna se indica la cantidad de parcelas incluidas en cada unidad de vegetación según el criterio de campo, y en la última fila la precisión del productor (%). En las diagonales, los números entre paréntesis indican el promedio entre la precisión del productor y la precisión del usuario para cada unidad. Para el resto de las combinaciones (fuera de la diagonal), el número entre paréntesis es el promedio entre el error del productor para la clase de vegetación que está en la columna (porcentaje de parcelas en la celda en relación al total de la columna) y el error del usuario para la clase que está en la fila (porcentaje de parcelas en la casilla en relación al total de la fila). Al final de la última fila y de la última columna se indican la precisión general del productor y del usuario, respectivamente. En la última celda, la precisión general del mapa, que es la proporción (%) de parcelas en las que ambos criterios coinciden (diagonales) en relación al total relevado (340).

Tabla A1.2. Confusión general para cada par de unidades de vegetación<sup>1</sup> en orden desde el par que tuvo la mayor confusión hasta el par que tuvo la menor confusión. Los pares que no figuran en la tabla, no mostraron confusión entre las unidades que los conforman. La confusión general se calculó como el promedio entre los dos errores para el productor y los dos errores para el usuario.

Tabla A1.3. Matriz de confusión de la clase cultivos y clases no cultivadas del mapa (tanto preliminar como final), con las mismas dos categorías según lo observado en el Google Earth, que tomamos como "verdad de campo". Esta matriz se debe interpretar igual que la matriz presentada en la Tabla A1.1.

<sup>1</sup>Unidades de vegetación: A Bosque nativo serrano, B Bosque nativo subandino, C Bosque exótico, D Matorral serrano cerrado, E Matorral serrano abierto, F Matorral subandino, G Pajonal fino con arbustos, H Pajonal fino sin arbustos, I Pajonal grueso, J Césped, K Pastizal arbustivo ralo, L Pastizal con roca, M Afloramiento con pedregal, N Pavimento de erosión.

A. M. Cingolani *et al.* - Mapa de vegetación de las montañas de Córdoba (Apéndices)

Tabla A1.1.

Mapa	Unidades de vegetación según criterio de campo ("verdad de campo")														Total	Precisión usuario (%)
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N		
A	<b>29</b> (80,6)	1 (5,9)	5 (19,9)	1 (2,7)	1 (3,4)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	37	78,4
B	4 (19,0)	<b>10</b> (78,8)	-	1 (4,7)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15	66,7
C	1 (5,0)	-	<b>13</b> (80,6)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	92,9
D	-	-	-	<b>21</b> (67,3)	3 (11,8)	1 (7,4)	-	-	-	-	1 (4,3)	1 (3,5)	-	-	27	77,8
E	1 (2,8)	-	-	13 (35,1)	<b>16</b> (54,9)	1 (6,9)	-	-	-	-	2 (7,7)	3 (9,1)	1 (3,7)	-	37	43,2
F	-	-	1 (7,2)	1 (5,9)	1 (6,6)	<b>6</b> (60,6)	-	1 (5,7)	-	-	-	-	1 (4,6)	-	11	54,5
G	-	-	-	-	1 (3,7)	-	<b>21</b> (77,6)	5 (13,6)	-	1 (3,1)	3 (12,3)	-	-	-	31	67,7
H	-	-	-	-	-	-	2 (7,3)	<b>25</b> (66,8)	-	3 (9,1)	-	2 (6,4)	-	-	32	78,1
I	-	-	-	-	-	-	-	9 (25,0)	<b>14</b> (73,3)	6 (18,8)	-	1 (3,3)	-	-	30	46,7
J	-	-	-	-	-	-	-	1 (3,3)	-	<b>22</b> (80,2)	-	-	-	-	23	95,6
K	-	-	-	-	2 (9,2)	-	-	1 (3,6)	-	2 (7,9)	<b>11</b> (55,0)	3 (12,5)	1 (4,9)	-	20	55,0
L	-	-	-	-	-	1 (7,2)	1 (3,7)	3 (8,2)	-	-	3 (12,3)	<b>17</b> (55,7)	6 (24,0)	-	31	54,8
M	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2 (9,2)	<b>12</b> (63,9)	3 (17,6)	17	70,6
N	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1 (5,0)	-	<b>14</b> (87,8)	15	93,3
Total	35	11	19	37	24	9	24	45	14	34	20	30	21	17	340	70,0
Precisión Productor (%)	82,9	90,9	68,4	56,8	66,7	66,7	87,5	55,6	100	64,7	55,0	56,7	57,1	82,3	70,8	67,9

Tabla A1.2.

Pares		%	Pares		%
D	E	23,47	C	F	3,59
L	M	16,59	F	L	3,58
H	I	12,50	F	M	3,46
A	B	12,47	A	E	3,11
A	C	12,46	F	H	2,83
K	L	12,42	L	N	2,50
G	H	10,46	K	M	2,44
I	J	9,41	B	D	2,34
M	N	8,82	D	K	2,18
E	K	8,43	E	M	1,87
H	L	7,32	E	G	1,85
E	F	6,77	G	L	1,85
D	F	6,65	H	K	1,81
H	J	6,19	D	L	1,76
G	K	6,17	I	L	1,67
E	L	4,53	G	J	1,54
J	K	3,97	A	D	1,35

Tabla A1.3.

Mapa	Categorías según Google Earth ("verdad de campo")			Precisión usuario (%)
	Clases no cultivadas	Cultivos	Total	
Clases no cultivadas	776 (98,9)	7 (2,1)	783	99,1
Cultivos	10 (2,9)	207 (96,1)	217	95,4
Total	786	214	1000	97,2
Precisión Productor (%)	98,7	96,7	97,7	98,3

**Apéndice 2A. Clases del mapa final.**

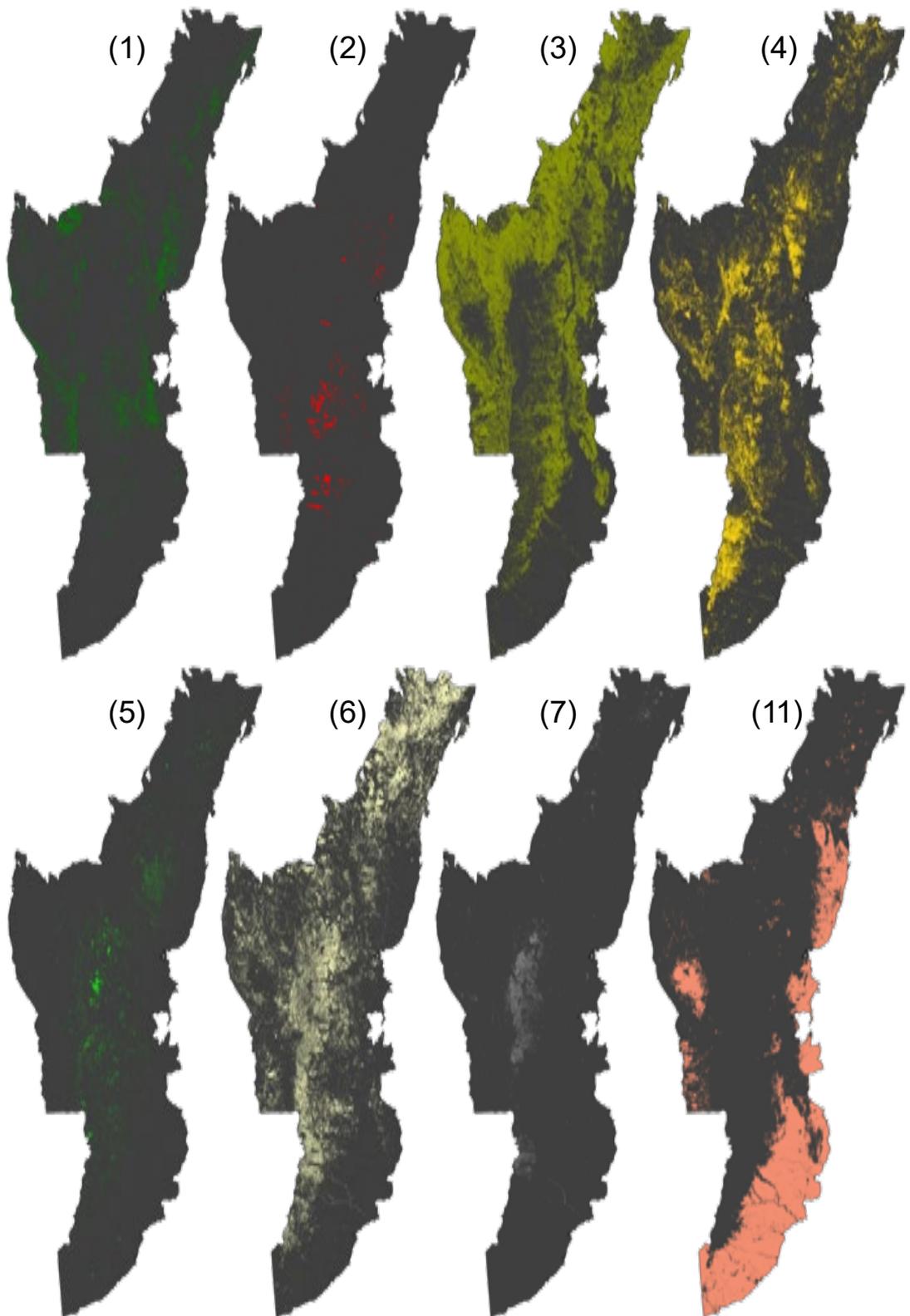


Figura A2A.1. Distribución de las siete clases principales de vegetación y los cultivos, en las montañas de Córdoba. 1 Bosques nativos, 2 Bosques exóticos, 3 Matorrales, 4 Pajonales, 5 Céspedes, 6 Pastizales con roca y/o suelo desnudo, 7 Roquedales, 11 Cultivos. El mapa en formato digital (GeoTiff) se puede descargar de la página web de la revista, en la carpeta de datos primarios (Apéndice 2B).

### APÉNDICE 3. Descripción de las unidades de vegetación.

Tablas A3.1-A3.5. Mediana y rangos (10 y 90 % percentiles) de las variables descriptoras de la vegetación en las 14 unidades de vegetación, basado en las parcelas utilizadas para el control de campo (N = 340). Se incluye la cobertura aérea y/o completa (%) por estrato de vegetación, superficie descubierta y grupos de plantas según identidad. Además, se incluyen la altura media y máxima de la vegetación de las parcelas, y la frecuencia (%) de parcelas con presencia de especies leñosas exóticas (según Giorgis *et al.* 2021) y de especies arbóreas nativas dominantes y subdominantes en los bosques de la región<sup>1</sup>. Se indica el número de parcelas de cada unidad utilizadas para la descripción, y en la primera fila la clase del mapa final<sup>2</sup> en la cual quedó incluida cada unidad.

<sup>1</sup>*Aspidosperma quebracho-blanco* Schltdl., *Bougainvillea stipitata* Griseb., *Condalia buxifolia* Reissek, *Celtis tala* Gillies ex Planch., *Geoffroea decorticans* (Gillies ex Hook. & Arn.) Burkart, *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl., *Maytenus boaria* Molina, *Myrcianthes cisplatensis* (Cambess.) O. Berg., *Polylepis australis* Bitter, *Prosopis alba* Griseb., *Prosopis nigra* (Griseb.) Hieron., *Ruprechtia apetala* Wedd., *Sarcomphalus mistol* (Griseb.) Hauenschild., *Zanthoxylum coco* Gillies ex Hook. f. & Arn.)

<sup>2</sup>Clases del mapa final: 1 Bosques nativos, 2 Bosques exóticos, 3 Matorrales, 4 Pajonales, 5 Céspedes, 6 Pastizales con roca y/o suelo desnudo, 7 Roquedales.

Tabla A3.1. Bosques.

	Clase 1		Clase 2
	A Bosque serrano	B Bosque subandino	C Bosque exótico
<b>N° de parcelas</b>	35	11	19
Cobertura total (%)	99 (95 – 100)	95 (90 – 100)	100 (85 – 100)
<b>Estratos (%)</b>			
Leñoso sumado (aérea)	85 (63 - 100)	81 (59 - 100)	91 (70 - 100)
Arbóreo (aérea = completa)	60 (40 - 80)	80 (41 - 93)	85 (30 - 100)
Arbustivo (aérea)	20 (5 - 40)	5 (1 - 29)	5 (0,1 - 55)
Arbustivo (completa)	35 (13 - 67)	15 (5 - 48)	15 (0,1 - 65)
Herbáceo sumado (aérea)	10 (0,1 - 34)	15 (0,1 - 36)	3 (0,1 - 30)
Latifoliadas altas (aérea)	4 (0,1 - 10)	8 (0,1 - 35)	1 (0,1 - 5)
Latifoliadas altas (completa)	20 (5 - 54)	40 (2 - 84)	2 (0,1 - 15)
Pastos altos (aérea)	5 (0,1 - 20)	2 (0,1 - 35)	0,1 (0 - 15)
Pastos altos (completa)	20 (0,1 - 40)	4 (0,1 - 44)	1 (0 - 20)
Herbáceas bajas (aérea)	0,1 (0,1 - 11)	0,1 (0 - 3)	0,1 (0,1 - 13)
Herbáceas bajas (completa)	2 (0,1 - 25)	0,1 (0 - 5)	5 (1 - 45)
<b>Sup descubierta (%)</b>			
Suelo desnudo (aérea)	0,1 (0 - 1)	0 (0 - 1)	0,1 (0 - 8)
Roca (aérea)	0,1 (0 - 5)	5 (0 - 10)	0,1 (0 - 5)
Roca (completa)	5 (0 - 35)	10 (1 - 60)	2 (0 - 40)
<b>Identidad (%)</b>			
Arboles subandinos (aérea)	0 (0 - 0,1)	80 (58 - 100)	0 (0 - 0)
Paja gruesa (aérea)	0 (0 - 0)	0 (0 - 24)	0 (0 - 0)
Leñosas Exóticas (aérea)	0 (0 - 7)	0 (0 - 3)	80 (49 - 95)
<b>Altura (cm)</b>			
Altura media	443	401	600

	(282 - 690)	(245 - 553)	(349 - 1087)
Altura máxima	900	700	1100
	(700 - 1500)	(500 - 960)	(700 - 2000)
<b>Frecuencias (%)</b>			
Especies leñosas exóticas	37	18	100
Especies arbóreas nativas	100	100	89

Tabla A3.2. Matorrales.

	Clase 3		
	D Matorral serrano cerrado	E Matorral serrano abierto	F Matorral subandino
<b>N° de parcelas</b>	37	24	9
Cobertura total (%)	98 (90 - 100)	93 (84 - 100)	65 (60 - 85)
<b>Estratos (%)</b>			
Leñoso sumado (aérea)	80 (65 - 95)	45 (37 - 61)	40 (23 - 70)
Arbóreo (aérea = completa)	5 (0 - 22)	1 (0 - 25)	20 (0 - 40)
Arbustivo (aérea)	70 (54 - 86)	40 (30 - 57)	23 (0,1 - 65)
Arbustivo (completa)	75 (64 - 90)	40 (35 - 60)	25 (2 - 65)
Herbáceo sumado (aérea)	15 (5 - 33)	49 (26 - 57)	25 (15 - 61)
Latifoliadas altas (aérea)	5 (1 - 15)	7 (0,5 - 22)	3 (0,1 - 15)
Latifoliadas altas (completa)	20 (10 - 40)	20 (5 - 40)	10 (1 - 30)
Pastos altos (aérea)	5 (0,1 - 15)	29 (10 - 50)	20 (7 - 35)
Pastos altos (completa)	25 (4 - 40)	40 (17 - 70)	25 (17 - 50)
Herbáceas bajas (aérea)	0,1 (0,1 - 16)	4 (1 - 19)	2 (0,1 - 11)
Herbáceas bajas (completa)	5 (0,1 - 30)	10 (3 - 32)	3 (0,1 - 15)
<b>Sup descubierta (%)</b>			
Suelo desnudo (aérea)	0,1 (0 - 2)	1 (0,1 - 5)	0,1 (0,1 - 1)
Roca (aérea)	1 (0,1 - 10)	5 (0,1 - 15)	35 (15 - 40)
Roca (completa)	7 (0,1 - 31)	7 (0,1 - 40)	39 (20 - 50)

<b>Identidad (%)</b>			
Arboles subandinos	0	0	37
(aérea)	(0 - 0)	(0 - 0)	(6 - 55)
Paja gruesa	0	0	0
(aérea)	(0 - 0)	(0 - 0)	(0 - 29)
Leñosas Exóticas	0	0	0
(aérea)	(0 - 5)	(0 - 12)	(0 - 7)
<b>Altura (cm)</b>			
Altura media	163	108	131
	(100 - 239)	(65 - 204)	(39 - 221)
Altura máxima	600	425	493
	(250 - 800)	(225 - 725)	(200 - 500)
<b>Frecuencias (%)</b>			
Especies leñosas exóticas	19	37	22
Especies arbóreas nativas	95	92	100

Tabla A3.3. Pajonales.

	Clase 4		
	G Pajonal fino con arbustos	H Pajonal fino sin arbustos	I Pajonal grueso
<b>N° de parcelas</b>	24	45	14
Cobertura total (%)	95 (79 – 100)	97 (85 – 100)	97 (90 – 100)
<b>Estratos (%)</b>			
Leñoso sumado	22	0	0
(aérea)	(0,1 - 35)	(0 - 2)	(0 - 0)
Arbóreo (aérea = completa)	0 (0 - 9)	0 (0 - 0)	0 (0 - 0)
Arbustivo	15	0	0
(aérea)	(0,1 - 35)	(0 - 2)	(0 - 0)
Arbustivo	15	0	0
(completa)	(0,1 - 35)	(0 - 2)	(0 - 0)
Herbáceo sumado	74	97	97
(aérea)	(55 - 98)	(85 - 100)	(90 - 100)
Latifoliadas altas	10	0,1	0
(aérea)	(2 - 34)	(0 - 15)	(0 - 1)
Latifoliadas altas	20	0,1	0
(completa)	(4 - 43)	(0 - 17)	(0 - 5)
Pastos altos	50	75	89
(aérea)	(25 - 69)	(45 - 97)	(63 - 97)
Pastos altos	58	75	89
(completa)	(27 - 75)	(48 - 98)	(63 - 97)
Herbáceas bajas	5	15	5
(aérea)	(0,1 - 37)	(1 - 45)	(1 - 32)
Herbáceas bajas	15	20	9
(completa)	(1 - 45)	(5 - 48)	(4 - 34)
<b>Sup descubierta (%)</b>			
Suelo desnudo	0,1	0,1	1
(aérea)	(0 - 6)	(0 - 7)	(0 - 10)
Roca (aérea)	2	0,1	0
	(0,1 - 20)	(0 - 12)	(0 - 2)
Roca (completa)	4	2	0
	(0,1 - 35)	(0 - 15)	(0 - 2)
<b>Identidad (%)</b>			
Arboles subandinos	0	0	0
(aérea)	(0 - 0)	(0 - 0)	(0 - 0)
Paja gruesa	0	0,1	75
(aérea)	(0 - 1)	(0 - 17)	(42 - 93)
Leñosas Exóticas	0	0	0
(aérea)	(0 - 17)	(0 - 0)	(0 - 0)
<b>Altura (cm)</b>			
Altura media	57 (36 - 88)	49 (28 - 66)	83 (45 - 114)

Altura máxima	200 (105 - 450)	111 (80 - 131)	153 (95 - 168)
<b>Frecuencias (%)</b>			
Especies leñosas exóticas	21	4	0
Especies arbóreas nativas	37	2	0

Tabla A3.4. Otros pastizales.

	Clase 5		Clase 6	
	J Césped	K Pastizal arbustivo ralo	L Pastizal con roca	
<b>N° de parcelas</b>	34	20	30	
Cobertura total (%)	99 (90 - 100)	72 (59 - 85)	55 (40 - 73)	
<b>Estratos (%)</b>				
Leñoso sumado (aérea)	0 (0 - 24)	27 (0.2 - 45)	2 (0 - 20)	
Arbóreo (aérea = completa)	0 (0 - 4)	0 (0 - 6)	0 (0 - 1)	
Arbustivo (aérea)	0 (0 - 22)	25 (0.2 - 45)	2 (0 - 20)	
Arbustivo (completa)	0 (0 - 22)	25 (0.2 - 45)	2 (0 - 20)	
Herbáceo sumado (aérea)	98 (73 - 100)	51 (15 - 70)	45 (26 - 72)	
Latifoliadas altas (aérea)	1 (0 - 18)	6 (0.2 - 24)	2 (0,1 - 10)	
Latifoliadas altas (completa)	1 (0 - 18)	10 (1 - 35)	3 (0,1 - 15)	
Pastos altos (aérea)	19 (1 - 35)	20 (3 - 45)	31 (15 - 50)	
Pastos altos (completa)	19 (1 - 35)	26 (5 - 45)	32 (15 - 50)	
Herbáceas bajas (aérea)	75 (54 - 92)	11 (3 - 59)	12 (1 - 33)	
Herbáceas bajas (completa)	80 (58 - 95)	23 (7 - 65)	12 (2 - 35)	
<b>Sup descubierta (%)</b>				
Suelo desnudo (aérea)	1 (0 - 7)	5 (0,1 - 20)	0,1 (0 - 15)	
Roca (aérea)	1 (0 - 4)	16 (0 - 40)	45 (25 - 60)	
Roca (completa)	1 (0 - 4)	25 (0 - 50)	45 (25 - 65)	
<b>Identidad (%)</b>				
Arboles subandinos	0	0	0	

A. M. Cingolani *et al.* - Mapa de vegetación de las montañas de Córdoba (Apéndices)

(aérea)	(0 - 0)	(0 - 0)	(0 - 0,1)
Paja gruesa	0,1	0	0
(aérea)	(0 - 16)	(0 - 0,1)	(0 - 15)
Leñosas Exóticas	0	0	0
(aérea)	(0 - 0,1)	(0 - 0,1)	(0 - 2)
<b>Altura (cm)</b>			
Altura media	18	44	27
	(9 - 41)	(10 - 66)	(14 - 47)
Altura máxima	120	225	110
	(70 - 325)	(51 - 445)	(66 - 395)
<b>Frecuencias (%)</b>			
Especies leñosas exóticas	9	15	27
Especies arbóreas nativas	12	50	20

Tabla A.3.5. Roquedales.

	Clase 7	
	M Afloramiento con pedregal	N Pavimento de erosión
<b>N° de parcelas</b>	21	17
Cobertura total (%)	22 (10 - 30)	5 (1 - 10)
<b>Estratos (%)</b>		
Leñoso sumado (aérea)	2 (0 - 9)	0,1 (0 - 2)
Arbóreo (aérea = completa)	0 (0 - 1)	0 (0 - 0)
Arbustivo (aérea)	2 (0,1 - 8)	0,1 (0 - 2)
Arbustivo (completa)	2 (0,1 - 8)	0,1 (0 - 2)
Herbáceo sumado (aérea)	20 (9 - 25)	5 (0,1 - 9)
Latifoliadas altas (aérea)	2 (0 - 10)	0,1 (0 - 0,1)
Latifoliadas altas (completa)	3 (0 - 14)	0,1 (0 - 0,1)
Pastos altos (aérea)	10 (4 - 18)	2 (0,1 - 7)
Pastos altos (completa)	10 (5 - 18)	2 (0,1 - 7)
Herbáceas bajas (aérea)	3 (1 - 13)	2 (0,1 - 5)
Herbáceas bajas (completa)	5 (2 - 14)	2 (0,1 - 5)
<b>Sup descubierta (%)</b>		
Suelo desnudo (aérea)	0,1 (0 - 5)	1 (0,1 - 12)
Roca (aérea)	75 (70 - 90)	94 (84 - 99)
Roca (completa)	75 (70 - 90)	94 (84 - 99)
<b>Identidad (%)</b>		
Arboles subandinos (aérea)	0 (0 - 1)	0 (0 - 0,1)
Paja gruesa (aérea)	0 (0 - 5)	0 (0 - 1)
Leñosas Exóticas (aérea)	0 (0 - 1)	0 (0 - 0)
<b>Altura (cm)</b>		
Altura media	11 (3 - 15)	0,1 (0,1 - 3)

Altura máxima	100 (70 - 284)	70 (40 - 121)
<b>Frecuencias (%)</b>		
Especies leñosas exóticas	24	0
Especies arbóreas nativas <sup>1</sup>	38	24

**APÉNDICE 4. Relación entre unidades del mapa y tipos florísticos**

Tabla 4.1. Relaciones más frecuentes entre las unidades de vegetación descriptas en este trabajo con un criterio predominantemente fisonómico, y tipos florísticos descriptos en la bibliografía. Cada unidad de vegetación contiene más de un tipo florístico, y cada tipo florístico puede estar incluido en más de una unidad de vegetación debido a la variabilidad en su fisonomía, pero sólo se consideraron las asociaciones más habituales. Los nombres de cada tipo florístico están identificados con la nomenclatura exacta en la que se encuentran publicados. En los casos en que además de un nombre se asignó un número o una letra a cada tipo florístico, estos se indican al final entre paréntesis. La lista no es exhaustiva, ya que por un lado en algunos casos las descripciones eran insuficientes para asignar un tipo florístico a una o más unidades de vegetación, y por otro lado, hubo algunos trabajos a los que no pudimos acceder.

Tipos florísticos principales descriptos		Publicación
A Bosque Serrano	Bosque de <i>Schinopsis haenkeana</i> y <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> . Bosque de <i>Schinopsis haenkeana</i> . Bosque de <i>Lithraea ternifolia</i> .	Cabido <i>et al.</i> , 1991
	Bosque.	Suárez & Vischi 1997
	Bosques mixtos de <i>Lithraea molleoides</i> y <i>Celtis australis</i> . Matorrales de <i>Condalia buxifolia</i> .	Zeballos <i>et al.</i> , 2014
	<i>Lithraea-Celtis</i> (E). <i>Schinopsis-Senegalia</i> (H).	Giorgis <i>et al.</i> , 2017
	Bosque Chaqueño de <i>Lithraea molleoides</i> - <i>Croton lachnostachyus</i> (1.1).	Cabido <i>et al.</i> , 2018
	Bosque chaqueño primario abierto. Bosque chaqueño secundario cerrado.	Natale <i>et al.</i> , 2020
B Bosque Subandino	Bosque de <i>Polylepis</i> .	Cabido & Acosta 1985
	<i>Polylepis australis</i> – <i>Deyeuxia hieronymi</i> sub-Andean forest and shrubland (1.4).  Bosque de altura.	Cabido <i>et al.</i> , 2018  Natale <i>et al.</i> , 2020

Tabla 4.1. Continuación.

	Tipos florísticos principales descriptos	Publicación
C Bosque Exótico	Pinar.	Giorgis <i>et al.</i> , 2005
	Bosques de <i>Ligustrum lucidum</i> . Bosques mixtos de <i>Lithraea molleoides</i> y <i>Celtis australis</i> . Matorrales de <i>Condalia buxifolia</i> . Matorral de <i>Cotoneaster glaucophyllus</i> .	Zeballos <i>et al.</i> , 2014
	<i>Ligustrum-Lithraea</i> type (F).	Giorgis <i>et al.</i> , 2017
	Pinares de baja densidad.	Fiandino <i>et al.</i> , 2018
	Bosque introducido.	Natale <i>et al.</i> , 2020
D Matorral serrano cerrado	Matorral de <i>Flourenzia oolepis</i> .	Cabido <i>et al.</i> , 1991
	Estepa arbustiva continua.	Suárez & Vischi 1997
	Matorrales de <i>Condalia buxifolia</i> . Bosques mixtos de <i>Lithraea molleoides</i> y <i>Celtis australis</i> .	Zeballos <i>et al.</i> , 2014
	Grupo <i>Flourensia campestris</i> – <i>Kageneckia lanceolata</i> (1).	Cantero <i>et al.</i> , 2017
	<i>Vachellia-Acalypha</i> type (C).	Giorgis <i>et al.</i> , 2017
	<i>Schinopsis marginata/Ruprechtia apetala</i> community (1).	Cantero <i>et al.</i> , 2021
	<i>Acacia caven</i> mountain Chaco shrubland (1.2).	Cabido <i>et al.</i> , 2018
Bosque chaqueño secundario abierto. Arbustal chaqueño cerrado.	Natale <i>et al.</i> , 2020	
E Matorral serrano abierto	Estepa arbustiva abierta. Matorrales de <i>Condalia buxifolia</i> .	Suárez & Vischi 1997 Zeballos <i>et al.</i> , 2014
	<i>Vachellia-Acalypha</i> type (C).	Giorgis <i>et al.</i> , 2017
	Arbustal chaqueño abierto.	Natale <i>et al.</i> , 2020
	<i>Jarava pseudoichu/Vachellia caven</i> open savanna (2.1). <i>Acalypha variabilis/Nassella cordobensis</i> scrubland (2.2).	Zeballos <i>et al.</i> , 2021

Tabla 4.1. Continuación

	Tipos florísticos principales descriptos	Publicación
F Matorral subandino	Matorrales de <i>Polylepis</i> .	Cabido & Acosta, 1985
	Alianza 1 – Comunidad a. Alianza 1 – Comunidad b.	Funes & Cabido, 1995
	<i>Polylepis australis</i> – <i>Deyeuxia hieronymi</i> sub-Andean forest and shrubland (1.4).	Cabido <i>et al.</i> , 2018
G Pajonal fino con arbustos	Pajonales de <i>Festuca hieronymi</i> .	Galera, 1979
	Pajonales de <i>Pyracantha angustifolia</i> .	Zeballos <i>et al.</i> , 2014
	Grupo de <i>Aristida mendocina</i> - <i>Setaria leucopila</i> (2).	Cantero <i>et al.</i> , 2017
	<i>Festuca-Cantinoa</i> type (B). <i>Vachellia-Acalypha</i> type (C).	Giorgis <i>et al.</i> , 2017
	<i>Jarava pseudoichu/Vachellia caven</i> open savanna (2.1). <i>Acalypha variabilis/Nassella cordobensis</i> scrubland. (2.2).	Zeballos <i>et al.</i> , 2021
H Pajonal fino sin arbustos	Pajonales de <i>Festuca hieronymi</i> .	Galera, 1979
	Pajonal-pastizal de <i>Festuca hieronymi</i> y <i>Festuca lilloi</i> (3). Pastizal de <i>Deyeuxia hieronymi</i> (4).	Cabido <i>et al.</i> , 1985
	<i>Festuca</i> medium height grassland (3). <i>Deyeuxia</i> grassland (4).	Cabido <i>et al.</i> , 1987
	Pastizal de <i>Deyeuxia hieronymi</i> . Pastizal de <i>Stipa filiculmis</i> y <i>Stipa tenuissima</i> . Pastizal de <i>Stipa neesiana</i> var <i>sublaevis</i> . Pajonal de <i>Festuca lilloi</i> .	Cabido <i>et al.</i> , 1989
	Dry-grasslands Tall-grasslands	Acosta <i>et al.</i> , 1991
	Nodo de <i>Deyeuxia hieronymi</i> . Nodo de <i>Festuca hieronymi</i> . Nodo de <i>Stipa filiculmis</i> .	Cantero <i>et al.</i> , 2001
	<i>Deyeuxia hieronymi</i> tussock grassland (4). <i>Festuca tucumanica</i> tussock grassland (7).	Cingolani <i>et al.</i> , 2003

Tabla 4.1. Continuación.

H Pajonal fino sin arbustos (cont.)	<i>Festuca-Piptochaetium</i> (A).	Giorgis <i>et al.</i> , 2017
	<i>Festuca-Cantinoa</i> (B).  Pastizal de altura cerrado y abierto.	Natale <i>et al.</i> , 2020
I Pajonal grueso	Pajonal de <i>Poa stuckertii</i> (6).	Cabido <i>et al.</i> , 1985
	<i>Poa</i> tall grassland (6).	Cabido <i>et al.</i> , 1987
	Pajonales de <i>Paspalum</i> .	Cabido <i>et al.</i> , 1989
	Nodo de <i>Paspalum quadrifarium</i> y <i>Eleocharis montana</i> . Nodo de <i>Poa stuckertii</i> .	Cantero <i>et al.</i> , 2001
	<i>Poa stuckertii</i> tussock grassland (2).	Cingolani <i>et al.</i> , 2003
	Pastizal de altura cerrado y abierto.	Natale <i>et al.</i> , 2020
J Césped	Césped de <i>Muhlenbergia peruviana</i> (2).	Cabido <i>et al.</i> , 1985
	Césped de <i>Alchemilla pinnata</i> y <i>Festuca circinata</i> (5). Césped de <i>Alchemilla pinnata</i> y <i>Eleocharis albibracteata</i> (7).	
	<i>Muhlenbergia</i> short grassland (2). <i>Alchemilla-Festuca-Carex</i> turf (5). <i>Alchemilla-Eleocharis</i> turf (7).	Cabido <i>et al.</i> , 1987
	Césped de <i>Alchemilla pinnata</i> . Césped de <i>Muhlenbergia peruviana</i> . Comunidad de <i>Eleocharis dombeyana</i> y <i>Hordeum stenostachys</i> . Comunidad de <i>Bouteloua megapotamica</i> y <i>Gomphrena pulchella</i> .	Cabido <i>et al.</i> , 1989
	Turfs.	Acosta <i>et al.</i> , 1991
	Nodo de <i>Muhlenbergia peruviana</i> . Nodo de <i>Eleocharis dombeyana</i> . Nodo de <i>Pycreus rivularis</i> y <i>Eleocharis albibracteata</i> . Nodo de <i>Rhynchospora brownii</i> y <i>Scirpus giganteus</i> . Nodo de <i>Festuca circinata</i> .	Cantero <i>et al.</i> , 2001

Tabla 4.1. Continuación.

J Césped (Cont.)	<i>Eleocharis albibracteata</i> - <i>Alchemilla pinnata</i> lawn (1). <i>Alchemilla pinnata</i> lawn with <i>P. stuckertii</i> (3). <i>Alchemilla pinnata</i> lawn with <i>Carex fuscula</i> and <i>Muhlenbergia peruviana</i> (5). <i>Muhlenbergia peruviana</i> lawn (6). <i>Alchemilla pinnata</i> lawn with <i>Festuca tucumanica</i> (8).	Cingolani <i>et al.</i> , 2003
	Mallín.	Natale <i>et al.</i> , 2020
K Pastizal arbustivo ralo	Comunidad de <i>Bouteloua megapotamica</i> y <i>Gomphrena pulchella</i> .	Cabido <i>et al.</i> , 1989
	Alianza 1 – Comunidad b. Alianza 1 – Comunidad c. Alianza 3 – Comunidad f. Alianza 3 – Comunidad g.	Funes & Cabido, 1995
	Grupo <i>Digitaria sanguinalis</i> - <i>Eleusine indica</i> - <i>Borreria spinosa</i> .	Cantero <i>et al.</i> , 2017
	<i>Festuca-Piptochaetium</i> (A).	Giorgis <i>et al.</i> , 2017
	<i>Acalypha variabilis/Nassella cordobensis</i> scrubland (2.2).	Zeballos <i>et al.</i> , 2021
	<i>Schizachyrium salzmannii</i> var. <i>aristatum/Sisyrinchium unguiculatum</i> community (2.1). <i>Bonamia sericea</i> var. <i>sericea/Schizachyrium spicatum</i> community (2.2).	Cantero <i>et al.</i> , 2021
L Pastizal con roca	Pastizal-pedregal de <i>Sorghastrum pellitum</i> y <i>Stipa flexibarbata</i> (1).	Cabido <i>et al.</i> , 1985
	<i>Sorghastrum</i> and <i>Stipa</i> stony grassland (1).	Cabido <i>et al.</i> , 1987
	Pastizal de <i>Deyeuxia hieronymi</i> . Pastizal de <i>Sorghastrum pellitum</i> . Pastizal-pedregal de <i>Sorghastrum pellitum</i> y <i>Stipa flexibarbata</i> .	Cabido <i>et al.</i> , 1989
	Dry-grasslands.	Acosta <i>et al.</i> , 1991
	Alianza 1 – Comunidad c. Alianza 2 – Comunidad d. Alianza 2 – Comunidad e.	Funes & Cabido, 1995

Tabla 4.1. Continuación.

L Pastizal con roca (Cont.)	Nodo de <i>Stipa juncooides</i> y <i>Sorghastrum pellitum</i> .  <i>Deyeuxia hieronymi</i> tussock grassland (4). <i>Festuca tucumanica</i> tussock grassland (7).  <i>Festuca-Piptochaetium</i> type (A). <i>Festuca-Cantinoa</i> type (B)	Cantero <i>et al.</i> , 2001  Cingolani <i>et al.</i> , 2003  Giorgis <i>et al.</i> , 2017
M Afloramiento con pedregal	Pastizal-pedregal de <i>Sorghastrum pellitum</i> y <i>Stipa flexibarbata</i> (1).  <i>Sorghastrum</i> and <i>Stipa</i> stony grassland (1).  Alianza 2 – Comunidad d.  <i>Stipa juncooides</i> - <i>Sorghastrum pellitum</i> - <i>M. peruviana</i> stony grassland (9).	Cabido <i>et al.</i> , 1985  Cabido <i>et al.</i> , 1987  Funes & Cabido, 1995  Cingolani <i>et al.</i> , 2003
N Pavimento de erosión	Pastizal-pedregal de <i>Sorghastrum pellitum</i> y <i>Stipa flexibarbata</i> (1).  <i>Sorghastrum</i> and <i>Stipa</i> stony grassland (1).  <i>Stipa juncooides</i> - <i>Sorghastrum pellitum</i> - <i>M. peruviana</i> stony grassland (9)	Cabido <i>et al.</i> , 1985  Cabido <i>et al.</i> , 1987  Cingolani <i>et al.</i> , 2003

## REFERENCIAS

- ACOSTA, A., DÍAZ, S., & CABIDO, M. 1991. Patch structure in natural grasslands of Córdoba mountains (Argentine) in relation to different rock substrates. *Coenoses*, 21-27.
- CABIDO, M., & A. ACOSTA. 1985. Estudio fitosociológico en bosques de *Polylepis australis* Bitt. (Tabaquillo) en las Sierras de Córdoba, Argentina. *Doc. Phytosociol.* 9: 385-400.
- CABIDO, M., BREIMER, R., & VEGA, G. 1987. Plant communities and associated soil types in a high plateau of the Córdoba mountains, central Argentina. *Mt Res. Dev.* 25-42.
- CABIDO, M., ACOSTA, A., & DÍAZ, S. 1989. Estudios fitosociológicos en los Pastizales de las Sierras de Córdoba, Argentina. Las comunidades de la Pampa de San Luis. *Phytocoenologia*, 569-592.
- CABIDO, M., M. L. CARRANZA, A. ACOSTA & S. PÁEZ. 1991. Contribución al conocimiento fitosociológico del Bosque Chaqueño Serrano en la Provincia de Córdoba, Argentina. *Phytocoenología* 19: 547-566.  
<https://doi.org/10.1127/phyto/19/1991/547>
- CABIDO, M., S. R. ZEBALLOS, M. ZAK, M. L. CARRANZA, M. A. GIORGIS, J. J. CANTERO & A. T. R. ACOSTA. 2018. Native woody vegetation in central

- Argentina: Classification of Chaco and Espinal forests. *Appl. Veg. Sci.* 21: 298-311.  
<https://doi.org/10.1111/avsc.12369>
- CANTERO, J. J., M. CABIDO, C. NÚÑEZ, L. PETRYNA, M. ZAK & M. ZOBEL. 2001. Clasificación de los pastizales de suelos sobre rocas metamórficas de las Sierras de Córdoba, Argentina. *Kurtziana* 29: 27- 77.
- CANTERO, J. J., J. MULKO, C. NÚÑEZ, S. R. ZEBALLOS, J. A. SFRAGULLA, A. AMUCHASTEGUI, G. E. BARBOZA, F. CHIARINI, L. ARIZA ESPINAR, A. A. BONALUMI & M. R. CABIDO. 2017. Heterogeneidad de la vegetación en ambientes basálticos del centro de Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 52: 153-183.
- CANTERO, J. J., C. O. NÚÑEZ, S. R. ZEBALLOS, J. SFRAGULLA, A. AMUCHÁSTEGUI, P. BRANDOLIN, A. BONALUMI & M. R. CABIDO. 2021. Vegetation and flora of marble outcrops and their nearby matrices in mountains of central Argentina. Rock chemistry also matters. *Flora* 274: 151757.  
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151757>
- CINGOLANI, A. M., M. R. CABIDO, D. RENISON & V. SOLÍS NEFFA. 2003. Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *J. Veg. Sci.* 14: 223-232.  
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02147.x>
- FIANDINO, S. I., J. O. PLEVICH, J. C. TARICO, C. NUÑEZ, V. RUSCH & J. E. GYENGE. 2018. Effects of low-density *Pinus elliottii* (Slash pine) afforestation on environmental conditions and native plant diversity, in the mountains of central Argentina. *Appl. Veg. Sci.* 21: 442-450.  
<https://doi.org/10.1111/avsc.12385>
- FUNES, G. & M. CABIDO. 1995. Variabilidad local y regional de la vegetación rupícola de las Sierras grandes de Córdoba. *Kurtziana* 24: 173-188.
- GALERA, F. M. 1979. Estudio Ecológico de la Estepa Serrana en las Sierras Chicas de Córdoba. *Ecología*, 5: 49-58.
- GIORGIS, M. A., A. M. CINGOLANI, D. E. GURVICH, N. REYNERO & S. RUFINI. 2005. Diferencias en la estructura de la vegetación del sotobosque entre una plantación de *Pinus taeda* L. (Pinaceae) y un matorral serrano (Cuesta Blanca, Córdoba). *Kurtziana* 31: 39-49.
- GIORGIS, M. A., A. M. CINGOLANI, D. E. GURVICH, P. A. TECCO, J. CHIAPELLA, F. CHIARINI & M. CABIDO. 2017. Changes in floristic composition and physiognomy are decoupled along elevation gradients in central Argentina. *Appl. Veg. Sci.* 20: 558-571.  
<https://doi.org/10.1111/avsc.12324>
- NATALE, E., MARTÍNEZ, G., ARANA, M., & OGGERO, A. 2020. Caracterización y estado de conservación del extremo sur de las Sierras de Comechingones (Córdoba). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 55(2): 253-271.  
<https://doi.org/10.31055/1851.2372.v55.n2.25530>

SUÁREZ, S. & VISCHI, N. 1997. Caracterización fisonómico-estructural de la vegetación serrana (Alpa Corral-Córdoba-Argentina). *Multequina* 6: 21-32.

ZEBALLOS, S. R., P. A. TECCO, M. CABIDO & D. E. GURVICH. 2014.

Composición de especies leñosas en comunidades invadidas en montañas del centro de Argentina: su relación con factores ambientales locales. *Rev. Biol. Trop.* 62: 1673-1681.

<https://doi.org/10.15517/rbt.v62i4.12995>

ZEBALLOS, S. R., M. R. CABIDO, J. J. CANTERO, A. T. ACOSTA, M. V.

PALCHETTI, J. ARGARAÑAZ, P. I. MARCORA, P. A. TECCO, A. FERRERAS, G.

FUNES, V. M. VAIERETTI, G. CONTI & M.A. GIORGIS. 2021. Floristic

patterns of the neotropical forests, savannas and scrublands with

*Trithrinax campestris* (Arecaceae) in central Argentina. *Veg. Classif. Surv.*

2: 5.

<https://doi.org/10.3897/VCS/2021/59384>

## APÉNDICE 5. Distribución de los puntos de campo en los sistemas serranos.

Tabla A5.1. Cantidad de puntos de campo correspondientes a cada unidad de vegetación localizados en cada sistema serrano (N = 792 = 452 sitios de trabajos previos + 340 parcelas de control de campo). En cada celda se incluye arriba la cantidad de puntos de campo y abajo, entre paréntesis, la frecuencia (% aproximado a números enteros) con respecto al total de la columna y al total de la fila (a la izquierda y derecha de la barra, respectivamente). En la primera columna se indica la letra con la que se denominó a cada unidad de vegetación, y con un subíndice, la clase del mapa final en la cual quedó incluida. En la segunda columna el nombre de la unidad (abreviado en algunos casos). Las ausencias se indican con un guión.

<sup>1</sup>Clases del mapa final: 1 Bosques nativos, 2 Bosques exóticos, 3 Matorrales, 4 Pajonales, 5 Céspedes, 6 Pastizales con roca y/o suelo desnudo, 7 Roquedales.

Tabla A5.1.

Unidades de vegetación		Norte	Chicas	Pocho-G	Grandes	Come-chingones	Total
A <sub>1</sub>	Bosque serrano	13 (18 / 10)	47 (25 / 35)	24 (37 / 18)	33 (9 / 25)	17 (17 / 13)	134
B <sub>1</sub>	Bosque subandino	-	-	-	25 (7 / 93)	2 (2 / 7)	27
C <sub>2</sub>	Bosque exótico	1 (1 / 2)	21 (11 / 40)	-	11 (3 / 21)	19 (19 / 37)	52
D <sub>3</sub>	Matorral cerrado	28 (38 / 25)	24 (13 / 21)	22 (34 / 20)	29 (8 / 26)	9 (9 / 8)	112
E <sub>3</sub>	Matorral abierto	16 (22 / 16)	37 (19 / 38)	10 (15 / 10)	25 (7 / 26)	10 (10 / 10)	98
F <sub>3</sub>	Matorral subandino	-	-	-	22 (6 / 88)	3 (3 / 12)	25
G <sub>4</sub>	Pajonal fino c/arbustos	2 (3 / 4)	25 (13 / 47)	4 (6 - 8)	17 (5 / 32)	5 (2 / 9)	53
H <sub>4</sub>	Pajonal fino s/arbustos	2 (3 / 3)	15 (8 - 23)	-	39 (11 - 61)	8 (8 - 13)	64
I <sub>4</sub>	Pajonal grueso	-	-	-	21 (6 / 88)	3 (3 / 13)	24
J <sub>5</sub>	Césped	1	12	-	29	4	46

		(1 / 2)	(6 - 26)		(8 / 63)	(4 / 9)	
K <sub>6</sub>	Pastizal arb- ralo	11 (15 / 20)	10 (5 / 18)	5 (8 / 9)	19 (5 / 35)	10 (10 / 18)	55
L <sub>6</sub>	Pastizal con roca	-	-	-	31 (9 / 76)	10 (10 / 24)	41
M <sub>7</sub>	Afloramiento con pedregal	-	-	-	33 (9 / 97)	1 (1 / 3)	34
N <sub>7</sub>	Pavimento de erosión	-	-	-	27 (7 / 100)	-	27
Total		74	191	65	361	101	792

## **Apéndice 6. Superficies de cada clase del mapa final<sup>1</sup> por franja altitudinal.**

Tabla A6.1. Superficie (km<sup>2</sup>) de cada clase (o grupo de clases) del mapa final en cada franja altitudinal, para la totalidad de la superficie de las Sierras de Córdoba. En la segunda línea de cada celda, entre paréntesis, se indica la proporción (%) ocupada por cada clase en relación al total de la superficie ocupada por cada franja (dato indicado al final de cada columna) y al total de la superficie ocupada por dicha clase (dato indicado al final de cada fila). Los valores están aproximados al número entero más cercano en el caso de la superficie (km<sup>2</sup>) y al décimo más cercano en el caso de las proporciones (%). El signo + indica < 0,5 en el caso de la superficie (km<sup>2</sup>) y < 0,05 en el caso de las proporciones (%). El guión indica ausencia. En la última fila se indica la proporción (%) de superficie ocupada por cada franja, y en la última columna la proporción (%) de superficie ocupada por cada clase en la totalidad del área de estudio. Las dos clases correspondientes a zonas inundables (9-10) se agruparon en una única fila, al igual que las cuatro clases correspondientes a zonas urbanas (12-15).

Tabla A6.2. Superficie (km<sup>2</sup>) de cada clase correspondiente a las zonas urbanas del mapa final, en cada franja altitudinal. El contenido de la tabla de debe interpretar de la misma manera que en el caso de la Tabla A6.1.

Tablas A6.3-A6.7. Superficies (km<sup>2</sup>) de cada clase correspondiente a cada franja altitudinal para los cinco sistemas serranos por separado. El contenido de las tablas de debe interpretar de la misma manera que en el caso de la Tabla A6.1.

<sup>1</sup>Clases del mapa final: 1 Bosques nativos, 2 Bosques exóticos, 3 Matorrales, 4 Pajonales, 5 Céspedes, 6 Pastizales con roca y/o suelo desnudo, 7 Roquedales, 8 Cuerpos de Agua, 9-10 Zonas inundables asociadas a lagos, 11 Cultivos, 12 Zonas urbanas con vegetación leñosa, 13 Zonas urbanas con vegetación herbácea, 14 Zonas urbanas con un mosaico de edificaciones y vegetación, 15 Zonas urbanas totalmente edificadas.

Tabla A6.1. Sierras de Córdoba en su totalidad.

Clase <sup>1</sup>	Piso Serrano		Piso de Transición	Piso Subandino		Total	%
	≤900	901-1300	1301-1700	1701-2300	>2300		
1	1273 (5,8 / 68,1)	496 (6,3 / 26,5)	66 (3,2 / 3,5)	31 (2,2 / 1,7)	2 (0,3 / 0,1)	1868	5,5
2	110 (0,5 / 30,7)	208 (2,7 / 58,0)	40 (2,0 / 11,2)	+	+	359	1,1
3	8533 (39,0 / 68,5)	3305 (42,2 / 26,5)	429 (20,9 / 3,4)	143 (10,1 / 1,1)	53 (8,7 / 0,4)	12463	36,9
4	1191 (5,4 / 27,5)	1844 (23,6 / 42,6)	759 (37,0 / 17,5)	380 (26,8 / 8,8)	157 (26,0 / 3,6)	4331	12,8
5	83 (0,4 / 21,3)	114 (1,5 / 29,4)	77 (3,7 / 19,8)	53 (3,7 / 13,7)	61 (10,1 / 15,8)	388	1,1
6	2603 (11,9 / 50,6)	1224 (15,6 / 23,8)	580 (28,3 / 11,3)	533 (37,6 / 10,4)	202 (33,6 / 3,9)	5143	15,2
7	101 (0,5 / 15,4)	54 (0,7 / 8,3)	94 (4,6 / 14,4)	277 (19,5 / 42,3)	128 (21,3 / 19,6)	656	1,9
8	102 (0,5 / 98,8)	1 (+ / 1,2)	+	+	+	103	0,3
9-10	36 (0,2 / 99,1)	+	-	-	-	36	0,1
11	7378 (33,8 / 93,5)	512 (6,5 / 6,5)	2 (0,1 / +)	+	-	7892	23,4
12-15	442 (2,0 / 86,2)	69 (0,9 / 13,5)	1 (0,1 / 0,3)	-	-	512	1,5
Total	21851	7829	2049	1419	603	33751	100
%	64,7	23,2	6,1	4,2	1,8	100	

Tabla A6.2. Zonas urbanas.

Clase <sup>1</sup>	Piso Serrano		Piso de Transición	Piso Subandino		Total	%
	≤900	901-1300	1301-1700	1701-2300	>2300		
12	206 (46,7 / 85,0)	35 (51,3 / 14,6)	1 (62,5 / 0,4)	-	-	243	47,3
13	29 (6,7 / 79,1)	8 (10,9 / 20,2)	+ (17,6 / 0,7)	-	-	37	7,3
14	154 (34,8 / 87,9)	21 (30,5 / 12,0)	+ (14,6 / 0,1)	-	-	175	34,2
15	52 (11,7 / 86,2)	5 (7,3 / 13,5)	+ (5,3 / 0,3)	-	-	57	11,1
Total	442	69	1	-	-	512	100
%	86,2	13,5	0,3	-	-	100	

Tabla A6.3. Sierras del Norte. No se incluyen los pisos de transición y subandino porque no están presentes en este sistema serrano.

Clase <sup>1</sup>	Piso Serrano		Total	%
	≤900	901-1300		
1	203 (3,8 / 96,0)	8 (2,7 / 4,0)	211	3,8
2	3 (0,1 / 99,1)	+ (+ / 0,9)	3	0,1
3	2685 (50,7 / 94,4)	158 (50,3 / 5,5)	2843	50,7
4	355 (6,7 / 95,6)	16 (5,2 / 4,4)	371	6,6
5	26 (0,5 / 96,1)	1 (0,3 / 3,9)	27	0,5
6	1592 (30,1 / 92,6)	128 (40,8 / 7,4)	1720	30,7
7	58 (1,1 / 98,5)	1 (0,3 / 1,5)	59	1
8	+ (+ / 100)	-	+	+
9-10	-	-	-	-
11	352 (6,7 / 99,7)	1 (0,3 / 0,3)	353	6,3
12-15	17 (0,3 / 100)	-	17	0,3
Total	5291	313	5604	100
%	94	6	100	

Tabla A6.7. Sierras Chicas. No se incluye la última franja del piso subandino porque no está presente en este sistema serrano.

Clase <sup>1</sup>	Piso Serrano		Piso de Transición	Piso Subandino	Total	%
	≤900	901-1300	1301-1700	1701-2300		
1	514 (8,5 / 77,6)	137 (9,6 / 20,8)	10 (3,3 / 1,6)	+	662	8,4
2	48 (0,8 / 72,4)	15 (1,0 / 22,3)	4 (1,1 / 5,3)	+	67	0,8
3	2236 (37,0 / 75,1)	662 (46,2 / 22,3)	70 (21,8 / 2,4)	7 (21,2 / 0,2)	2975	38,0
4	252 (4,2 / 30,9)	388 (27,1 / 47,7)	157 (48,9 / 19,3)	17 (50,9 / 2,1)	814	10,4
5	24 (0,4 / 27,0)	36 (2,6 / 40,1)	25 (7,7 / 27,6)	5 (14,0 / 5,3)	90	1,1
6	335 (5,6 / 62,8)	140 (9,8 / 26,2)	54 (16,8 / 10,1)	5 (13,3 / 0,8)	534	6,8
7	13 (0,2 / 83,9)	2 (0,1 / 10,8)	1 (0,2 / 5,0)	+	16	0,2
8	51 (0,8 / 99,1)	+	+	-	51	0,7
9-10	15 (0,3 / 99,2)	+	-	-	15	0,2
11	2284 (37,8 / 99,6)	8 (0,6 / 0,4)	+	-	2292	29,3
12-15	268 (4,4 / 85,8)	44 (3,0 / 14)	1 (0,2 / 0,2)	-	313	4,0
Total	6041	1433	321	34	7829	100
%	77.2	18.3	4.1	0.4	100	

Tabla A6.5. Sierras de Pocho-Guasapampa. No se incluye el piso subandino porque no está presente en este sistema serrano.

Clase <sup>1</sup>	Piso Serrano		Piso de Transición	Total	%
	≤900	901-1300	1301-1700		
1	120 (7,7 / 56,7)	90 (5,0 / 42,8)	1 (8,7 / 0,4)	211	6,3
2	1 (+ / 28,2)	1 (0,1 / 71,3)	+ (0,1 / 0,5)	2	0,1
3	1171 (74,8 / 57,9)	845 (47,1 / 41,8)	5,2 (48,5 / 0,3)	2021	60,0
4	67 (4,3 / 16,8)	329 (18,4 / 82,4)	3,2 (30,2 / 8,8)	400	11,9
5	2 (0,1 / 33,5)	3 (0,2 / 64,9)	+ (0,7 / 1,6)	5	0,1
6	143 (9,1 / 41,8)	198 (11,0 / 57,9)	1 (11,1 / 0,3)	342	10,1
7	9 (0,6 / 36,9)	15 (0,8 / 62,8)	+ (0,7 / 0,3)	24	0,7
8	6 (0,4 / 100)	-	-	6	0,2
9-10	3 (0,2 / 100)	-	-	3	0,1
11	40 (2,5 / 11,4)	308 (17,1 / 88,6)	-	347	10,3
12-15	3 (0,2 / 50,3)	3 (0,2 / 49,7)	-	7	0,2
Total	1564	1793	11	3368	100
%	46,4	53,2	0,4	100	

Tabla A6.6. Sierras Grandes

Clase <sup>1</sup>	Piso Serrano		Piso de Transición	Piso Subandino		Total	%
	≤900	901-1300	1301-1700	1701-2300	>2300		
1	302 (11,5 / 53,6)	194 (6,5 / 34,4)	39 (3,5 / 6,9)	27 (2,5 / 4,7)	2 (+ / 0,3)	562	6,8
2	23 (0,9 / 15,5)	110 (3,7 / 72,9)	17 (1,5 / 11,4)	+ (+ / 0,2)	+ (+ / +)	151	1,8
3	1573 (59,9 / 47,8)	1343 (44,9 / 40,8)	255 (22,8 / 7,7)	90 (8,6 / 2,7)	32 (6,9 / 1,0)	3294	39,9
4	115 (4,4 / 8,2)	594 (19,9 / 42,0)	337 (30,2 / 23,9)	260 (24,8 / 18,4)	106 (22,6 / 7,5)	1412	17,1
5	13 (0,5 / 6,8)	48 (1,6 / 24,4)	42 (3,8 / 21,5)	38 (3,6 / 19,4)	55 (11,7 / 27,9)	196	2,9
6	311 (11,9 / 18,4)	496 (16,6 / 29,3)	355 (31,7 / 21,0)	382 (36,5 / 22,6)	149 (31,8 / 8,8)	1693	20,5
7	9 (0,3 / 1,8)	18 (0,6 / 3,9)	70 (6,3 / 14,9)	250 (23,8 / 52,9)	125 (26,6 / 26,4)	472	5,7
8	21 (0,8 / 96,2)	1 (+ / 3,7)	+ (+ / 0,1)	+ (+ / +)	+ (+ / +)	22	0,3
9-10	10 (0,4 / 97,9)	+ (+ / 2,1)	-	-	-	10	0,1
11	125 (4,7 / 42,8)	164 (5,5 / 56,4)	2 (0,2 / 0,7)	+ (+ / 0,1)	-	291	3,5
12-15	122 (4,6 / 85,2)	20 (0,7 / 14,2)	1 (0,1 / 0,5)	-	-	143	1,7
Total	2624	2988	1118	1047	468	8246	100
%	31,8	36,2	13,6	12,7	5,7	100	

Tabla A6.7. Sierras de los Comechingones.

Clase <sup>1</sup>	Piso Serrano		Piso de Transición	Piso Subandino		Total	%
	≤900	901-1300	1301-1700	1701-2300	>2300		
1	135 (2,1 / 61,0)	66 (5,1 / 29,8)	15 (2,6 / 7,0)	5 (1,3 / 2,0)	+	222	2,6
2	24 (0,5 / 25,4)	81 (6,2 / 60,1)	20 (3,3 / 14,4)	+	+	135	1,6
3	869 (13,7 / 65,3)	297 (22,8 / 22,3)	98 (16,4 / 7,4)	46 (13,6 / 3,4)	20 (14,9 / 1,5)	1331	15,3
4	401 (6,3 / 30,1)	517 (39,7 / 38,8)	261 (43,7 / 19,6)	103 (30,4 / 7,7)	51 (37,6 / 3,8)	1333	15,3
5	17 (0,3 / 24,6)	26 (2,0 / 37,2)	10 (1,7 / 14,1)	10 (3,1 / 14,6)	7 (4,9 / 9,4)	71	0,8
6	221 (3,5 / 25,9)	262 (20,2 / 30,7)	171 (28,6 / 20,0)	147 (43,4 / 17,2)	54 (39,4 / 6,3)	855	9,8
7	13 (0,2 / 15,0)	19 (1,4 / 21,7)	23 (3,9 / 26,9)	27 (8,1 / 32,0)	4 (2,8 / 4,5)	86	1,0
8	23 (0,4 /	+	+	+	+	23	0,3
9-10	7 (0,1 / 100)	-	-	-	-	7	0,1
11	4577 (72,3 / 99,3)	31 (2,4 / 0,7)	-	-	-	4608	52,9
12-15	31 (0,5 / 94,9)	2 (0,1 / 5,1)	-	-	-	33	0,4
Total	6330	1302	599	338	136	8704	100
%	72,7	14,9	6,9	3,9	1,6	100	



# MACRÓFITAS DE LA CUENCA DEL RÍO ELQUI, ZONA SEMIÁRIDA DE CHILE

## MACROPHYTES OF THE ELQUI RIVER BASIN, SEMIARID ZONE OF CHILE

Jonathan Urrutia-Estrada<sup>1,2\*</sup>  y Mario Romero-Mieres<sup>3</sup> 

1. Laboratorio de Invasiones Biológicas, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
2. Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Concepción, Chile.
3. Laboratorio de Ecología Aplicada y Biodiversidad, Departamento de Ciencias Ambientales, Facultad de Recursos Naturales, Universidad Católica de Temuco, Temuco, Chile.

\*jurrutiaestrada@gmail.com

### Citar este artículo

URRUTIA-ESTRADA, J. & M. ROMERO-MIERES. 2022. Macrófitas de la cuenca del río Elqui, zona semiárida de Chile *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 101-116.

 DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n1.32741>

Recibido: 14 Abr 2021  
Aceptado: 16 Nov 2021  
Publicado en línea: 20 Feb 2022  
Publicado impreso: 31 Mar 2022  
Editora: Carolina I. Calviño 

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

### SUMMARY

**Background and aims:** The Elqui river basin is located north of the Coquimbo Region, in the semiarid zone of Chile. This body of water is particularly important due to the economic activities it supports and its high environmental vulnerability. The objective of this study was to determine the diversity and floristic composition of macrophytes of the Elqui river basin.

**M&M:** Twenty sampling stations with plots of 1 m<sup>2</sup> were distributed in the three sub-basins that make up the study area. Inside each plot, all plant species were recorded along with their respective abundances. In addition, in each station some environmental variables were measured, which were analyzed together with the biological data.

**Results:** A total of 51 macrophyte species and one alga were identified, with dominance of native elements with emergent habit. Statistical analyses indicate moderate differences regarding the floristic composition of the three sub-basins compared; these are mainly concentrated in the Turbio river. The analysis of the environmental data indicates that the variables that most influence the composition of species in the study area are: altitude, total suspended solids, redox potential and water depth.

**Discussion:** Studies on macrophytes at the hydrographic basin level are practically null in Chile. This type of information increases knowledge on biodiversity and allows a more efficient management of continental aquatic systems.

### KEY WORDS

Altitude, aquatic plants, floristic diversity, river systems.

### RESUMEN

**Introducción y objetivos:** La cuenca del río Elqui está situada al norte de la Región de Coquimbo, en la zona semiárida de Chile. Este cuerpo de agua es particularmente importante por las actividades económicas que sustenta y por su alta vulnerabilidad ambiental. El objetivo del presente estudio fue determinar la diversidad y composición florística de macrófitas de la cuenca del río Elqui.

**M&M:** Se establecieron 20 estaciones de muestreo con parcelas de 1 m<sup>2</sup> distribuidas en las tres subcuencas que conforman el área de estudio. Al interior de cada una de ellas, se registraron todas las especies de plantas presentes junto a sus respectivas abundancias. Además, en cada estación se midieron algunas variables ambientales, las que fueron analizadas junto con los datos biológicos.

**Resultados:** Se identificaron 51 especies de macrófitas y un alga, con dominancia de elementos nativos y de hábito emergente. Los análisis estadísticos señalan leves diferencias en cuanto a la composición florística que presentan las tres subcuencas comparadas, las cuales se concentran principalmente en el río Turbio. El análisis de los datos ambientales señala que las variables que más influyen en la composición de especies del área de estudio son: altitud, sólidos suspendidos totales, potencial redox y profundidad del agua.

**Discusión:** Los estudios relativos a macrófitas a nivel de cuenca hidrográfica son prácticamente nulos en Chile. Este tipo de información incrementa el conocimiento de la biodiversidad y permite realizar un manejo más eficiente de los sistemas acuáticos continentales.

### PALABRAS CLAVE

Altitud, diversidad florística, plantas acuáticas, sistemas fluviales.

## INTRODUCCIÓN

En Chile, los sistemas lóticos (aguas corrientes) han recibido menor atención en cuanto a investigación que sus contrapartes lacustres, marinas o terrestres (Palma *et al.*, 2013). Esta diferencia se exagera al considerar los sistemas fluviales de regiones áridas y semiáridas, ya que se encuentran dentro de los ecosistemas menos estudiados del planeta (Davies *et al.*, 1994). En estos ambientes, el balance de agua suele ser negativo, a raíz de las circunstancias climáticas menos favorables (Vidal-Abarca *et al.*, 2004). La heterogeneidad espacio-temporal a distintas escalas que presentan estos ríos es de tal magnitud, que supone un reto científico para entender las claves de su estructura y funcionamiento (Gómez *et al.*, 2001).

La información biótica disponible para las cuencas hidrográficas de la zona semiárida de Chile, está mayormente almacenada en estudios de impacto ambiental, llevados a cabo principalmente por consultoras (Palma *et al.*, 2013). En particular, los estudios florísticos realizados en cuerpos de agua continentales se presentan mayormente en la zona centro-sur del país (Hauenstein *et al.*, 2011; San Martín *et al.*, 2011; Urrutia *et al.*, 2012; Sandoval *et al.*, 2016; Hauenstein & Urrutia-Estrada, 2018; Baeza *et al.*, 2019, entre otros) y parcialmente en la región mediterránea (Ramírez & San Martín, 1984; Ramírez *et al.*, 1987; San Martín *et al.*, 2001). Consecuentemente, existe un vacío de información en un área tan importante y vulnerable como la zona semiárida de Chile. En este contexto, el río Elqui sostiene importantes actividades económicas asociadas a su cuenca, donde se destacan la industria agrícola y minera (Guevara *et al.*, 2006). Del mismo modo, presenta importantes condiciones de vulnerabilidad debido a su posición transversal meridional respecto al Desierto de Atacama, con un aporte pluviométrico mayoritariamente andino nival y un gradiente altitudinal desde los 0 a los 5000 msnm (Cepeda *et al.*, 2008). Las implicancias de lo descrito anteriormente para la cuenca del río Elqui se traducen en una posición rodeada de un interfluvio árido, acompañada de una elevada irregularidad del régimen de precipitaciones, propio de zonas semiáridas. En este sentido, el comienzo de las lluvias luego de una prolongada estación seca hace que el suelo se encuentre reseco y desprovisto de

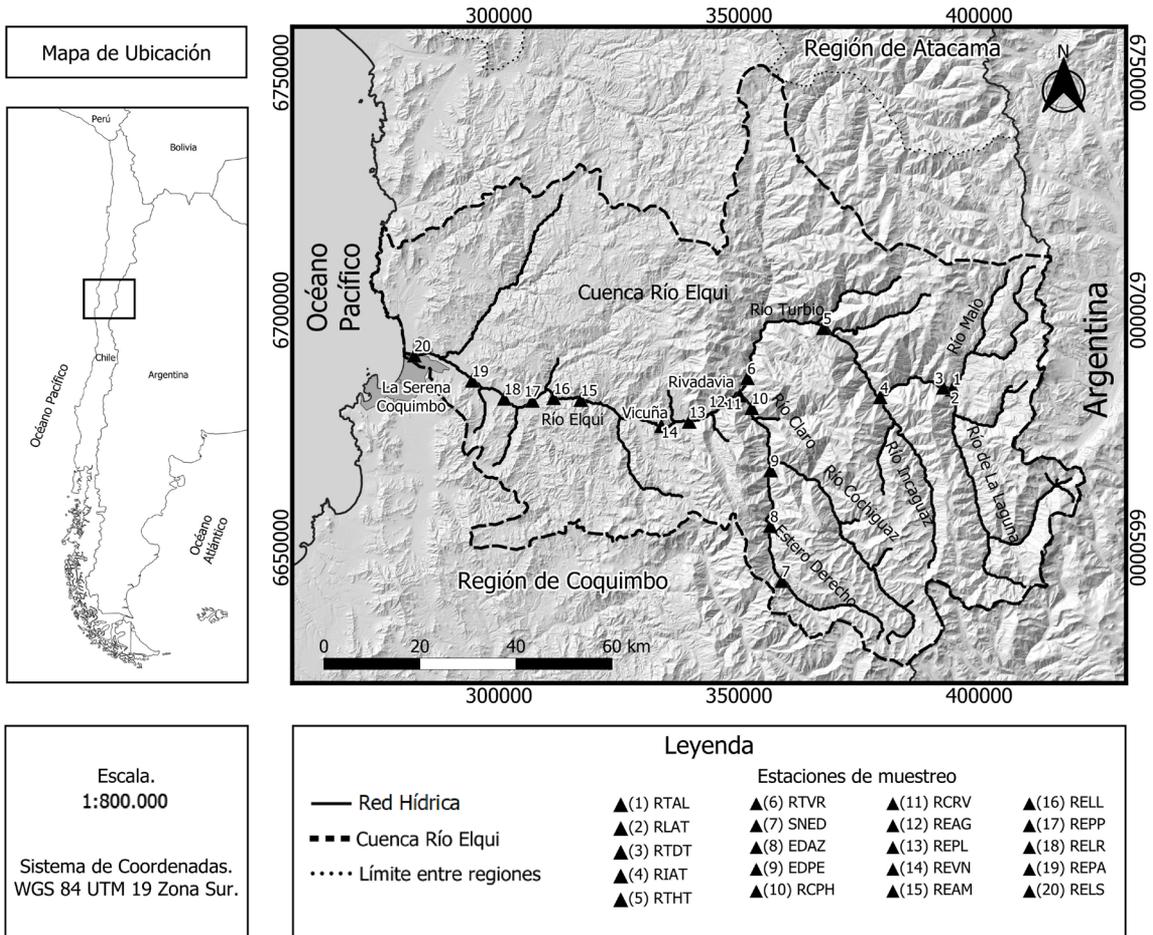
una cubierta herbácea, por lo cual resulta fácilmente erosionable y disgregable. Más aún, a esta latitud se presenta el punto más angosto de Chile, por lo que, la corta distancia entre la cordillera y el mar provoca el desarrollo de un territorio abrupto, con fuertes pendientes y un relieve mayormente irregular (Conte, 1986). Las aguas del río Elqui son el principal sustento hídrico de la actividad humana que se desarrolla preferentemente en la zona costera, en las ciudades de La Serena y Coquimbo. Más del 90 % de la precipitación anual se concentra en los meses de invierno y ocurre en forma de nieve en el ámbito cordillerano. Las acumulaciones nivales actúan como un valioso embalse natural que libera su caudal en primavera, permitiendo regar el valle y sus afluentes y abastecer las necesidades de la población, posibilitando el desarrollo de la economía local.

Las macrófitas son esenciales en la estructura y funcionamiento de muchos ecosistemas. Como productores primarios tienen un importante rol en el ciclo de nutrientes, además de representar un vínculo entre el agua y el sedimento (Wetzel, 2001). Mejoran la calidad del agua, reducen la erosión y turbidez (Madsen *et al.*, 2001), e influyen de manera considerable en la dinámica del oxígeno disuelto en zonas potamónicas (Desmet *et al.*, 2011). El escenario de escasez hídrica que enfrenta Chile pone un énfasis especial en conocer la biodiversidad que albergan los cuerpos de agua, especialmente en la zona semiárida del país. En consideración a lo anterior, el objetivo del presente estudio es determinar y analizar la diversidad y composición de la flora de macrófitas de la cuenca del río Elqui.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Área de estudio*

La cuenca hidrográfica del río Elqui se sitúa en el sector norte de la Región de Coquimbo, entre los paralelos 29°35' y 30°20' de latitud sur, y los meridianos 71°18' y 69°55' de longitud oeste, abarcando una superficie aproximada de 9826 km<sup>2</sup> (Fig. 1). A 815 msnm, dos kilómetros aguas arriba de la localidad de Rivadavia, se unen los ríos Turbio y Claro, provenientes desde el oriente y el sur respectivamente, dando origen al río Elqui. Desde Rivadavia, el río principal se desarrolla casi en dirección este-oeste y prácticamente no recibe



**Fig. 1.** Ubicación de la cuenca del río Elqui en la Región de Coquimbo, Chile, indicando las estaciones de muestreo en las tres subcuencas estudiadas. Subcuenca del río Turbio (estaciones 1-6), subcuenca del río Claro (estaciones 7-11), subcuenca del río Elqui (estaciones 12-20). Las abreviaciones de las estaciones de muestreo siguen la Tabla 1.

afuentes, salvo varias quebradas de considerable desarrollo, pero normalmente secas y que sólo le aportan agua en caso de lluvia directa en los años muy húmedos. La precipitación media anual en la cuenca del río Elqui se ubica en el rango de 60 a 170 mm, con una tendencia de mayor precipitación a mayor altitud. Para efectos de ordenación y análisis de datos, el área de estudio se dividió en tres subcuencas: río Claro, río Turbio y río Elqui.

#### *Recopilación y tabulación de datos*

La recopilación de datos se realizó en el mes de noviembre de 2019, en 20 estaciones de

muestreo distribuidas en toda el área de estudio (Fig. 1); cinco en la subcuenca del río Claro, seis en la subcuenca del río Turbio y nueve en la subcuenca del río Elqui (Tabla 1). La diferencia en el número de estaciones de muestreo radica en la distinta morfología de hábitat que presentó cada subcuenca. En cada estación se establecieron dos transectos de 40 m de largo de manera paralela a la orilla del río, uno desde la línea de costa hacia el exterior y otro hacia el interior, lo que permitió abarcar las zonas que se inundan de manera permanente y temporal. Sobre cada transecto se levantaron al menos 20 parcelas de 1 m<sup>2</sup>, dispuestas de manera equidistante (Steubing

**Tabla 1.** Código, descripción, subcuenca y ubicación en coordenadas UTM (zona 19J) de las estaciones de muestreo de la cuenca del río Elqui.

Código	Descripción	Subcuenca	UTM E	UTM N
RTAL (1)	Río Toro antes de confluencia con río La Laguna	Turbio	394578	6683551
RLAT (2)	Río La Laguna antes de confluencia con río Toro	Turbio	394367	6683358
RTDT (3)	Río Turbio después de confluencia entre río Toro y río La Laguna	Turbio	392542	6683770
RIAT (4)	Río Incaguaz antes de confluencia con río Turbio	Turbio	379397	6681733
RTHT (5)	Río Turbio en Huanta	Turbio	367561	6696344
RTVR (6)	Río Turbio en Varillar	Turbio	351751	6685774
SNED (7)	Santuario de la Naturaleza Estero Derecho	Claro	358925	6643083
EDAZ (8)	Estero Derecho en Alcohuaz	Claro	356508	6654644
EDPE (9)	Estero Derecho en Pisco Elqui	Claro	356590	6666376
RCPH (10)	Río Claro en Paihuano	Claro	352644	6679506
RCRV (11)	Río Claro en Rivadavia	Claro	350164	6682099
REAG (12)	Río Elqui en Algarrobal	Elqui	347089	6680729
REPL (13)	Río Elqui en Peralillo	Elqui	339624	6676606
REVN (14)	Río Elqui en Vicuña	Elqui	333833	6675661
REAM (15)	Río Elqui en Almendral	Elqui	317066	6681207
RELL (16)	Río Elqui en puente El Molle	Elqui	311398	6681587
REPP (17)	Río Elqui en puente Pelicana	Elqui	306954	6681015
RELR (18)	Río Elqui en Las Rojas	Elqui	301110	6681466
REPA (19)	Río Elqui en puente Altovalsol	Elqui	294432	6685262
RELS (20)	Río Elqui en La Serena	Elqui	282379	6690547

*et al.*, 2002). En cada parcela se registró la riqueza (número de especies de macrófitas), y se estimó la abundancia (cobertura) de cada una de ellas expresada en porcentaje del área cubierta (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974). Las especies que no pudieron ser identificadas en terreno, fueron coleccionadas, etiquetadas y prensadas. Posteriormente se identificaron en gabinete a través de literatura especializada (e.g. Ramírez *et al.*, 1982; Rodríguez & Dellarossa, 1998; DiTomaso & Healy, 2003 y Urrutia *et al.*, 2017a). Las muestras coleccionadas fueron depositadas en el Herbario de la Universidad Católica de Temuco.

Cabe señalar que para efectos del presente estudio se utilizó el concepto de macrófita en un sentido amplio (Ramírez & San Martín, 2018), es decir, a las plantas vasculares acuáticas (aquellas que viven en el agua, parcial o totalmente sumergidas). Esto permitió incluir algunas

especies ruderales comunes en la ribera de los cuerpos de agua. Además, de manera excepcional se incorporó una especie de alga carófito (*Chara vulgaris* L.), debido a la abundancia que presentó en algunas estaciones de muestreo. La clasificación, nomenclatura y el origen geográfico de las especies se determinó según Urrutia *et al.* (2017a), Rodríguez *et al.* (2018), y Zuloaga *et al.* (2019). El trabajo en terreno permitió confeccionar una tabla de presencia/cobertura de las especies presentes en cada estación de muestreo, y un catálogo florístico, en el cual se incluyen todas las especies de macrófitas identificadas. Para cada una de ellas se indica su nombre científico, autores de los taxones, familia botánica, nombre común, origen geográfico y hábito de crecimiento (Tabla 2). Esto último fue tomado de Sculthorpe (1967), cuya clasificación se divide en emergentes, natantes, flotantes libres y sumergidas. Con el fin de determinar las especies más relevantes del área

**Tabla 2.** Listado de macrófitas registradas en la cuenca del río Elqui, indicando nombre científico de la especie y familia a la que pertenece, nombre común, status en cuanto al origen de las especies en el Cono Sur de Sudamérica (EN: endémico, EX: exótico, NA: nativo) y hábito de crecimiento (E: emergente, F: flotante libre, N: natante, S: sumergido).

Nombre científico	Familia	Nombre común	Status	Hábito
<i>Alisma lanceolatum</i> With.	Alismataceae	Llantén de agua	EX	E
<i>Apium nodiflorum</i> (L.) Lag.	Apiaceae	Apio de agua	EX	E
<i>Hydrocotyle modesta</i> Cham. & Schltld.	Apiaceae	Sombrerito de agua	NA	E
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L.f.	Apiaceae	Hierba de la plata	EX	N
<i>Hydrocotyle verticillata</i> Thunb.	Apiaceae	Sombrerito de agua	NA	E
<i>Baccharis sagittalis</i> (Less.) DC.	Asteraceae	Verbena de tres esquinas	NA	E
<i>Cotula coronopifolia</i> L.	Asteraceae	Botón de oro	EX	E
<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	Azollaceae	Flor del pato	EX	F
<i>Cardamine volckmannii</i> Phil.	Brassicaceae	Berrillo	NA	E
<i>Nasturtium officinale</i> R. Br.	Brassicaceae	Berro europeo	EX	E
<i>Rorippa sylvestris</i> (L.) Besser	Brassicaceae	Pata de laucha	EX	E
<i>Cerastium humifusum</i> Cambess.	Caryophyllaceae	-	NA	E
<i>Chara vulgaris</i> L.	Characeae	Alga candelabro	EX	S
<i>Carex acutata</i> Boott	Cyperaceae	Cortadera	EN	E
<i>Carex gayana</i> E. Desv.	Cyperaceae	Pasto de vega	NA	E
<i>Cyperus eragrostis</i> Lam.	Cyperaceae	Cortadera	NA	E
<i>Eleocharis pachycarpa</i> E. Desv.	Cyperaceae	Rume	NA	E
<i>Eleocharis pseudoalbibracteata</i> S. González & Guagl.	Cyperaceae	Rume	NA	E
<i>Phylloscirpus acaulis</i> (Phil.) Goetgh. & D.A. Simpson	Cyperaceae	-	NA	E
<i>Rhodoscirpus asper</i> (J. Presl & C. Presl) Léveillé-Bourret, Donadio & J.R. Starr	Cyperaceae	Totora	NA	E
<i>Schoenoplectus americanus</i> (Pers.) Volkart ex Schinz & R. Keller	Cyperaceae	Totora	NA	E
<i>Schoenoplectus californicus</i> (C.A. Mey.) Soják	Cyperaceae	Totora	NA	E
<i>Equisetum bogotense</i> Kunth	Equisetaceae	Hierba de la plata	NA	E
<i>Equisetum giganteum</i> L.	Equisetaceae	Cola de caballo	NA	E
<i>Myriophyllum aquaticum</i> Verdc.	Haloragaceae	Pinito de agua	EX	S
<i>Myriophyllum quitense</i> Kunth	Haloragaceae	Loroma	NA	S
<i>Limnobium laevigatum</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine	Hydrocharitaceae	Hierba guatona	EX	F
<i>Juncus balticus</i> Willd. subsp. <i>mexicanus</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) Snogerup	Juncaceae	Junquillo	NA	E
<i>Juncus pallescens</i> Lam.	Juncaceae	Hierba de la vaca	NA	E
<i>Juncus procerus</i> E. Mey.	Juncaceae	Junquillo	NA	E
<i>Mentha aquatica</i> L.	Lamiaceae	Menta negra	EX	E
<i>Mentha pulegium</i> L.	Lamiaceae	Poleo	EX	E
<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) P.H. Raven	Onagraceae	Clavito de agua	EX	N
<i>Habenaria pumila</i> Poepp.	Orchidaceae	-	NA	E

Nombre científico	Familia	Nombre común	Status	Hábito
<i>Erythranthe depressa</i> (Phil.) G.L. Nesom	Phrymaceae	Placa	EN	E
<i>Erythranthe lutea</i> (L.) G.L. Nesom.	Phrymaceae	Placa	NA	E
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	Plantaginaceae	No me olvides	EX	E
<i>Agrostis capillaris</i> L.	Poaceae	Chépica	EX	E
<i>Arundo donax</i> L.	Poaceae	Carrizo gigante	EX	E
<i>Distichlis spicata</i> (L.) Greene	Poaceae	Pasto salado	NA	E
<i>Polypogon australis</i> Brongn.	Poaceae	Cola de ratón	NA	E
<i>Polygonum hydropiperoides</i> Michx.	Polygonaceae	Duraznillo de agua	EX	E
<i>Rumex conglomeratus</i> Murray	Polygonaceae	Romaza	EX	E
<i>Potamogeton pusillus</i> L.	Potamogetonaceae	Huiro	EX	S
<i>Stuckenia filiformis</i> (Pers.) Boehm.	Potamogetonaceae	Canehuín	NA	S
<i>Zannichellia palustris</i> L.	Potamogetonaceae	Cachudita del agua	EX	S
<i>Samolus repens</i> (J.R. Forst. & G. Forst.) Pers.	Primulaceae	-	NA	E
<i>Ranunculus peduncularis</i> Sm. var. <i>peduncularis</i>	Ranunculaceae	Botón de oro	NA	E
<i>Ranunculus repens</i> L.	Ranunculaceae	Botón de oro	EX	E
<i>Salix babylonica</i> L.	Salicaceae	Sauce llorón	EX	E
<i>Typha angustifolia</i> L.	Typhaceae	Vatro	EX	E
<i>Phyla nodiflora</i> (L.) Greene	Verbenaceae	Tiqui-tiqui	NA	E

de estudio, se calculó el Valor de Importancia. Para esto, se registró la frecuencia de cada especie (número de estaciones presente), la que se indicó en números absolutos (FA) y en términos de frecuencia relativa (FR), indicando el porcentaje de frecuencia de cada especie tomando como 100 % la sumatoria de FA. Posteriormente se anotaron los valores correspondientes a la cobertura absoluta de cada especie (CA), y su cobertura relativa (CR) o porcentaje de la cobertura total de cada especie, utilizando como 100 % la sumatoria de las coberturas. Finalmente, al sumar la frecuencia y cobertura relativas de acuerdo a Wikum & Shanholtzer (1978), se obtuvo el Valor de Importancia de cada especie.

#### Variables ambientales

Todas las variables ambientales fueron registradas *in situ*, previo a la recopilación de datos biológicos. En cada estación de muestreo se midieron parámetros de la columna de agua, del sedimento, del sustrato y del tipo topográfico. En la Tabla 3, se muestra el detalle de las 15 variables ambientales consideradas, la unidad de medida y el instrumental utilizado.

#### Análisis estadístico de datos

Para determinar la ordenación de las estaciones de muestreo en base a su composición florística, se llevó a cabo un análisis de escalamiento multidimensional no-métrico (nMDS) a partir de una matriz de similitud de Bray-Curtis. Además, se realizó un análisis de similitud (ANOSIM) de una vía y un test a posteriori de comparaciones pareadas, con el fin de determinar posibles diferencias estadísticas con base en la composición florística. Para ambas pruebas se definió como factor predictor la ubicación de la subcuenca (i.e. Turbio, Claro y Elqui).

Para determinar las variables ambientales que más influyen en la composición florística, se realizó un análisis BioEnv (Biota-Environment). En primer lugar, se realizó una prueba de Draftsman Plot, la cual permitió eliminar variables correlacionadas. Posteriormente, se trabajó con la matriz biológica (Tabla 4), y se confeccionó una matriz de datos ambientales (Tabla 3), en la cual se incluyeron 15 variables medidas en el trabajo de campo. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software Primer v.6 (Clarke & Gorley, 2006).

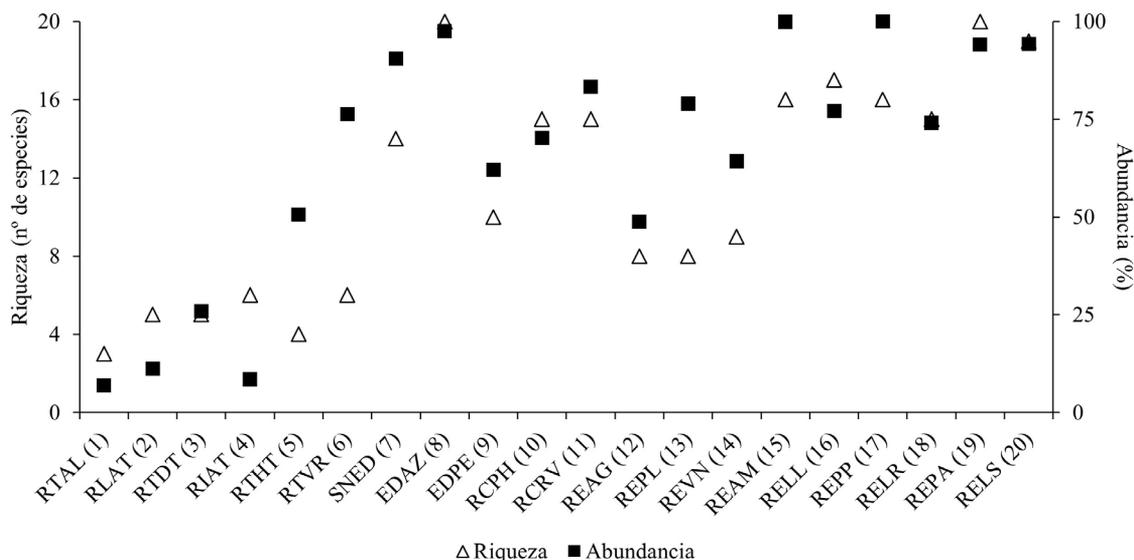
**Tabla 3.** Matriz de variables ambientales medidas en las estaciones de muestreo de la cuenca del río Elqui. Subcuenca del Río Turbio (estaciones 1-6), subcuenca del río Claro (estaciones 7-11), subcuenca del río Elqui (estaciones 12-20). Las abreviaciones de las estaciones de muestreo siguen la Tabla 1.

Variable	Unidad	Tipo	Instrumental	RTAL (1)	RLAT (2)	RTDT (3)	RIAT (4)	RTHT (5)	RTVR (6)	SNED (7)	EDAZ (8)	EDPE (9)	RCPH (10)	RCRV (11)	REAG (12)	REPL (13)	REVN (14)	REAM (15)	RELL (16)	REPP (17)	RELA (18)	RELS (19)	REPA (20)
Oxígeno disuelto	mg/l	Agua	Hanna HI 9828	7,4	6,2	5,2	7,6	7,5	7,5	8,1	6,8	7,1	7,5	7,1	7,8	8,2	7,3	8,7	10,4	9,4	9,5	7,6	5,9
pH	-	Agua	Hanna HI 9828	6,35	7,67	7,8	8,23	8,78	8,82	8,2	8,18	8,26	8,29	8,71	7,78	8,21	7,91	7,03	8,96	8,63	8,02	8,16	7,35
Saturación de oxígeno	%	Agua	Hanna HI 9828	88	76	63	92	78	73	77	76	68	88	82	89	76	68	92	96	91	63	64	52
Sólidos disueltos totales	ppm	Agua	Hanna HI 9828	1050	335	545	196	472	432	65	80	141	173	178	362	363	372	358	346	339	371	510	938
Temperatura	°C	Agua	Hanna HI 9828	12	15,7	15,5	18,4	19,4	19,8	12,9	15,8	15,9	19,3	19,5	16,1	18,4	23,2	17	21,4	21,5	22,5	21,9	17,4
Velocidad	m/s	Agua	Hanna HI 9828	1,33	1,14	1,46	1,275	0,77	1,06	0,125	0,69	0,48	0,565	0,47	1,6	1,005	0,245	1,595	0,98	1,35	0,95	0,085	0,52
Potencial Redox	µS/cm	Sedimento	Hanna HI 98183	48,2	51,8	49,3	33,5	11,6	5,2	-2,3	29,7	33,1	24,1	13,3	14,5	10,9	11,5	2,6	-0,4	5,3	14,2	8,6	12,71
Temperatura	°C	Sedimento	Hanna HI 98183	10,4	13,5	17,1	17,5	19,1	20,4	13,3	13	15,7	19,4	23,3	15,9	18	19,2	18,5	22,2	19,5	18,8	18	8,1
Altitud	msnm	Topografía	Altimetro	2081	2082	2007	1627	1213	870	2487	1677	1202	877	830	680	666	602	391	342	281	190	115	10
Ancho del cauce	m	Topografía	Telémetro	4	4,5	8,4	6,4	5,5	6	0,8	4	3,6	7,4	9,2	4,3	7,5	8,2	17,5	11,1	12,7	8	6,6	4
Profundidad	cm	Topografía	Profundímetro	0,27	0,56	0,37	0,34	0,65	0,61	0,06	0,43	0,35	0,37	0,4	0,62	0,48	0,35	0,25	0,11	0,39	0,49	0	0,11
Arena	%	Sustrato	AVD	20	20	20	5	5	5	30	20	60	15	40	25	5	30	10	15	30	15	20	40
Bloques y piedras	%	Sustrato	AVD	40	30	15	10	10	25	0	10	0	30	5	40	40	5	0	0	20	10	15	0
Cantos y gravas	%	Sustrato	AVD	20	30	35	80	80	65	65	60	30	50	40	30	50	40	80	80	40	70	35	30
Limo y arcilla	%	Sustrato	AVD	20	20	10	5	5	5	5	10	10	5	15	5	5	25	10	5	10	5	10	30

## RESULTADOS

Se registró una riqueza de 51 especies de plantas vasculares acuáticas y una carófito para la cuenca del río Elqui, de las cuales dos son endémicas del Cono Sur, 23 exóticas y 27 nativas (Tabla 2). En cuanto a los hábitos de crecimiento, aparecen dos flotantes libres, dos natantes, seis sumergidas y 42 emergentes. La familia mejor representada fue Cyperaceae con nueve especies, en tanto que a nivel de géneros destacan *Hydrocotyle* y *Juncus*, con tres especies cada uno. Las especies con mayor valor de importancia son *Nasturtium officinale* (Brassicaceae), *Eleocharis pachycarpa* (Cyperaceae) y *Equisetum giganteum* (Equisetaceae; Tabla 4). La mayor riqueza de especies se registró en las estaciones EDAZ (20 especies) y REPA (20 especies), en tanto que la menor se obtuvo en RTAL (3 especies; Fig. 2). La mayor cobertura del área independientemente de las especies ocurrió en la estación REPP (100 % de cobertura), en tanto que la menor fue registrada en RTAL (6,9 %; Fig. 2). Los promedios de riqueza y abundancia para la cuenca del río Elqui fueron de 11,5 especies y 65,7 % de cobertura, respectivamente.

A nivel de subcuencas, el río Turbio presenta una riqueza promedio de 4,8 especies y una cobertura promedio de 29,9 %. Cinco especies son exóticas y 10 nativas. Los hábitos de crecimiento se componen de dos plantas sumergidas y 13 emergentes. Se registró una especie que crece exclusivamente en la subcuenca de río Turbio (*Juncus stipulatus*; Tabla 4) y el mayor valor de importancia fue de *Equisetum giganteum*. La subcuenca del río Claro exhibe una riqueza promedio de 14,8 especies y una cobertura promedio de 80,8 %. Dos especies son endémicas del Cono Sur, 16 exóticas y 20 nativas. Los hábitos de crecimiento se conforman de dos especies natantes, dos sumergidas y 34 emergentes. Se registraron 11 especies que habitan exclusivamente en la subcuenca del río Claro, de las cuales siete sólo se encuentran en SNED (Tabla 4), el mayor valor de importancia fue de *Apium nodiflorum*. Finalmente, la subcuenca del río Elqui presenta una riqueza promedio de 14,2 especies y una abundancia promedio de 81,3 % de cobertura. Una especie es endémica del Cono Sur, 17 son nativas y 19 exóticas. Los hábitos de crecimiento se componen de dos especies flotantes libres, dos natantes, seis sumergidas y 27 emergentes.



**Fig. 2.** Riqueza y abundancia de especies por estación de muestreo. Subcuenca del río Turbio (estaciones 1-6), subcuenca del río Claro (estaciones 7-11), subcuenca del río Elqui (estaciones 12-20). Las abreviaciones de las estaciones de muestreo siguen la Tabla 1.

**Tabla 4.** Inventario de las especies de macrófitas registradas en la cuenca del Río Elqui y su respectivo porcentaje de cobertura por estación de muestreo. Para cada especie también se indica la frecuencia absoluta (FA), frecuencia relativa (FR), cobertura absoluta (CA), cobertura relativa (CR) y valor de importancia (VI). Subcuenca del Río Turbio (estaciones 1-6), subcuenca del Río Claro (estaciones 7-11), subcuenca del Río Elqui (estaciones 12-20). Las abreviaciones de las estaciones de muestreo siguen la Tabla 1.

Especie	RTAL (1)	RLAT (2)	RTDT (3)	RIAT (4)	RHTH (5)	RTVR (6)	SNED (7)	EDAZ (8)	EDPE (9)	RCPH (10)	RCRV (11)	REAG (12)	REPL (13)	REVN (14)	REAM (15)	RELL (16)	REPP (17)	RELR (18)	REPA (19)	RELS (20)	FA	FR	CA	CR	VI	
<i>Agrostis capillaris</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	7,9	12,3	6,5	0	0	1	1	1	0	1,1	8,6	2,9	11	4,8	44,5	3,4	8,2	
<i>Alisma lanceolatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0,4	1	0,1	0,5	
<i>Apium nodiflorum</i>	0	0	0	0	0	0	6,9	2,2	23,4	8	1,2	0	0	0	7,6	6	11,1	2,5	26	9,7	11	4,8	104,9	8,1	12,9	
<i>Arundo donax</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	7,7	1	0	0	1	0	0	0	0	0	5	2,2	11,8	0,9	3,1	
<i>Azolla filiculoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0,9	2	0,2	1,1	
<i>Baccharis sagittalis</i>	0	0	0	0	0	0	2,9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,4	2,9	0,2	0,6	
<i>Cardamine volckmanii</i>	0	0	0	0	0	0	17,3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,9	18,4	1,4	2,3	
<i>Carex acutata</i>	0	0	0	0	0	0	0	1,8	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	1,3	3,9	0,3	1,6	
<i>Carex gayana</i>	0	0	0	0	0	0	2,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,4	2,5	0,2	0,6	
<i>Cerastium humifusum</i>	0	0	0	0	0	0	2,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,4	2,3	0,2	0,6	
<i>Chara vulgaris</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	38,1	7,1	0	3,1	7,5	5	2,2	56,7	4,3	6,5	
<i>Cotula coronopifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,2	2,4	2	0,9	3,7	0,3	1,2	
<i>Cyperus eragrostis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	14,2	9	0	0	0	1,9	0	0	1	0	0	0	5	2,2	27,2	2,1	4,3	
<i>Disticlis spicata</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2,1	0	0	0	1	1	1	0	1,1	0	0	6	2,6	7,2	0,5	3,1	
<i>Eleocharis pachycarpa</i>	0	2,9	0	3,5	0	1	0	7,2	1	1	2,5	2,7	15,3	38,3	0	1	1	4,2	1,5	1,9	15	6,5	85,4	6,5	13,0	
<i>Eleocharis pseudoalibibracteata</i>	0	0	0	0	0	0	16,9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,4	16,9	1,3	1,7	
<i>Equisetum bogotense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	7,6	1	0	0	0	1	0	4	1,7	10,7	0,8	2,5	
<i>Equisetum giganteum</i>	0	0	0	0	30,1	45,8	0	1	0	1	1,5	27,3	12,1	1,1	1	0	0	0	0	0	9	3,9	121,1	9,2	13,1	
<i>Erythranthe depressa</i>	0	0	0	0	0	0	13,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,4	13,9	1,1	1,5	
<i>Erythranthe lutea</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1,7	8,5	4	1,7	12,3	0,9	2,6	
<i>Habenaria pumila</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1,3	3	0,2	1,5	
<i>Hydrocotyle modesta</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	5	2,2	5	0,4	2,6	
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	41	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9,5	2	0,9	50,5	3,8	4,7
<i>Hydrocotyle verticillata</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	25,8	22,4	3,2	1	0	0	1	1,1	0	1	0	8	3,5	56,7	4,3	7,8	
<i>Juncus balticus subsp. mexicanus</i>	1	0	19,7	1	0	0	10,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1,7	32,1	2,4	4,1	

Especie	RTAL (1)	RLAT (2)	RTDT (3)	RIAT (4)	RTHT (5)	RTVR (6)	SNED (7)	EDAZ (8)	EDPE (9)	RCPH (10)	RCRV (11)	REAG (12)	REPL (13)	REVN (14)	REAM (15)	RELL (16)	REPP (17)	RELR (18)	REPA (19)	RELS (20)	FA	FR	CA	CR	VI
<i>Juncus pallescens</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,9	2	0,2	1,1
<i>Juncus stipulatus</i>	4,9	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,9	7,9	0,6	1,5
<i>Limnolobium laevigatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0,4	1	0,1	0,5
<i>Ludwigia pepioides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	8,3	26,1	23,1	17,7	5	2,2	76,3	5,8	8,0
<i>Mentha aquatica</i>	0	0	0	0	0	0	0	2,8	0	0	0	0	0	0	1,7	0	0	0	1	0	3	1,3	5,5	0,4	1,7
<i>Mentha pulegium</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,4	1	0,1	0,5
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	0	1,3	0	0	0	0	0	16	0	0	23,9	0	0	0	12,4	10,2	9	1	0	0	7	3,1	74,1	5,6	8,7
<i>Myriophyllum quitense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,1	0	0	0	1	0,4	1,1	0,1	0,5
<i>Nasturtium officinale</i>	0	0	0	0	0	0	0	1,4	9,7	2,5	1	0	0	0	32,7	1	43,1	11,8	16,3	6,7	10	4,3	126,3	9,6	13,9
<i>Phyla nodiflora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,8	1	0,4	1,8	0,1	0,5
<i>Phylloscirus acaulis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,4	1	0,1	0,5
<i>Polygonum hydroperoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1,4	1	0	8	3,5	8,4	0,6	4,1
<i>Polygonum australis pusillus</i>	0	0	1,2	1	1,5	15,7	1	0	1	1	1	1	0,9	1	1	1	1,3	1	1	1	17	7,4	32,7	2,5	9,9
<i>Potamogeton peduncularis</i> var. <i>peduncularis</i>	0	0	0	0	0	0	0	12,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4,1	2	0,9	16,5	1,3	2,2
<i>Ranunculus peduncularis</i>	0	0	0	0	0	0	0	7,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,4	7,4	0,6	1,0
<i>Ranunculus repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	1,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,4	1,8	0,1	0,5
<i>Rhodoscirtus asper</i>	0	0	1	1	18,1	11,8	0	0	1	2,5	2	8,2	1	6,5	7,4	1	0	0	1,3	0	13	5,6	62,9	4,8	10,4
<i>Rorippa sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,4	1	0,1	0,5
<i>Rumex conglomeratus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	1,3	3	0,2	1,5
<i>Salix babylonica</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1,3	3	0,2	1,5
<i>Samolus repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	3	1,3	3	0,2	1,5
<i>Schoenoplectus americanus</i>	0	5	1	0	0	0	0	5,2	0	0	0	0	4,1	0	0	1	1	1,1	1,2	5,3	9	3,9	25,2	1,9	5,8
<i>Schoenoplectus californicus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9,4	0	38,3	5,7	0	0	0	0	0	0	3	1,3	53,5	4,1	5,4
<i>Stuckenia filiformis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	9,7	3,4	17,1	0	9,6	5	2,2	41,1	3,1	5,3	
<i>Typha angustifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9,2	0	0	0	0	0	0	1	2	0,9	10,3	0,8	1,7
<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	0	0	0	0	0	0	1,7	1,7	0	1	1	0	0	0	9,3	1	3,5	1,4	1	1	10	4,3	22,8	1,7	6,0
<i>Zinnichella palustris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19,5	1,1	5,9	1,8	0	0	4	1,7	28,4	2,2	3,9



Limache, Marga-Marga, Reñaca y Viña del Mar, en donde se registraron 13, 41, 73 y 80 especies de macrófitas respectivamente (Palma *et al.*, 1978; Palma *et al.*, 1987; San Martín *et al.*, 2001; Arancibia & Araya, 2014). Cabe también mencionar un estudio llevado a cabo en el río Aconcagua (Región de Valparaíso), donde se determinó una riqueza de 20 especies de macrófitas (Arancibia, 2006). Esta diferencia en comparación con nuestros resultados viene dada principalmente por la menor superficie estudiada, ya que sólo se prospectó el área de la desembocadura del río Aconcagua. En el escenario sudamericano destacan los trabajos realizados en Brasil (França *et al.*, 2003; Henry-Silva *et al.*, 2010) y Argentina (Jocou & Gandullo 2020). En dos de los tres estudios mencionados anteriormente se registró un gran número de especies, 121 en el estado de Bahía, Brasil (França *et al.*, 2003) y 137 en los humedales del norte de la Patagonia, Argentina (Jocou & Gandullo 2020). Las notorias diferencias de riqueza respecto del río Elqui probablemente se pueden atribuir a factores climáticos (Schlesinger & Bernhardt 2013) o condiciones locales que afectan directamente a la presencia de macrófitas (Ramírez & San Martín 2006). Además, se debe tener en cuenta la heterogeneidad ambiental y el mayor número de cursos de agua muestreados en ambos casos. Para el río Apodi-Mossoro (Brasil), Henry-Silva *et al.* (2010) registraron una riqueza de 40 especies de macrófitas, siendo Cyperaceae una de las familias mejor representadas del estudio.

La diversidad florística encontrada en la cuenca del río Elqui es consecuencia de las importantes variaciones en las condiciones de hábitats, determinadas de manera conjunta por la variabilidad del relieve, la diferencia de altitud, la influencia de la salinidad marina (en las estaciones más bajas) y la heterogeneidad del sustrato alóctono acumulado por la actividad antrópica. La riqueza de macrófitas reportada en el presente estudio, representa alrededor del 10 % de la flora acuática y palustre documentada para el país (Hauenstein, 2006; Ramírez & San Martín, 2006). Tal porcentaje es muy importante, si se considera que el río Elqui presenta un flujo de agua no siempre constante, convirtiéndolo en un río de alta vulnerabilidad (Cepeda *et al.*, 2008). A nivel de subcuencas, la mayor diferencia en cuanto a riqueza se presentó en el río Turbio, donde destaca el bajo número de especies en comparación al río Claro y al río Elqui. Esto podría tener su explicación en el

desarrollo de actividades mineras que tuvieron lugar en las zonas más cercanas a la cabecera del río Turbio, lo que generó residuos que eventualmente pudieron afectar la calidad de vida de las plantas. Además, podrían estar influyendo otros factores medidos en el campo, tales como el mayor porcentaje de piedras en el sustrato, lo que dificulta el enraizamiento de las plantas (Ramírez & San Martín, 2006) y los valores de sólidos disueltos totales, que de manera indirecta podrían estar indicando una menor calidad de agua en comparación a las otras dos subcuencas.

A pesar de existir un dominio considerable de las especies de hábito emergente, es importante señalar que el espectro biológico se encuentra completo, exhibiendo representantes de todas las formas de crecimiento propias de las macrófitas. En este sentido, cabe destacar la presencia de seis especies sumergidas y dos flotantes libres, lo cual es relevante tratándose de un sistema fluvial, ya que estas formas de crecimiento se desarrollan de mejor manera en sistemas lénticos (San Martín *et al.*, 2001; Urrutia *et al.*, 2017a). Con relación a esto, la velocidad del flujo de agua es un parámetro que incide de manera importante en el crecimiento y la distribución de las especies acuáticas (Janauer *et al.*, 2010). Además, determina la permanencia de una planta, el éxito de colonización en ciertos hábitats (Riis *et al.*, 2008) e influye en la composición de especies, biomasa, morfología y metabolismo de las plantas (Chambers *et al.*, 1991).

A nivel de familia, los resultados evidencian que Cyperaceae es la más importante de acuerdo con el número de especies, una situación esperable, ya que sus representantes se encuentran generalmente restringidos a ambientes húmedos, siendo común encontrarlos a orillas de cuerpos de agua lacustres, fluviales y como importantes componentes de la flora de humedales (Smith *et al.*, 2004). La destacada presencia de esta familia en los ambientes acuáticos se debe al desarrollo de rizomas y estolones que facilitan su propagación vegetativa (França *et al.*, 2003; Matias *et al.*, 2003).

Mención especial merecen las especies exóticas, cuyo aporte en el presente estudio es relevante, en circunstancias que configuran más del 40 % del espectro florístico. En este sentido, son las especies de hábito acuático las que presentan mayor potencial de convertirse en invasoras (Urrutia *et al.*, 2017b; Urrutia-Estrada & Hauenstein, 2021), en muchos casos incluso más que sus contrapartes terrestres

(Gordon *et al.*, 2012). Los sistemas de aguas corrientes (fluviales), están entre los ambientes más invadidos a escala global (Hejda *et al.*, 2015), probablemente debido a que el agua actúa como un buen agente dispersor de propágulos (Johansson & Nilson, 1993). Lo anterior obedece a las múltiples estructuras heterogéneas que presentan los sistemas fluviales, caracterizados por altas tasas de conectividad, simplicidad en el transporte de propágulos y variedad de microhábitats (Gurnell *et al.*, 2008).

La aparición de especies como *Cotula coronopifolia* y *Phyla nodiflora* en la estación más cercana al mar (RELS), da cuenta de la influencia de la salinidad en la zona de la desembocadura del río Elqui. En este sentido, los ambientes tipo estuarios generan una heterogeneidad en las propiedades físico-químicas del agua, lo que da como resultado la conformación de hábitats únicos e importantes para algunas especies de plantas (Mucina *et al.*, 2006).

Si bien la latitud actúa como uno de los factores más importantes en determinar la riqueza de una comunidad (Stevens, 1989), la altitud también juega un rol importante (Lacoul & Freedman, 2006; Murphy *et al.*, 2019). Así lo refrenda el resultado del análisis Bio-Env, en donde esta última variable asoma como la más importante en configurar la comunidad de macrófitas de la cuenca del río Elqui. En este contexto, cabe señalar que la estación de muestreo con mayor elevación (SNED, 2487 msnm), muestra una configuración de especies algo distinta, lo que provoca un aislamiento florístico del resto del área de estudio (Fig. 3). Estos resultados se condicen de buena manera con antecedentes recientes, los cuales demuestran que si bien la altitud no es un buen predictor de la riqueza de especies en cuerpos de agua altoandinos (Fernández-Aláez *et al.*, 2018), puede influir de manera importante en exhibir un ensamble de especies distinto al de las otras zonas de menor altitud. Esto último lo refuerza el registro exclusivo de *Erythranthe depressa* en SNED, una de las dos especies endémicas registradas en el presente estudio.

Las prospecciones florísticas por básicas que parezcan son de gran utilidad, ya que constituyen la base del conocimiento relativo a la biodiversidad, lo que posteriormente permite desarrollar estrategias de conservación y determinar las acciones a

seguir en la gestión de los recursos naturales. La generación de este tipo de información es un aporte valioso en lo que concierne a la estructura y al funcionamiento de los ambientes fluviales, lo que repercutirá en un manejo más eficiente de los sistemas acuáticos continentales.

## CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

JUE llevó a cabo el diseño muestral y realizó la colecta de datos en terreno. Ambos autores participaron en el análisis de datos y redacción del manuscrito.

## AGRADECIMIENTOS

Al proyecto ANID FB210006 y a la licitación pública 612228-9-LE19, de la Seremi del Medio Ambiente de la Región de Coquimbo, Chile.

## BIBLIOGRAFÍA

- ARANCIBIA, J. 2006. Flora vascular en la desembocadura del Río Aconcagua, V Región Chile. *An. Mus. Hist. Nat. Valpo.* 25: 34-46.
- ARANCIBIA, J. & M. ARAYA. 2014. Diversidad, abundancia y distribución de la flora vascular del estero de Viña del Mar, región de Valparaíso, Chile. *An. Mus. Hist. Nat. Valpo.* 27: 15-27.
- BAEZA, M., R. RODRÍGUEZ & O. TORO-NÚÑEZ. 2019. Flora vascular de la Laguna Avendaño, Provincia de Diguillín, Chile. *Gayana Bot.* 76: 74-83. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432019000100074>
- CEPEDA, J., C. ZULETA & F. LÓPEZ. 2008. Síntesis: los sistemas naturales de la cuenca del Río Elqui en el contexto del cambio climático. En CEPEDA, P. (ed.). *Los sistemas naturales de la cuenca del Río Elqui (Región de Coquimbo, Chile). Vulnerabilidad y cambio del clima*, pp. 337-379. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena.
- CHAMBERS, P., E. PREPAS, H. HAMILTON & M. BOTHWELL. 1991. Current velocity and its effect on aquatic macrophytes in flowing waters. *Ecol. Appl.* 1: 249-257. <https://doi.org/10.2307/1941754>
- CLARKE, K. & R. GORLEY. 2006. *Plymouth routines in multivariate ecological research*. Primer-E. Plymouth Marine Laboratory, London.

- CONTE, A. 1986. Vulnerabilidad a los eventos naturales catastróficos de los valles Elqui, Limari y Choapa, IV region. *Revista Geográfica de Chile Terra Australis*. 29: 103-130.
- DAVIES, B., M. THOMS, K. WALKER, J. O'KEEFFE & J. GORE. 1994. Drylands rivers: Their ecology, conservation and management. In CALLOW, P. & G. PETTS (eds.), *The river handbook*, pp. 484-511. Blackwell, Oxford.  
<https://doi.org/10.1002/9781444313871.ch25>
- DESMET, N., S. VAN BELLEGHEM, P. SEUNTJENS, T. BOUMA, K. BUIS & P. MEIRE. 2011. Quantification of the impacts of macrophytes on oxygen dynamics and nitrogen retention in a vegetated lowland river. *Phys. Chem. Earth*. 36: 479-489. <https://doi.org/10.1016/j.pce.2008.06.002>
- DITOMASO, J. & E. HEALY. 2003. *Aquatic and riparian weeds of the west*. University of California, Oakland.
- FERNÁNDEZ-ALÁEZ, C., M. FERNÁNDEZ-ALÁEZ, F. GARCÍA-CRIADO & J. GARCÍA-GIRÓN. 2018. Environmental drivers of aquatic macrophyte assemblages in ponds along an altitudinal gradient. *Hydrobiologia* 812: 79-98.  
<https://doi.org/10.1007/s10750-016-2832-5>
- FRANÇA, F., E. MELO, A. GÓES, D. ARAÚJO, M. BEZERRA, H. RAMOS, I. CASTRO & D. GOMES. 2003. Flora vascular de açudes de uma região do semi-árido da Bahia, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 17: 549-559.  
<https://doi.org/10.1590/S0102-33062003000400008>
- FUENTES, N., P. SÁNCHEZ, A. PAUCHARD, J. URRUTIA, L. CAVIERES & A. MARTICORENA. 2014. *Plantas invasoras del centro-sur de Chile: una guía de campo*. Laboratorio de Invasiones Biológicas, Universidad de Concepción, Concepción.
- GÓMEZ, R., M. VIDAL-ABARCA & M. SUÁREZ. 2001. Importance of the subsurface-surface water interaction in the wetland structure and dynamic in arid and semiarid areas. In: GRIEBLER, C., D. DANIELOPOL, J. GIBERT, H. NACHTNEBEL & J. NOTENBOOM (eds.), *Groundwater ecology. A tool for management of water resources*, pp. 317-322. European Commission-Environment and Climate Programme, Belgium.
- GORDON, D., C. GANTZ, C. JERDE, W. CHADDERTON, R. KELLER & P. CHAMPION. 2012. Weed risk assessment for aquatic plants: Modification of a New Zealand system for the United States. *PLoS ONE* 7: e40031.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040031>
- GUEVARA, S., J. OYARZÚN & H. MATURANA. 2006. Geoquímica de las aguas del Río Elqui y de sus tributarios en el período 1975-1995: factores naturales y efecto de las explotaciones mineras en sus contenidos de Fe, Cu y As. *Agric. Téc.* 66: 57-69.  
<http://dx.doi.org/10.4067/S0365-28072006000100007>
- GURNELL, A., K. THOMPSON, J. GOODSON & H. MOGGRIDGE. 2008. Propagule deposition along river margins: linking hydrology and ecology. *J. Ecol.* 96: 553-565.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01358.x>
- HAUENSTEIN, E., F. BARRIGA & P. DE LOS RÍOS. 2011. Macrophytes assemblages in mountain lakes of Huerquehue National Park (39°S, Araucanía Region, Chile). *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 39: 593-599.  
<https://doi.org/10.3856/vol39-issue3-fulltext-19>
- HAUENSTEIN, E. & J. URRUTIA-ESTRADA. 2018. Flora hidrófila de La Araucanía. En HERNÁNDEZ, M., A. BEJCEK & A. MUÑOZ-PEDREROS (eds.), *Humedales. La importancia de su valorización y conservación en la Región de La Araucanía*, pp. 15-26. CEA Ediciones. Ministerio del Medio Ambiente, Temuco.
- HEJDA, M., M. CHYTRÝ, J. PERGL & P. PYŠEK, 2015. Native-range habitats of invasive plants: are they similar to invaded range habitats and do they differ according to the geographical direction of invasion? *Divers. Distrib.* 21: 312-321.  
<https://doi.org/10.1111/ddi.12269>
- HENRY-SILVA, G., R. MOURA & L. DANTAS. 2010. Richness and distribution of aquatic macrophytes in Brazilian semi-arid aquatic ecosystems. *Acta Limnol. Bras.* 22: 147-156.  
<https://doi.org/10.4322/actalb.02202004>
- JANAUER, G., U. SCHMIDT-MUMM & B. SCHMIDT. 2010. Aquatic macrophytes and water current velocity in the Danube River. *Ecol. Eng.* 36: 1138-1145. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2010.05.002>
- JOCOU, A. & R. GANDULLO. 2020. Diversidad de plantas vasculares de los humedales de la Norpatagonia (Argentina). *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat.* 22: 131-154.
- JOHANSSON, M. & C. NILSSON. 1993. Hydrochory, population dynamics and distribution of the clonal aquatic plant *Ranunculus lingua*. *J. Ecol.* 81: 81-91.  
<https://doi.org/10.2307/2261226>
- LACOU, P. & B. FREEDMAN. 2006. Relationships between aquatic plants and environmental factors along a steep Himalayan altitudinal gradient. *Aquat. Bot.* 84: 3-16.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.06.011>

## J. Urrutia-Estrada y M. Romero-Mieres - Macrófitas de la cuenca del río Elqui

- MADSEN, J., P. CHAMBERS, W. JAMES, E. KOCH & D. WESTLAKE. 2001. The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia* 444: 71-84.  
<https://doi.org/10.1023/A:1017520800568>
- MATIAS, L., E. AMADO & E. NUNES. 2003. Macrófitas acuáticas da lagoa de Jijoca de Jericoacoara, Ceará, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 17: 623-631.  
<https://doi.org/10.1590/S0102-33062003000400015>
- MUCINA, L., J. ADAMS, I. KNEVEL, M. RUTHERFORD, M. POWRIE, J. BOLTON, H. VAN DER MERWE, J. ANDERSON, T. BORNMAN, A. LE ROUX & J. JANSSEN. 2006. Coastal vegetation of South Africa. In: MUCINA, L. & M. RUTHERFORD (eds.), *The vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland*, pp. 658-697. SANBI, Pretoria.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & H. ELLENBERG. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- MURPHY, K., A. EFREMOV, T. DAVIDSON, E. MOLINA-NAVARRO, K. FIDANZA, T. CRIVELARI, P. CHAMBERS, J. TAPIA, S. VARANDAS, I. SPRINGUEL, M. KENNEDY, R. MORMUL, E. DIBBLE, D. HOFSTRA, B. LUKÁCS, D. GEBLER, L. BAASTRUP-SPOHR & J. URRUTIA-ESTRADA. 2019. World distribution, diversity and endemism of aquatic macrophytes. *Aquat. Bot.* 158.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2019.06.006>
- PALMA, A., J. GONZÁLEZ-BARRIENTOS, C. REYES & R. RAMOS-JILIBERTO. 2013. Biodiversidad y estructura comunitaria de ríos en las zonas árida, semiárida y mediterránea-norte de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 86: 1-14.  
<http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2013000100001>
- PALMA, B., F. SAIZ & C. PIZARRO. 1978. Variaciones de la taxocenosis de hidrófitas en el curso del estero Limache. *An. Mus. Hist. Nat. Valpo.* 11: 61-67.
- PALMA, B., C. SAN MARTÍN, M. ROSALES, L. ZUÑIGA & C. RAMÍREZ. 1987. Distribución espacial de la flora y la vegetación acuática y palustre del estero Marga-Marga en Chile Central. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México* 14: 125-132.
- RAMÍREZ, C., R. GODOY, D. CONTRERAS & E. STEGMAIER. 1982. *Guía de plantas acuáticas y palustres valdivianas*. Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile. Valdivia.
- RAMÍREZ, C. & J. SAN MARTÍN. 1984. Hydrophilous vegetation of a coastal lagoon in central Chile. *J. Ecol. Environ.* 10: 93-110.
- RAMÍREZ, C. & C. SAN MARTÍN. 2006. Diversidad de macrófitos chilenos. En VILA, I., A. VELOSO, R. SCHLATTER & C. RAMÍREZ (eds.), *Macrófitas y vertebrados de los sistemas límnicos de Chile*, pp. 21-61. Editorial Universitaria, Santiago.
- RAMÍREZ, C. & C. SAN MARTÍN. 2018. Flora acuática. En FIGUEROA, A., J. ROVIRA, S. FLORES, C. TALA, R. AVILÉS, J. ORELLANA, J. FERREYRA, P. DÍAZ & A. ARMENDARIZ (eds.), *Biodiversidad de Chile. Patrimonio y desafíos*, pp. 219-227. Ministerio del Medio Ambiente, Santiago.
- RAMÍREZ, C., J. SAN MARTÍN, C. SAN MARTÍN & D. CONTRERAS. 1987. Estudio florístico y vegetacional de la Laguna El Peral, Quinta Región de Chile. *Rev. Geogr. Valpo.* 18: 105-120.
- RIIS, T., A. SUREN, B. CLAUSEN & K. SAND-JENSEN. 2008. Vegetation and flow regime in lowland streams. *Freshwater Biol.* 58: 1531-1543.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.01987.x>
- RODRÍGUEZ, R. & V. DELLAROSSA. 1998. *Plantas vasculares acuáticas en la Región del Biobío*. Universidad de Concepción, Concepción.
- RODRÍGUEZ, R., C. MARTICORENA, D. ALARCÓN, C. BAEZA, L. CAVIERES, V. FINOT, N. FUENTES, A. KIESSLING, M. MIHOC, A. PAUCHARD, E. RUÍZ, P. SÁNCHEZ & A. MARTICORENA. 2018. Catálogo de las plantas vasculares de Chile. *Gayana Bot.* 75: 1-430.  
<http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432018000100001>
- SAN MARTÍN, C., Y. PÉREZ, D. MONTENEGRO & M. ÁLVAREZ. 2011. Diversidad, hábito y hábitat de macrófitos acuáticos en la Patagonia occidental (Región de Aisén, Chile). *An. Inst. Patagon.* 39: 23-41.  
<http://dx.doi.org/10.4067/S0718-686X2011000100002>
- SAN MARTÍN, C., C. RAMÍREZ, J. SAN MARTÍN & R. VILLASEÑOR. 2001. Flora y vegetación del estero Reñaca (V Región, Chile). *Gayana Bot.* 58: 31-46.  
<http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432001000100004>
- SANDOVAL, V., C. RAMÍREZ, C. SAN MARTÍN, O. VIDAL, M. ÁLVAREZ, A. MARTICORENA & Y. PÉREZ. 2016. Diversidad vegetal en las cuencas de los ríos Baker y Pascua (Aisén, Patagonia Chilena). *Bosque* 37: 243-253.  
<http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002016000200003>
- SCULTHORPE, C. 1967. *The biology of aquatic vascular plants*. Edward Arnold, London.  
<https://doi.org/10.1126/science.160.3824.179-a>

- SMITH, N., S. MORI, A. HENDERSON, D. STEVENSON & S. HEALD. 2004. *Flowering plants of the Neotropics*. Princeton University Press, New Jersey. <https://doi.org/10.2307/25065340>
- STEUBING, L., R. GODOY & M. ALBERDI. 2002. *Métodos de ecología vegetal*. Editorial Universitaria, Santiago.
- STEVENS, G. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *Am. Nat.* 133: 240-256. <https://doi.org/10.1086/284913>
- URRUTIA-ESTRADA, J & E. HAUENSTEIN. 2021. Plantas acuáticas invasoras presentes en el Cono-Sur de Sudamérica. *Bioinvasiones* 8: 19-26.
- URRUTIA, J., R. RIVERA, E. HAUENSTEIN & P. DE LOS RÍOS. 2012. Uso de modelos nulos para explicar asociaciones de macrófitas en ambientes lénticos de la región de La Araucanía, Chile. *Phyton* 81: 7-13.
- URRUTIA, J., P. SÁNCHEZ, A. PAUCHARD & E. HAUENSTEIN. 2017a. *Flora palustre y acuática introducida en Chile*. Laboratorio de Invasiones Biológicas, Universidad de Concepción, Concepción.
- URRUTIA, J., P. SÁNCHEZ, A. PAUCHARD & E. HAUENSTEIN. 2017b. Plantas acuáticas invasoras presentes en Chile: distribución, rasgos de vida y potencial invasor. *Gayana Bot.* 74: 147-157. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432017005000324>
- VIDAL-ABARCA, M., R. GÓMEZ & M. SUÁREZ. 2004. Los ríos de las regiones semiáridas. *Ecosistemas*. 13: 16-28.
- WETZEL, R. 2001. *Limnology. Lake and river ecosystems*. Academic Press, San Diego. <https://doi.org/10.1086/380040>
- WIKUM, D. & G. SCHANHOLTZER. 1978. Application of the Braun-Blanquet cover-abundance scale for vegetation analysis in land development studies. *Environ. Manage.* 2: 323-329. <https://doi.org/10.1007/BF01866672>
- ZULOAGA, F., M. BELGRANO & C. ZANOTTI. 2019. Actualización del catálogo de las plantas vasculares del cono sur. *Darwiniana* 7: 208-278. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2019.72.861>



# INVENTARIO FLORÍSTICO DE LA RESERVA HÍDRICA NATURAL “RÍO CARCARAÑÁ” EN LA COMUNA DE PUEBLO ANDINO (SANTA FE, ARGENTINA)

## FLORISTIC INVENTORY OF THE NATURAL WATER RESERVE “RÍO CARCARAÑÁ” IN THE MUNICIPALITY OF PUEBLO ANDINO (SANTA FE, ARGENTINA)

Eugenia Pedrero<sup>1,2\*</sup> , Mauro M. Torales<sup>1</sup>  y Germán Saigo<sup>1</sup> 

1. Museo Provincial de Ciencias Naturales “Dr. Ángel Gallardo”, San Lorenzo 1949, Rosario, Argentina.

2. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario (UNR), Campo Experimental Villarino, C.C. 14 (S2125ZAA) Zavalla, Argentina.

\*peugenia@hotmail.com.ar

### Citar este artículo

PEDRERO, E., M. M. TORALES & G. SAIGO. 2022. Inventario florístico de la Reserva Hídrica Natural “Río Carcarañá” en la comuna de Pueblo Andino (Santa Fe, Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 117-130.

 DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n1.33926>

### SUMMARY

**Background and aims:** The Natural Water Reserve “Río Carcarañá”, included within the Pampean Phytogeographic Province, is one of the few protected areas in the southern region of Santa Fe province, one which has been profoundly modified by agricultural and cattle activities. Floristic studies within the reserve have been conducted mostly over the area named “El Espinillo”, describing it as a relictual formation of native vegetation related to the Espinal Phytogeographic Province. The objectives of this article are to make a floristic survey within the boundaries of Pueblo Andino town (Iriondo department), to describe the family diversity and, to identify native and exotic species as well as relevant ones due to the phytogeographical context of the study area.

**M&M:** Field work took place during nine visits made to the area between 2014 and 2021, where specimens were collected in their reproductive stage. All this material was housed at Natural Sciences Museum “Dr. Ángel Gallardo” of Rosario city, where it was processed, determined and stored.

**Results:** The examined flora comprises 128 species grouped in 109 genera and 42 families, of which 96 are native and three are considered endemic of Argentina. The families best represented considering species richness were Poaceae, Asteraceae and Fabaceae.

**Conclusions:** This floristic inventory allows to visualize the relevance of the study area as a suitable habitat for native and characteristic species that are absent in the surrounding croplands.

### KEY WORDS

Floristic inventory, Pueblo Andino, Natural Water Reserve “Río Carcarañá”, Santa Fe.

### RESUMEN

**Introducción y objetivos:** La Reserva Hídrica Natural “Río Carcarañá”, incluida en la Provincia Fitogeográfica Pampeana, constituye una de las escasas áreas protegidas del sur de la provincia de Santa Fe (Argentina), región profundamente modificada debido a la explotación agrícola y ganadera. Los estudios florísticos previos dentro de la reserva se refieren, fundamentalmente, a la zona de “El Espinillo” y la describen como un relicto de formaciones vegetales autóctonas con elementos florísticos de la Provincia Fitogeográfica del Espinal. El presente artículo tiene como objetivos realizar un relevamiento florístico dentro de los límites de la comuna de Pueblo Andino (departamento Iriondo) y estimar la distribución de especies a nivel de familias, identificar especies nativas y exóticas, como así también, reconocer las especies relevantes en función del contexto fitogeográfico en el que se circunscribe el área de estudio.

**M&M:** Se realizaron nueve visitas y trabajo de campo al área entre 2014 y 2021 donde se colectaron ejemplares en estadio reproductivo, los cuales fueron procesados, determinados y luego depositados en el Museo de Ciencias Naturales “Dr. Ángel Gallardo” de la ciudad de Rosario.

**Resultados:** La flora examinada contiene 128 especies, agrupadas en 109 géneros y 42 familias, de las cuales 96 son nativas, y tres de ellas endémicas de Argentina. Las familias mejor representadas en cuanto a riqueza fueron Poaceae, Asteraceae y Fabaceae.

**Conclusiones:** El inventario florístico resultante permite visualizar la relevancia del área de estudio como sitio de albergue de especies vegetales nativas y características de la región, ausentes en las áreas cultivadas circundantes.

### PALABRAS CLAVE

Inventario florístico, Pueblo Andino, Reserva Hídrica Natural “Río Carcarañá”, Santa Fe.

Recibido: 20 Jul 2021  
Aceptado: 17 Dic 2021  
Publicado en línea: 20 Feb 2022  
Publicado impreso: 31 Mar 2022  
Editor: Diego Gutiérrez 

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

## INTRODUCCIÓN

La Reserva Hídrica Natural “Río Carcarañá” está localizada en el centro-sur de la provincia de Santa Fe (Argentina), en el noreste del departamento Iriondo, comprende una superficie de aproximadamente 10.020 hectáreas y constituye una de las escasas áreas protegidas del sur santafesino (Decreto provincial de creación N° 1579 de fecha 31 de mayo de 2012). Esta región se encuentra profundamente modificada como consecuencia de una larga historia de perturbaciones antrópicas que se remonta a más de un siglo; sometida primero a la ganadería y, posteriormente, a la explotación agrícola, sus ambientes naturales se vieron crecientemente degradados (Boccanelli, 2011; Menéndez & Hilbert, 2013). En las últimas dos décadas se intensificó el uso y la explotación de sus suelos a partir de la aplicación de nuevos paquetes tecnológicos (siembra directa, organismos genéticamente modificados y uso intensivo de agroquímicos a gran escala) llevando a la destrucción casi completa de la vegetación autóctona de la región (Ghersa *et al.*, 1998).

De acuerdo a Cabrera (1976) y Oyarzabal *et al.* (2018), desde el punto de vista fitogeográfico, el área de estudio se encuentra incluida en la Provincia Pampeana. Según Cabrera (1976) esta provincia se caracteriza por presentar como vegetación dominante praderas o pseudoestepas de gramíneas que forman densas matas entre las cuales crecen numerosas especies herbáceas de otras familias botánicas, acompañadas de algunos sufrutices y arbustos. Las comunidades vegetales más importantes de las pseudoestepas gramíneas son los flechillares que se caracterizan por la presencia y abundancia de *Nassella nessiana* (Trin. & Rupr.) Barkworth, *Jarava plumosa* (Spreng.) S.W.L. Jacobs & J. Everett y *Bothriochloa lagurioides* (DC.) Herte, coincidiendo con las descripciones realizadas específicamente para la provincia de Santa Fe por Lewis (1981) y Pensiero *et al.* (2005). No obstante, cabe destacar que Cabrera (1976), al igual que Cabrera & Willink (1980) y Pensiero *et al.* (2005), refiere a la presencia de bosques xerófilos con elementos florísticos del Espinal dentro de la Provincia Pampeana debido a condiciones ambientales particulares, como ocurre en ciertos sectores de las márgenes del río Carcarañá. Por su parte, Oyarzabal *et al.* (2018) proponen un mapa fisonómico-florístico de la vegetación espontánea de la Argentina que muestra la heterogeneidad dentro

de provincias fitogeográficas. En este sentido, el área de estudio se encuentra incluida en la Unidad Pseudoestepa mesofítica de *Bothriochloa lagurioides* y *Nassella* spp., dentro de la cual los autores distinguen cuatro comunidades características; una comunidad zonal: pseudoestepa mesofítica; y tres comunidades azonales: pradera húmeda, estepa de halófitas y bosque xerofítico. Finalmente, cabe destacar que de acuerdo al esquema biogeográfico de la Argentina propuesto por Arana *et al.* (2021) el área de estudio queda incluida dentro de Provincia Pampeana, caracterizada por la presencia de sabanas con Poaceae intercaladas con bosque xérico; estos autores, a diferencia de Cabrera (1976) y Oyarzabal *et al.* (2018) refieren al Espinal como un distrito dentro de la Provincia Pampeana.

A pesar de que las comunidades de plantas nativas de esta región han sido reemplazadas paulatinamente por distintos cultivos (Boccanelli, 2011), espacios tales como los bordes de alambrados y las vías férreas, los costados de rutas y caminos, los márgenes de cursos de agua, entre otros, han quedado excluidos parcialmente de dicho proceso de agriculturización, conformando reservorios para la vegetación nativa y, al mismo tiempo, una importante red de corredores biológicos (Biasatti *et al.*, 2015). En el caso particular de las márgenes del río Carcarañá, la topografía, caracterizada por las ondulaciones del terreno, constituye uno de los factores limitantes más importantes para la realización de actividades productivas. Esta limitante favorece, en algunos sectores, la conservación de la estructura de la formación típica de la sabana propia de estos corredores. En este sentido, entre los valores de conservación de la reserva se destacan, ser un área de supervivencia de especies vegetales espontáneas completamente ausentes en el agroecosistema circundante, refugio de fauna y un corredor biológico de escala regional (Biasatti *et al.*, 2017).

Los antecedentes de estudios florísticos dentro de la reserva se refieren, fundamentalmente, a la zona del “El Espinillo” ubicada en las proximidades de la ciudad de Casilda en el departamento Caseros. Dichos trabajos describen el área como un relicto de formaciones vegetales autóctonas, con presencia de elementos florísticos del Espinal (Biasatti *et al.*, 1996, 2015, 2017; Benaglia *et al.*, 1999). Si bien estos estudios son de importancia, aún se carece de un listado exhaustivo de las especies nativas y exóticas presentes en la reserva y, cabe destacar, carecen de ejemplares depositados en herbarios de referencia.





**Fig. 2.** Fisonomías representativas del área de estudio. **A:** Curso de agua y márgenes del río Carcarañá. **B:** Bosque. **C:** Pastizal con árboles dispersos. **D:** Zona baja con lagunas. Fotos de Germán Saigo y Violeta Di Doménica.

## E. Pedrero *et al.* - Inventario florístico de la Reserva Hídrica Natural “Río Carcarañá”

en gabinete. Las campañas se distribuyeron en distintas estaciones del año para obtener un muestrario de plantas que refleje la dinámica fenológica de las mismas. En relación a las últimas dos recorridas (2017 y 2021), su objetivo fue la recolección y observación de aquellas especies en las que se presentaron dudas en los relevamientos previos. Los ejemplares colectados fueron georreferenciados, fotografiados, rotulados y prensados en el campo. Las especies de la lista que no presentan número de inventario no fueron coleccionadas, aunque sí registradas fotográficamente e identificadas a campo; dichas fotografías fueron cargadas en la plataforma iNaturalist (<https://www.inaturalist.org>) donde alcanzaron grado de investigación, el respectivo DOI fue obtenido de la base de datos GBIF (<https://www.gbif.org>) y se indica en la tabla de resultados. Todo el material colectado fue depositado en el Museo de Ciencias Naturales “Dr. Ángel Gallardo” de la ciudad de Rosario, donde fue procesado.

Para la determinación taxonómica se utilizó la siguiente bibliografía: Flora de la provincia de Buenos Aires (Cabrera, 1965, 1970), Manual de la Flora de los Alrededores de Buenos Aires (Cabrera & Zardini, 1978), Flora Ilustrada de Entre Ríos (Burkart, 1969, 1974, 1979; Burkart *et al.*, 1987; Burkart & Bacigalupo, 2005), Flora Vasculosa de la Provincia de Santa Fe

(Pensiero *et al.*, 2005), Flora Argentina (Zuloaga *et al.*, 2012a, 2012b; Zuloaga *et al.*, 2014a, 2014b, 2015). Para la actualización de la nomenclatura científica se siguió la base de datos Flora del Cono Sur (IBODA, 2021).

Con la totalidad de las especies relevadas se confeccionó la lista florística correspondiente y se indicó en cada caso: la familia de pertenencia, el/los ejemplares de herbario de referencia, el estatus siguiendo los criterios de la base de datos Flora del Cono Sur (IBODA, 2021) y el hábito de crecimiento. Posteriormente, se estimó la distribución de especies en familias y se identificaron especies relevantes de acuerdo al contexto fitogeográfico en el que se circunscribe el área de estudio según Lewis & Collantes (1973), Lewis (1981), Oyarzabal *et al.* (2018) y Arana *et al.* (2021).

## RESULTADOS

La lista florística resultante del relevamiento se presenta en la Tabla 1. El inventario consta de 128 especies de plantas vasculares reunidas en 109 géneros y 42 familias. Las familias mejor representadas en función del número de especies fueron: Poaceae (26 especies), Asteraceae (16 especies), Fabaceae (ocho especies), Solanaceae (ocho especies) y Verbenaceae (seis especies).

**Tabla 1.** Lista florística de la Reserva Hídrica Natural “Río Carcarañá” en la comuna de Pueblo Andino.

Familias botánica y taxones	Número de inventario de ejemplares de herbario de referencia / DOI	Status de distribución para Argentina	Hábito
<b>Acanthaceae</b>			
<i>Dicliptera squarrosa</i> Nees	MG-B-V-00148/00195	Nativa	Hierba
<b>Amaranthaceae</b>			
<i>Alternanthera philoxeroides</i> (Mart.) Griseb.	MG-B-V-00219/00258	Nativa	Hierba
<i>Amaranthus hybridus</i> L.	MG-B-V-00132	Exótica	Hierba
<i>Iresine diffusa</i> Humb. & Bonpl. ex. Willd.	MG-B-V-00208	Nativa	Subarbusto
<b>Amaryllidaceae</b>			
<i>Zephyranthes filifolia</i> Herb. ex Kraenzl.	MG-B-V-00238/00239	Endémica	Hierba

Familias botánica y taxones	Número de inventario de ejemplares de herbario de referencia / DOI	Status de distribución para Argentina	Hábito
<b>Anacardiaceae</b>			
<i>Schinus longifolia</i> (Lindl.) Speg var. <i>longifolia</i>	MG-B-V-00187/00188/00232	Nativa	Árbol
<b>Apiaceae</b>			
<i>Conium maculatum</i> L.	MG-B-V-00237/00253/00254	Exótica	Hierba
<i>Eryngium horridum</i> Malme	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.htxewp">https://doi.org/10.15468/dl.htxewp</a>	Nativa	Hierba
<i>Hydrocotyle bonariensis</i> Lam.	MG-B-V-00216	Nativa	Hierba
<b>Apocynaceae</b>			
<i>Araujia brachystephana</i> (Griseb.) Fontella & Goyder	MG-B-V-00163/00241/00171	Nativa	Enredadera
<i>Asclepias mellodora</i> A. St.-Hil.	MG-B-V-00233	Nativa	Hierba
<i>Oxypetalum solanoides</i> Hook. & Arn.	MG-B-V-00169	Nativa	Hierba
<b>Asteraceae</b>			
<i>Achyrocline flaccida</i> (Weinm.) DC.	MG-B-V-00835	Nativa	Hierba
<i>Austro eupatorium inulifolium</i> (Kunth) R. M. King & H. Rob.	MG-B-V-00126/00152	Nativa	Arbusto
<i>Baccharis gilliesii</i> A. Gray	MG-B-V-00190/00191	Endémica	Subarbusto
<i>Baccharis notoserghila</i> Griseb.	MG-B-V-00827	Nativa	Arbusto
<i>Baccharis punctulata</i> DC.	MG-B-V-00125	Nativa	Arbusto
<i>Baccharis salicifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	MG-B-V-00257	Nativa	Arbusto
<i>Barrosoa cabrerae</i> (B.L.Rob.) R.M.King & H.Rob.	MG-B-V-00142/00143	Endémica	Hierba
<i>Bidens pilosa</i> L. var. <i>pilosa</i>	MG-B-V-00115/00197	Nativa	Hierba
<i>Chromolaena ivifolia</i> (L.) R.M. King & H. Rob.	MG-B-V-00159	Nativa	Subarbusto
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	MG-B-V-00207	Naturalizada	Hierba
<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.	MG-B-V-00131	Nativa	Hierba
<i>Hypochaeris albiflora</i> (Kuntze) C. F. Azêvedo-Gonçalves & Matzenb.	MG-B-V-00116	Nativa	Hierba
<i>Gaillardia megapotamica</i> (Spreng.) Baker var. <i>scabiosoides</i> (Arn. ex DC.) Baker	MG-B-V-00129	Nativa	Hierba
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	MG-B-V-00153/00154/834	Exótica	Hierba
<i>Microgyne trifurcata</i> Less.	MG-B-V-00203/00212	Nativa	Hierba
<i>Pascalía glauca</i> Ortega	MG-B-V-00184	Nativa	Hierba
<i>Senecio madagascariensis</i> Poir.	MG-B-V-00176	Exótica	Hierba
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	MG-B-V-00215	Exótica	Hierba

E. Pedrero *et al.* - Inventario florístico de la Reserva Hídrica Natural “Río Carcarañá”

Familias botánica y taxones	Número de inventario de ejemplares de herbario de referencia / DOI	Status de distribución para Argentina	Hábito
<i>Urolepis hecatantha</i> (DC.) R. M. King & H. Rob.	MG-B-V-00170	Nativa	Hierba
<b>Brassicaceae</b>			
<i>Brassica rapa</i> L.	MG-B-V-00234/00235	Exótica	Hierba
<i>Brassica nigra</i> (L.) W.D.J. Koch	MG-B-V-00288/291	Exótica	Hierba
<b>Bromeliaceae</b>			
<i>Tillandsia aëranthos</i> (Loisel.) L.B. Sm.	MG-B-V-00267	Nativa	Hierba epífita
<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	MG-B-V-00265/279	Nativa	Hierba epífita
<i>Tillandsia tricholepis</i> Baker	MG-B-V-00278	Nativa	Hierba epífita
<b>Cactaceae</b>			
<i>Opuntia elata</i> Salm-Dyck var. <i>obovata</i> E. Walther	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.htxewp">https://doi.org/10.15468/dl.htxewp</a>	Nativa	Suculenta
<b>Calycearaceae</b>			
<i>Acicarpa tribuloides</i> Juss.	MG-B-V-00282	Nativa	Hierba
<b>Campanulaceae</b>			
<i>Wahlenbergia linarioides</i> (Lam.) A. DC.	MG-B-V-00226	Nativa	Hierba
<b>Cannabaceae</b>			
<i>Celtis tala</i> Gillies ex Planch.	MG-B-V-0082 a 00826	Nativa	Árbol
<b>Caprifoliaceae</b>			
<i>Dipsacus fullonum</i> L.	MG-B-V-00229	Exótica	Hierba
<b>Caryophyllaceae</b>			
<i>Silene antirrhina</i> L. var. <i>antirrhina</i>	MG-B-V-00261/00264	Exótica	Hierba
<b>Chenopodiaceae</b>			
<i>Dysphania multifida</i> (L.) Mosyakin & Clemants	MG-B-V-00134	Exótica	Hierba
<b>Commelinaceae</b>			
<i>Commelina erecta</i> L.	MG-B-V-00270	Nativa	Hierba
<b>Convolvulaceae</b>			
<i>Ipomoea cairica</i> (L.) Sweet	MG-B-V-00137	Nativa	Enredadera
<i>Ipomoea purpurea</i> (L.) Roth	MG-B-V-00193/00198	Nativa	Enredadera
<b>Cyperaceae</b>			
<i>Cyperus aggregatus</i> (Willd.) Endl.	MG-B-V-00124	Nativa	Hierba
<i>Cyperus entrerianus</i> Boeck. var. <i>enterianus</i>	MG-B-V-00147	Nativa	Hierba

Familias botánica y taxones	Número de inventario de ejemplares de herbario de referencia / DOI	Status de distribución para Argentina	Hábito
<i>Cyperus rotundus</i> L.	MG-B-V-00118	Nativa	Hierba
<b>Euphorbiaceae</b>			
<i>Euphorbia dentata</i> Michx.	MG-B-V-00135	Nativa	Hierba
<b>Fabaceae</b>			
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	MG-B-V-00144	Exótica	Árbol
<i>Geoffroea decorticans</i> (Gillies ex. Hook. & Arn.) Burkart	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.htxewp">https://doi.org/10.15468/dl.htxewp</a>	Nativa	Árbol
<i>Medicago lupulina</i> L.	MG-B-V-00255	Exótica	Hierba
<i>Melilotus albus</i> Desr.	MG-B-V-00113	Exótica	Hierba
<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Lam.	MG-B-V-00114	Exótica	Hierba
<i>Parkinsonia aculeata</i> L.	MG-B-V-00174/00182/00252	Nativa	Árbol
<i>Vachellia caven</i> (Molina) Seigler & Ebinger	MG-B-V-00864	Nativa	Árbol
<i>Vigna luteola</i> (Jacq.) Benth.	MG-B-V-00186/00839	Nativa	Enredadera
<i>Trifolium repens</i> L.	MG-B-V-00185	Exótica	Hierba
<b>Gentianaceae</b>			
<i>Centaurium pulchellum</i> (Sw.) Druse	MG-B-V-00160	Exótica	Hierba
<b>Juncaceae</b>			
<i>Juncus imbricatus</i> Laharpe	MG-B-V-00218/00220/00224	Nativa	Hierba
<b>Lamiaceae</b>			
<i>Condea floribunda</i> (Briq.) Harley & J. F. B. Pastore	MG-B-V-00168	Nativa	Hierba
<i>Leonurus japonicus</i> Houtt.	MG-B-V-00263	Exótica	Hierba
<b>Lythraceae</b>			
<i>Cuphea glutinosa</i> Cham. & Schldl.	MG-B-V-00274/00275	Nativa	Hierba
<i>Heimia salicifolia</i> Link	MG-B-V-00256	Nativa	Subarbusto
<b>Malvaceae</b>			
<i>Abutilon grandifolium</i> (Willd.) Sweet	MG-B-V-00149/00150	Nativa	Arbusto
<i>Pavonia sepium</i> A. St.-Hill.	MG-B-V-00141	Nativa	Arbusto
<i>Sida rhombifolia</i> L.	MG-B-V-00117/00151	Nativa	Subarbusto
<i>Sphaeralcea bonariensis</i> (Cav.) Griseb.	MG-B-V-00138	Nativa	Subarbusto
<i>Modiolastrum gilliesii</i> (Steud.) Krapov.	MG-B-V-00242	Nativa	Hierba
<b>Meliaceae</b>			

E. Pedrero *et al.* - Inventario florístico de la Reserva Hídrica Natural “Río Carcarañá”

Familias botánica y taxones	Número de inventario de ejemplares de herbario de referencia / DOI	Status de distribución para Argentina	Hábito
<i>Melia azedarach</i> L.	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.htxewp">https://doi.org/10.15468/dl.htxewp</a>	Exótica	Árbol
<b>Myrtaceae</b>			
<i>Eucalyptus</i> sp.	MG-B-V-00201	Exótica	Árbol
<b>Oleaceae</b>			
<i>Ligustrum lucidum</i> W.T. Aiton	MG-B-V-00183	Exótica	Árbol
<b>Onagraceae</b>			
<i>Ludwigia bonariensis</i> (Micheli) H. Hara	MG-B-V00831	Nativa	Hierba
<i>Oenothera centaurifolia</i> (Spach) Steud.	MG-B-V-00205/00236	Nativa	Hierba
<i>Oenothera curtiflora</i> W.L. Wagner & Hoch	MG-B-V-00136	Exótica	Hierba
<b>Oxalidaceae</b>			
<i>Oxalis corniculata</i> L. var. <i>corniculata</i>	MG-B-V-00283	Nativa	Hierba
<i>Oxalis hispidula</i> Zucc.	MG-B-V-00128	Nativa	Hierba
<b>Passifloraceae</b>			
<i>Passiflora caerulea</i> L.	MG-B-V-00840	Nativa	Enredadera
<b>Plantaginaceae</b>			
<i>Plantago major</i> L.	MG-B-V-00260	Exótica	Hierba
<b>Poaceae</b>			
<i>Aristida pallens</i> Cav.	MG-B-V-00225	Nativa	Hierba
<i>Arundo donax</i> L.	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.htxewp">https://doi.org/10.15468/dl.htxewp</a>	Exótica	Hierba
<i>Avena sativa</i> L. var. <i>sativa</i>	MG-B-V-00243	Exótica	Hierba
<i>Bothriochloa laguroides</i> (DC.) Herter	MG-B-V-00121/00161	Nativa	Hierba
<i>Bouteloua megapotamica</i> (Spreng.) Kuntze	MG-B-V-00221/00222	Nativa	Hierba
<i>Briza minor</i> L.	MG-B-V-00245/00246	Exótica	Hierba
<i>Bromus catharticus</i> Vahl var. <i>catharticus</i>	MG-B-V-00189/00251	Nativa	Hierba
<i>Cortaderia selloana</i> (Schult. & Schult. f.) Asch. & Graebn. subsp. <i>selloana</i>	<a href="https://doi.org/10.15468/dl.htxewp">https://doi.org/10.15468/dl.htxewp</a>	Nativa	Hierba
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers. var. <i>dactylon</i>	MG-B-V-00829	Exótica	Hierba
<i>Cinnagrostis viridiflavescens</i> (Poir.) P.M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá var. <i>viridiflavescens</i>	MG-B-V-00162	Nativa	Hierba
<i>Eleusine tristachya</i> (Lam.) Lam.	MG-B-V00832	Nativa	Hierba
<i>Eragrostis airoides</i> Nees	MG-B-V-00196	Nativa	Hierba
<i>Eustachys distichophylla</i> (Lag.) Nees	MG-B-V-00837	Nativa	Hierba

Familias botánica y taxones	Número de inventario de ejemplares de herbario de referencia / DOI	Status de distribución para Argentina	Hábito
<i>Hordeum stenostachys</i> Godr.	MG-B-V-00230	Nativa	Hierba
<i>Lolium multiflorum</i> Lam.	MG-B-V-00228	Exótica	Hierba
<i>Nassella neesiana</i> (Trin. & Rupr.) Barkworth	MG-B-V-00248/00249	Nativa	Hierba
<i>Panicum bergii</i> Arechav. var. <i>bergii</i>	MG-B-V-00830	Nativa	Hierba
<i>Panicum capillare</i> L.	MG-B-V-00146	Exótica	Hierba
<i>Paspalum dilatatum</i> Poir. subsp. <i>dilatatum</i>	MG-B-V-00165/00210	Nativa	Hierba
<i>Paspalum urvillei</i> Steud.	MG-B-V-00192	Nativa	Hierba
<i>Phalaris angusta</i> Nees ex. Trin.	MG-B-V-00250	Nativa	Hierba
<i>Schizachyrium microstachyum</i> (Desv. ex Ham.) Roseng., B. R. Arrill. & Izag.	MG-B-V-00202/00122	Nativa	Hierba
<i>Setaria lachnea</i> (Nees) Kunth	MG-B-V-00213	Nativa	Hierba
<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguélen var. <i>parviflora</i>	MG-B-V-00120/00145/00209	Nativa	Hierba
<i>Sorghum halepense</i> L. (Pers.) var. <i>halepense</i>	MG-B-V-00166	Exótica	Hierba
<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br. var. <i>indicus</i>	MG-B-V-00119	Nativa	Hierba
<b>Polygonaceae</b>			
<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i> (Ortega) Meisn.	MG-B-V-00172/00179	Nativa	Arbusto
<i>Rumex crispus</i> L.	MG-B-V-00199/00240	Exótica	Hierba
<b>Primulaceae</b>			
<i>Lysimachia arvensis</i> (L.) U. Manns & Anderb.	MG-B-V-00247/269	Exótica	Hierba
<b>Rosaceae</b>			
<i>Duchesnea indica</i> (Andrews) Focke	MG-B-V-00244	Exótica	Hierba
<b>Salicaceae</b>			
<i>Salix humboldtiana</i> Willd.	MG-B-V-00828	Nativa	Árbol
<b>Sapindaceae</b>			
<i>Cardiospermum halicacabum</i> L. var. <i>halicacabum</i>	MG-B-V-00838	Nativa	Enredadera
<b>Solanaceae</b>			
<i>Calibrachoa parviflora</i> (Juss.) D'Arcy	MG-B-V-00352	Nativa	Hierba
<i>Jaborosa integrifolia</i> Lam.	MG-B-V-00271	Nativa	Hierba
<i>Physalis pubescens</i> L.	MG-B-V-00177	Nativa	Hierba
<i>Physalis viscosa</i> L.	MG-B-V-00231	Nativa	Hierba
<i>Salpichroa origanifolia</i> (Lam.) Baill.	MG-B-V-00167	Nativa	Hierba

## E. Pedrero *et al.* - Inventario florístico de la Reserva Hídrica Natural “Río Carcarañá”

Familias botánica y taxones	Número de inventario de ejemplares de herbario de referencia / DOI	Status de distribución para Argentina	Hábito
<i>Solanum pseudocapsicum</i> L.	MG-B-V-00266	Nativa	Subarbusto
<i>Solanum chenopodioides</i> Lam.	MG-B-V-00181	Nativa	Hierba
<i>Solanum sisymbriifolium</i> Lam.	MG-B-V-00194	Nativa	Subarbusto
<b>Turneraceae</b>			
<i>Turnera sidoides</i> L. subsp. <i>pinnatifida</i> (Juss. ex Poir.) Arbo	MG-B-V-00276/00277	Nativa	Hierba
<b>Verbenaceae</b>			
<i>Aloysia gratissima</i> (Gillies & Hook. ex Hook.) Tronc. var. <i>gratissima</i>	MG-B-V-00175/00833	Nativa	Arbusto
<i>Glandularia peruviana</i> (L.) Small.	MG-B-V-00178/00180	Nativa	Hierba
<i>Lantana megapotamica</i> (Speng.) Tronc.	MG-B-V-00292	Nativa	Arbusto
<i>Phyla nodiflora</i> (L.) Greene var. <i>minor</i> (Gillies & Hook. ex Hook.) N. O’Leary & P. Peralta	MG-B-V-00227	Nativa	Hierba
<i>Phyla nodiflora</i> (L.) Greene var. <i>reptans</i> (Kunth) Moldenke	MG-B-V-00354/00355/00356	Nativa	Hierba
<i>Pitraea cuneato-ovata</i> (Cav.) Caro	MG-B-V-00206	Nativa	Hierba
<i>Verbena litoralis</i> Kunth var. <i>litoralis</i>	MG-B-V-00140	Nativa	Hierba
<i>Verbena montevidensis</i> Spreng.	MG-B-V-00127	Nativa	Hierba

## DISCUSIÓN

En el inventario florístico aquí realizado se encuentran representados aproximadamente el 7% de las especies, el 15% de los géneros y el 28% de las familias registradas en la provincia de Santa Fe de acuerdo a Pensiero *et al.* (2005). Por otro lado, las cuatro familias más importantes en cuanto al número de especies (Poaceae, Asteraceae, Fabaceae y Solanaceae) son coincidentes con las registradas también por Pensiero *et al.* (2005) para la flora de Santa Fe.

Dentro del contexto en el que se sitúa el área relevada, cabe destacar que de las 128 especies registradas 96 son nativas (75%), tres de las cuales son consideradas endémicas para la Argentina, según la base de datos Flora del Cono Sur (IBODA, 2021). Asimismo, es importante mencionar que las especies exóticas, *Ligustrum lucidum* y *Gleditsia triacanthos*, ya identificadas como un problema serio en otras comunidades riparias de la región (Biasatti *et al.* 2015), ocupan

extensiones considerables dentro del área de estudio.

Respecto a la presencia de especies relevantes en función del contexto fitogeográfico, los componentes de la lista florística se contrastaron con las especies citadas para la unidades Pampa Santafesina y Espinal Periestépico, definidas para la provincia de Santa Fe por Lewis (1981) y Lewis & Collantes (1973), la unidad Pseudoestepa Mesofítica de *Bothriochloa lagurioides* y *Nassella spp.*, definida por Oyarzabal *et al.* (2018), y el distrito Pampeano Oriental definido por Arana *et al.* (2021).

Las especies nativas relevadas dentro del estrato arbóreo citadas por Lewis (1981) y Lewis & Collantes (1973) para los bosques xerófilos del Espinal Periestépico son: *Celtis tala*, *Vachellia cavendishii* (Molina) Seigler & Ebinger, *Geoffroea decorticans* (Gillies ex. Hook. & Arn.) Burkart, *Schinus molle* L. y *Parkinsonia aculeata* L.

Entre las especies nativas del estrato herbáceo descriptas para la Pampa Santafesina (Lewis, 1981)

se encontraron: *Nassella neesiana*, *Bothriochloa laguroides*, *Sporobolus indicus* (L.) R. Br. var. *indicus*, *Phyla nodiflora* (L.) Greene var. *minor* (Gillies & Hook. ex Hook.) N. O'Leary & P. Peralta, *Paspalum dilatatum* Poir., *Panicum bergii* Arechav., *Cinnagrostis viridiflavescens* (Poir.) P.M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá var. *viridiflavescens*, *Setaria parviflora* (Poir.) Kerguélen var. *parviflora*, *Hordeum stenostachys* Godr., *Acicarpa tribuloides* Juss. y *Modiolastrum gilliesii* (Steud.) Krapov. Cabe destacar que las cuatro primeras especies mencionadas fueron utilizadas por Lewis (1981) para caracterizar a los distintos espartillares dentro de la unidad Pampa Santafesina. Asimismo, *N. neesiana* y *B. laguroides* son especies constituyentes de la comunidad clímax Pseudoestepas de Flechillas referida por Cabrera (1976) para el distrito Pampeano Oriental.

Por otra parte, se detallan a continuación las especies presentes en el inventario correspondientes a la vegetación espontánea característica de la unidad Pseudoestepa Mesofítica de *Bothriochloa laguroides* y *Nassella* spp. definida por Oyarzabal *et al.* (2018), señalando además, la comunidad de pertenencia definida por dichos autores. Dentro de la comunidad zonal Pseudoestepa Mesofítica se identificaron: *Bothriochloa laguroides* (señalada por los autores como una de las especies dominantes) y *Nassella neesiana*, además los autores hacen mención de forma general a la presencia de distintas especies de *Baccharis* L. y *Verbena* L. En este sentido, en el inventario se encontraron: *B. gilliesii* A. Gray, *B. punctulata* DC., *B. salicifolia* (Ruiz & Pav.) Pers. y *B. notoserigila* Griseb.; *V. litoralis* Kunth var. *litoralis* y *V. montevidensis* Spreng., respectivamente; dentro de la comunidad azonal Pradera Húmeda se reconocieron: *Paspalum dilatatum*, *Setaria parviflora*, *Sporobolus indicus* (L.) R. Br. Mientras que dentro de los géneros *Cyperus* L. y *Juncus* L. (los autores no hacen referencia a especies) se encontraron: *C. aggregatus* (Willd.) Endl., *C. entrerianus* Boeck., *C. rotundus* L. y *J. imbricatus* Laharpe, respectivamente; y finalmente, dentro de la comunidad azonal Bosque Xerofítico de *Celtis ehrenbergian* se reconoció *Celtis tala*.

Por último, las especies presentes en el inventario correspondientes al distrito Pampeano Oriental definido por Arana *et al.* (2021) son

las siguientes: *Nassella neesiana*, *Bothriochloa laguroides*, *Heimia salicifolia* (Kunth) Link, *Celtis tala* y *Schinus longifolia*.

## CONCLUSIONES

El análisis de los componentes del inventario permite visualizar que, si bien el área de estudio se encuentra sumamente modificada, desde el punto de vista fitogeográfico aún conserva elementos florísticos característicos de la zona: se registra la presencia de numerosas especies propias de la Pampa y elementos leñosos característicos del Espinal. Los resultados muestran la relevancia del área de estudio como sitio de albergue de especies nativas y representativas de la región que están ausentes en las áreas cultivadas circundantes.

Además, cabe destacar la importancia de los inventarios florísticos para conocer y analizar distintos aspectos asociados a la diversidad vegetal. En este sentido, el presente inventario cobra mayor relevancia dado que el área de estudio se caracteriza por la pérdida de la mayoría de sus ambientes naturales representativos, además de formar parte de un área natural protegida. De esta manera, el artículo contribuye a ampliar y actualizar los conocimientos acerca de la flora del sur de la provincia de Santa Fe y, en particular, de la Reserva Hídrica Natural "Río Carcarañá". En este contexto, dicho inventario podría configurar una herramienta fundamental para la elaboración de planes de manejo y monitoreo imprescindibles para llevar adelante estrategias de conservación en dicha área natural protegida.

## CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Todos los autores han realizado conjuntamente y a partes iguales la colecta de datos, su interpretación y la redacción del manuscrito.

## AGRADECIMIENTOS

A María Belén Sender y Verónica Carolina Albute por haber impulsado los trabajos de relevamientos biológicos en el área de estudio y por su participación en las primeras campañas de

## E. Pedrero *et al.* - Inventario florístico de la Reserva Hídrica Natural “Río Carcarañá”

colecta. A Leonardo Tempesta por su compromiso con el proyecto y por poner a disposición instalaciones y recursos para las primeras salidas de campo. A Mariela Antola, Mauricio Taborda, Bárbara Delgado, Lucía Levy Fachena, Claudia Duque, Eugenio Álvarez Arnesi, Franco Cirione, Violeta Di Doménica, Lía Martín, Paula San Pedro, Sofía Auil, Maia Kaminsky y Natalia Cavalieri, por su cooperación en las campañas de colecta y en el trabajo de gabinete. A Darién Prado por sus comentarios. A Hernán Maturo por sus aportes y orientar el trabajo de campo. A Débora Chamorro por colaborar con la identificación de los *Celtis*. Un agradecimiento especial a Luis Oakley y Virginia Moggi, quienes colaboraron con las determinaciones taxonómicas y estuvieron siempre predispuestos para responder nuestras consultas. Y a Eugenia Montani, por las sugerencias que ayudaron a enriquecer el manuscrito.

### BIBLIOGRAFÍA

- ARANA, M. D., E. NATALE, N. FERRETTI, G. ROMANO, A. OGGERO, G. MARTÍNEZ, P. POSADAS & J. J. MORRONE. 2021. *Esquema biogeográfico de la República Argentina*. Tucumán: Fundación Miguel Lillo. Argentina.
- BENAGLIA, A., N. R. BIASATTI & M. C. ROMANO. 1999. Las variaciones del ambiente y su influencia sobre la biodiversidad en “El Espinillo” - Santa Fe, Argentina - Relaciones entre la avifauna y la vegetación. *UNR Ambiental* 3: 63-78.
- BIASATTI, N. R., L. MARC, P. RIMOLDI & E. SPIAGGI. 2017. *Los valores ambientales de ecosistemas relictuales en la pampa húmeda: caso de “El Espinillo” y el tramo medio del río Carcarañá en Santa Fe*. Rosario: UNR Editora. Argentina.
- BIASATTI, N. R., J. C. ROZZATTI, B. FANDIÑO, A. PAUTASSO, E. MOSSO, G. MARTELEUR, N. ALGARAÑAZ, A. GIRAUDO, C. CHIARULLI, M. ROMANO, P. RAMÍREZ LLORENS & L. VALLEJOS. 2015. *Las ecorregiones, su conservación y las áreas naturales protegidas de la provincia de Santa Fe*. 1.ª ed. Santa Fe: Imprenta UNL. Argentina.
- BIASATTI, N. R., M. C. ROMANO, E. F. PIRE & J. FERNÁNDEZ. 1996. Desarrollo teórico - práctico para la implementación de áreas protegidas en el sur de la provincia de Santa Fe, Argentina. Estudio de prefactibilidad del proyecto de área protegida en la zona de “El Espinillo”. Depto. Caseros, Santa Fe, Argentina. *UNR Ambiental* 2: 92-102.
- BOCCANELLI, S. I. 2011. Dinámica de la vegetación luego del abandono de campos agrícolas en el sur de la Provincia de Santa Fe, Argentina. *Phyton* 80: 227-29.
- BURKART, A. E. 1969. *Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Parte 2: Gramíneas: La familia botánica de los pastos*. Buenos Aires: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Argentina.
- BURKART, A. E. 1974. *Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Parte 6: Dicotiledóneas Metaclamídeas (Gamopétalas). B: Rubiales, Cucurbitales, Campanulales (incluso Compuestas)*. Buenos Aires: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- BURKART, A. E. 1979. *Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Parte 5: Dicotiledóneas Metaclamídeas (Gamopétalas). A: Primulales a Plantaginales*. Buenos Aires: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- BURKART, A. E. & N. M. BACIGALUPO. 2005. *Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Parte 4: Dicotiledóneas Arquiclamídeas. B: Geraniales a Umbelliflorales*. Buenos Aires: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- BURKART, A. E., N. S. TRONCOSO DE BURKART & N. M. BACIGALUPO. 1987. *Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Parte 3: Dicotiledóneas Metaclamídeas. A: Salicales a Rosales (incluso Leguminosas)*. Buenos Aires: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- CABRERA, A. L. 1965. *Flora de la provincia de Buenos Aires. Tomo 4 parte 5*. Buenos Aires: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- CABRERA, A. L. 1970. *Flora de la provincia de Buenos Aires. Tomo 4 parte 2*. Buenos Aires: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- CABRERA, A. L. 1976. *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería. Fascículo 1: Regiones fitogeográficas argentinas*. Buenos Aires: Acme.
- CABRERA, A. L. & A. WILLINK. 1980. *Biogeografía de América Latina*. 2.ª ed. Serie de Biología. Monografía n°13. Washington DC: Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico.
- CABRERA, A. L. & E. M. ZARDINI. 1978. *Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires*. 2.ª ed. Buenos Aires: Editorial Acme S.A.C.I.

- GBIF.org. GBIF Occurrence [online]. Disponible en: <https://doi.org/10.15468/dl.htxewp> [Acceso: 23 Noviembre 2021].
- GHERSA, C. M., M. A. MARTÍNEZ-GHERSA & R. J. C. LEÓN. 1998. Cambios en el paisaje pampeano. Su efecto sobre los sistemas de soporte de vida. En: O. T. SOLBRIG, L. VAINESMAN, J. ADELMAN, G. E. ALCHOURON, C. F. ARAGÓN, R. R. CASAS & C. P. TIMMER (eds.). *Hacia una agricultura más productiva y sostenible en la Pampa Argentina: una visión general prospectiva interdisciplinaria*. Buenos Aires: Orientación Gráfica Editora.
- IBODA. 2021. Flora del Cono Sur [online]. Disponible en <http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/fa.htm> [Acceso: 10 noviembre 2021].
- iNaturalist. [online]. Available from <https://www.inaturalist.org>. [Acceso: 23 november 2021].
- LEWIS, J. P. 1981. La vegetación de la provincia de Santa Fe. *GAEA* 9: 121-48.
- LEWIS, J. P. & M. B. COLLANTES. 1973. El espinal periestépico. *Ciencia e Investigación* 29: 360-77.
- MENÉNDEZ, J. E. & J. A. HILBERT. 2013. *Cuantificación y uso de biomasa de residuos de cultivos en Argentina para bioenergía*. Buenos Aires: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- OYARZABAL, M., J. CLAVIJO, L. J. OAKLEY & F. BIGANZOLI. 2018. Unidades de Vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28: 40-63. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>.
- PENSIERO, J., H. GUTIERREZ, A. LUCHETTI, E. EXNER, V. KERN, E. BRNICH, L. OAKLEY, D. PRADO & J. LEWIS. 2005. *Flora vascular de la provincia de Santa Fe. Claves para el reconocimiento de las familias y géneros. Catálogo sistemático de las especies*. 1.ª ed. Santa Fe: Universidad Nacional del Litoral.
- ZULOAGA, F. O., M. J. BELGRANO & A. M. R. ANTON. 2014a. *Flora Argentina: flora vascular de la República Argentina 7(3): Dicotyledoneae, Asteraceae (Senecioneae a Vernoniaeae)*. 1.ª ed. Vol. 7. San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion. <https://doi.org/10.2307/j.ctt16xwb7t>.
- ZULOAGA, F. O., M. J. BELGRANO & A. M. R. ANTON. 2014b. *Flora vascular de la República Argentina 7(1): Dicotyledoneae-Asteraceae (Anthemideae a Gnaphalieae)*. 1.ª ed. Vol. 7. San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion. <https://doi.org/10.2307/j.ctt17mvg1>.
- ZULOAGA, F. O., M. J. BELGRANO & A. M. R. ANTON. 2015. *Flora vascular de la República Argentina 7(2): Dicotyledoneae-Asteraceae (Cichorieae, Helenieae-Mutisieae)*. 1.ª ed. Vol. 7. San Isidro: Instituto de Botánica Darwinion. <https://doi.org/10.2307/j.ctt19dzdnt>.
- ZULOAGA, F. O., Z. E. RÚGOLO & A. M. R. ANTON. 2012a. *Flora vascular de la República Argentina 3(1): Monocotyledoneae, Poaceae (Aristidoideae a Pharoideae)*. 1.ª ed. Vol. 3. Córdoba: Gráficamente Ediciones.
- ZULOAGA, F. O., Z. E. RÚGOLO & A. M. R. ANTON. 2012b. *Flora vascular de la República Argentina 3(2): Monocotyledoneae, Poaceae (Pooideae)*. 1.ª ed. Vol. 3. Córdoba: Gráficamente Ediciones.



# LA RELACIÓN DEL TURISMO GASTRONÓMICO Y LA AGRODIVERSIDAD EN HUMAHUACA (JUJUY, ARGENTINA): UNA VISIÓN DESDE LA ETNOBOTÁNICA

## THE RELATIONSHIP BETWEEN GASTRONOMIC TOURISM AND AGRODIVERSITY IN HUMAHUACA (JUJUY, ARGENTINA): AN ETHNOBOTANICAL PERSPECTIVE

Natalia Petrucci<sup>1\*</sup>, Marina E. Acosta<sup>2</sup>, D. Alejandra Lambaré<sup>2</sup>, M. Lelia Pochettino<sup>1</sup> y Norma I. Hilgert<sup>3</sup>

1. Laboratorio de Etnobotánica y Botánica Aplicada (LEBA). 64 Nº 3, La Plata, Buenos Aires, Argentina. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.

2. Grupo de Etnobiología y Micrografía Aplicada (GEMA). Instituto de Ecorregiones Andinas (INECOA, UNJU-CONICET). Avda. Bolivia 1239, S. S. de Jujuy, Jujuy, Argentina. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Jujuy. Alberdi 47, S. S. de Jujuy, Jujuy, Argentina.

3. Instituto de Biología Subtropical, Universidad Nacional de Misiones, CONICET. Asoc. Centro de Investigaciones del Bosque Atlántico (CeIBA). Bertoni 85, Puerto Iguazú, Misiones, Argentina. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Misiones. Bertoni 124. Eldorado, Misiones, Argentina.

\*nataliapetrucci@gmail.com

### Citar este artículo

PETRUCCI, N., M. E. ACOSTA, D. A. LAMBARÉ, M. L. POCHETTINO Y N. I. HILGERT. 2022. La relación del turismo gastronómico y la agrodiversidad en Humahuaca (Jujuy, Argentina): una visión desde la etnobotánica. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 131-151.

 DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n1.32684>

Recibido: 6 Dic 2021

Aceptado: 27 Dic 2021

Publicado impreso: 31 Mar 2022

Editor: Manuel Pardo de Santayana 

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

### SUMMARY

**Introduction and objectives:** The relationship between food, tourism and agrodiversity has been widely approached. In Humahuaca Ravine, the cuisine for tourism include Andean products combined in both traditional and novel dishes. The aim of this contribution is to analyze the local knowledge related to culinary practices in Humahuaca city as well as to identify its potential in the conservation of regional biocultural diversity.

**M&M:** Field work was performed in food establishments, market and fair of Humahuaca city during 2018-2019. Twelve open and semistructured interviews were conducted and two workshops with local producers.

**Results:** Two types of food establishments have been identified: "restaurants" and "comedores" (dining rooms) that have a different gastronomic offer. Local market and Humahuaca Ravine producers are the main suppliers of raw material used by food establishments. Nevertheless, the purchase of these supplies is opportunistic and an effective participation of family agriculture, which maintains the diversity of species and local varieties, in gastronomic tourism was not observed.

**Conclusion:** At present, the absence of an authentic synergy between local producers and the demand of raw material by touristic gastronomic establishments constitutes an obstacle for the positive incidence of that demand on family agriculture. We consider that agroalimentary tourism –instead of just gastronomic tourism– would be a better option and would enable biocultural conservation through utilization of local agrodiversity.

### KEY WORDS

Biocultural diversity, culinary practices, food heritage, local knowledge, local production

### RESUMEN

**Introducción y objetivos:** La relación entre comida, turismo y agrodiversidad ha sido ampliamente abordada. En la Quebrada de Humahuaca, la gastronomía ofrecida para el turista incluye preparaciones tradicionales con productos andinos que se combinan con otras preparaciones y productos novedosos. El objetivo de este trabajo es analizar el conocimiento local asociado a las prácticas culinarias en restaurantes y comedores de la ciudad de Humahuaca e identificar su potencial en la conservación de la diversidad biocultural de la región.

**M&M:** Se trabajó en establecimientos gastronómicos, el mercado y la feria de la ciudad de Humahuaca durante los años 2018-2019 y se realizaron 12 entrevistas abiertas y semiestructuradas y 2 talleres a productores locales.

**Resultados:** Se presentan dos tipos de establecimientos gastronómicos: restaurantes y comedores con diferente oferta. El mercado y los productores locales de la Quebrada, constituyen los principales proveedores de la materia prima que utilizan los establecimientos gastronómicos. La adquisición de estos insumos es oportunista y depende de sus precios y no se detectó que la agricultura familiar, que es la que mantiene la diversidad de especies y variedades locales, participara de una forma efectiva en el turismo gastronómico.

**Conclusión:** La falta de una auténtica sinergia entre los productores locales y la demanda de insumos básicos por los establecimientos gastronómicos dedicados al turismo, constituye un obstáculo para que dicha demanda revierta positivamente sobre la agricultura familiar. Consideramos que el turismo agroalimentario y no sólo gastronómico, constituiría una opción superadora y fomentaría la conservación de la diversidad biocultural a través del uso de la agrodiversidad local.

### PALABRAS CLAVE

Conocimiento local, diversidad biocultural, patrimonio alimentario, prácticas culinarias, producción local.

## INTRODUCCIÓN

A diferencia de otros seres vivos, los humanos tenemos escasos requerimientos nutricionales específicos, con excepción del consumo de leche materna en los primeros meses de vida, y podemos obtener una buena alimentación a partir de una enorme diversidad de recursos comestibles. Por este motivo, no existe un único conjunto de recursos animales o vegetales que aporte todo lo requerido para una correcta nutrición, y es necesario una combinación de estos (Pochettino, 2015; Aguirre, 2017), siendo la cultura la que condiciona y determina nuestras preferencias y elecciones alimentarias.

Sin embargo la cultura no solo influye en la elección de alimentos, ya que la alimentación es un “hecho social total” (Mauss, 1980), es decir, una parte central de la cultura conectada con muchos tipos de comportamiento e infinitamente significativa. De hecho, algunos autores han acuñado el concepto de cultura alimentaria (Espeitx, 2004) que refiere al entramado de prácticas y conocimientos, valores y representaciones sobre qué, cuándo, cómo, con quién y por qué se come lo que se come en una determinada sociedad. Su estudio implica desde las técnicas de explotación de la naturaleza y producción, hasta la preparación y cocinado, cuándo y con quién se come y todos los hábitos de consumo de alimentos (Gariné & Vargas, 1999).

Dentro de cada cultura alimentaria, ciertos productos y técnicas son reconocidos como tradicionales o propios del grupo, por lo cual son considerados como patrimonio alimentario (Espeitx, 2004). En los últimos tiempos, los conceptos de patrimonio alimentario y gastronómico han sido apropiados por el turismo, generando una orientación específica, el turismo gastronómico (Espeitx, 2004; Bessièrè, 1998). Estos autores han enfatizado la doble relación que se origina entre turismo y patrimonio gastronómico, en tanto el turismo representa una actividad económica relevante para la economía local y el patrimonio constituye un recurso para atraer visitantes. Sin embargo, al convertirse en un bien de consumo ese patrimonio alimentario debe ajustarse también a las preferencias de los visitantes. Esa adaptabilidad se explica porque el patrimonio alimentario desaparece al ser consumido y, por lo tanto, debe producirse constantemente; en esta reproducción se

modifica, aunque conserva los rasgos que lo hacen identificable. Esto le confiere una gran plasticidad al tiempo que capacidad de pervivencia (Espeitx, 2004).

El turismo gastronómico o culinario pone mayor atención en los preparados y el conocimiento asociado a los mismos, sin tener en cuenta la trazabilidad de la materia prima empleada (Lakovidou & Turner, 1995), mientras que el concepto de turismo agroalimentario pone en valor la cultura alimentaria local resaltando la importancia de los sistemas productivos y de la diversidad agrícola (Troncoso & Arzeno, 2019; Villagra *et al.*, 2019; Sosa-Sosa & Thomé-Ortiz, 2020). En el turismo agroalimentario, se refuerza y reinterpreta la cocina tradicional como parte del patrimonio local; se teje una red entre recursos bioculturales, producción, comercialización y reparto de beneficios y, en ese proceso se busca revalorizar los cultivos tradicionales (Mascarenhas & Gándara, 2010; Thomé-Ortiz, 2015; Blas-Yáñez *et al.*, 2018) que frecuentemente se encuentran en franco proceso de pérdida de diversidad (Hilgert *et al.*, 2013; Ramos *et al.*, 2013). No obstante, aunque el turismo agroalimentario paulatinamente se va consolidando, el esperado derrame de beneficios en la población local no siempre se logra (Sosa-Sosa & Thomé-Ortiz, 2020).

En la Quebrada de Humahuaca, área de estudio de esta contribución, la alimentación se engloba dentro del denominado sistema alimentario andino, término que refiere tanto a un área geográfica, como a una historia y una cultura con rasgos comunes a lo largo de esa área (Camacho, 2006). Según esta autora, este sistema alimentario ha sido moldeado por el aprovechamiento horizontal y vertical del suelo a través del uso de distintos pisos térmicos, del establecimiento de redes de intercambio, de la domesticación de la biodiversidad silvestre y de la modificación del paisaje para la agricultura.

La Quebrada de Humahuaca fue declarada Patrimonio de la Humanidad en 2003, en la categoría Paisaje Cultural, en virtud de factores tales como, sus bellezas naturales e historia, la presencia y pervivencia de pueblos originarios y sus diferentes formas de vinculación con la tierra que se sucedieron a lo largo del tiempo (Arzeno & Troncoso, 2012). Estos aspectos, según estas autoras, conforman su retrato turístico que incluye los productos y preparaciones culinarias andinas.

Tienen un gran valor social, cultural y económico y su patrimonializa justifica su rescate y protección. Además, suponen un gran atractivo turístico para un público amplio. Álvarez & Sammartino (2009) plantean que una de las transformaciones a partir de la patrimonialización de la Quebrada de Humahuaca se relaciona, entre otras cuestiones, con el rubro gastronómico. Este cambio implica el incremento de restaurantes con una propuesta gastronómica bajo el sello de “comida andina”, que tienen más que ver con ofrecer platos que son apreciados por el turista por exotismo, que en brindar comidas tradicionales de la zona. Estos preparados son presentados de tal manera que no se aparten de las tendencias gastronómicas contemporáneas, si bien se observa una reconstrucción, adaptación y una estetización del producto ajeno a los saberes y usos locales (Álvarez & Sammartino, 2009).

Dentro de la Quebrada, destaca la ciudad de Humahuaca, parada obligada para almorzar de los históricos tours que recorren la Quebrada en el día. La gastronomía para el turista incluye, entre sus propuestas, distintas preparaciones con productos andinos (p.ej., papa, choclo o quinoa, etc.) así como frutas y hortalizas de carácter global (p.ej., acelga, zanahoria o manzana). Dicha oferta es reciente en la mayoría de los restaurantes de la Quebrada, donde estos platos datan de la década de 2000. Este crecimiento de la oferta gastronómica se vio acompañado de transformaciones en los productos utilizados y las preparaciones ofrecidas, respecto de aquellas existentes en el pasado. En la actualidad se combinan algunas preparaciones tradicionales con otras novedosas. En efecto, algunos de los nuevos rasgos se vislumbran en las propuestas de los restaurantes locales, cuyos menús abarcan “sabores de la cocina tradicional con un toque gourmet” (Arzeno & Troncoso, 2012).

Desde el punto de vista etnobotánico, la estrecha relación entre comida y agrobiodiversidad ha sido ampliamente abordada (Turco *et al.*, 2006; Lema & Pochettino, 2012) sumándose en los últimos años el estudio de la relación entre comida, turismo y agrobiodiversidad ya discutido (Troncoso, 2013; Troncoso & Arzeno, 2019). Los principales actores involucrados en estas prácticas son los dueños y cocineros de los establecimientos gastronómicos y los miembros de cada núcleo familiar cuya producción se emplea para autoconsumo, intercambio y comercialización.

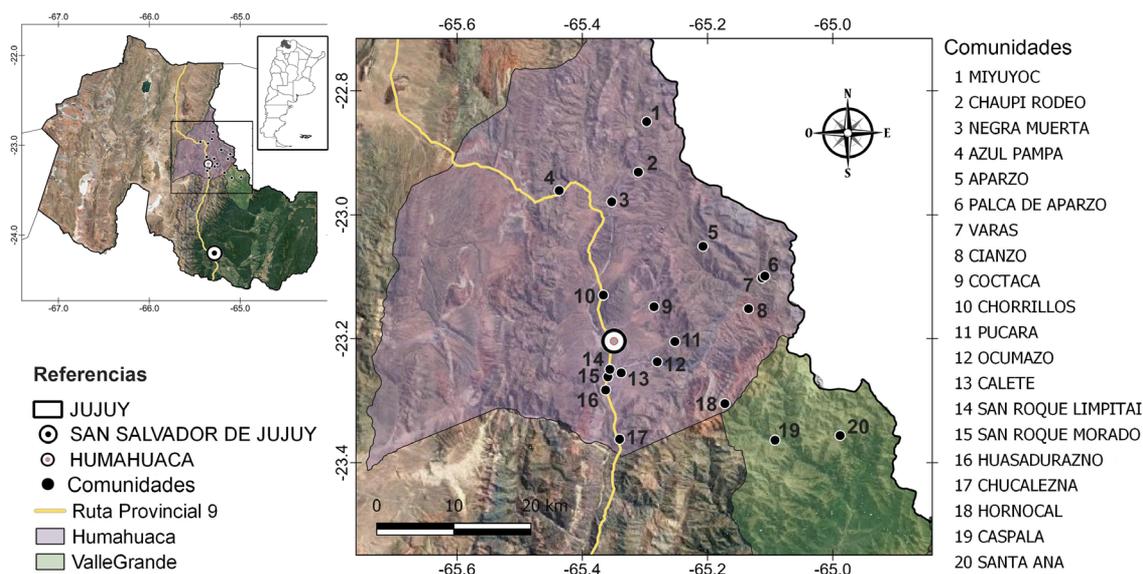
En vista de esta situación, y tomando como punto de partida la relación entre agrobiodiversidad, gastronomía y turismo, la pregunta central que guía este estudio es ¿cómo afectan las demandas generadas por la gastronomía y el turismo que se desarrolla en la ciudad de Humahuaca a la producción familiar y la agrobiodiversidad local?

Para dar respuesta a este interrogante en este trabajo se analiza el conocimiento local asociado a las prácticas culinarias en restaurantes y comedores de la ciudad de Humahuaca; en particular se identifica su potencial en la conservación de la diversidad biocultural de la región. Para ello se plantea: 1) caracterizar la oferta gastronómica (destinada tanto al turismo como a la población local); 2) identificar los productos de origen vegetal que se emplean para la elaboración de estas comidas, especialmente los reconocidos como andinos; 3) identificar los principales sitios de procedencia y abastecimiento de la materia prima, 4) comparar esta procedencia con la producción fruti-hortícola proveniente de la agricultura familiar local.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Área de estudio*

Dentro de la Quebrada de Humahuaca, este estudio se desarrolló en la ciudad de Humahuaca, cabecera del departamento homónimo (Fig. 1). Se encuentra ubicada a 3.250 msnm. Las formaciones vegetales presentes en esta región forman parte del bioma definido como Prepuna cuya presencia está condicionada por la altura y la disposición de laderas y valles (Cabrera, 1976). El clima es semidesértico con escasas precipitaciones. El régimen pluvial es monzónico y las lluvias se concentran en el periodo estival (Paoli *et al.*, 2002). Las temperaturas medias diarias oscilan entre una máxima de 24° C y 2,3° C de mínima con una amplitud media anual de 19,6 °C. Descendientes de los Omaguacas, toda la población actual que reside en esta ciudad así como la que se asienta en la Quebrada se ha mestizado desde la época colonial, tanto con europeos como con descendientes de esclavos africanos y población proveniente de Bolivia (Lorandi, 1984; Albeck, 1994). Según el Censo Nacional, esta ciudad contaba en la década pasada con 17.300 habitantes (INDEC, 2010).



**Fig. 1.** Localización de la ciudad de Humahuaca y de las comunidades que integran la UPAJJ, provincia de Jujuy.

En referencia a las actividades productivas que se desarrollan en la actualidad, los sectores bajos de la Prepuna concentran el cultivo de hortalizas (ej. lechuga, acelga, zapallito), la fruticultura (ej. durazno, manzana) y floricultura (ej. estafes, claveles, crisantemos y margaritas) y, en menor medida el cultivo de cereales y forrajes; complementado con cría de ganado menor de ovinos y caprinos para autoconsumo e intercambio. Sin embargo, en las tierras altas o la Puna, predomina la ganadería vacuna (Tsakoumagkos *et al.*, 2010; Califano, 2020). Particularmente en el departamento homónimo, en función de las características que asume la actividad agrícola actual y su inserción en el mercado se reconocen dos sectores, el central y el norte (Fabron, 2014). En el sector central, entre Yacoraite y Humahuaca, (al igual que lo que ocurre hacia el sur en el Dpto. Tilcara), se da principalmente un cultivo a mayor escala de hortalizas, vinculado a un proceso de modernización agraria reciente, cuya producción se destina fundamentalmente al mercado, tanto local como de Jujuy y otras áreas de la provincia. En cambio, el sector norte, ubicado a mayor altura-entre Humahuaca y Tres Cruces-, presenta cultivos a pequeña escala y con dificultad en su salida al mercado (Tsakoumagkos *et al.*, 2010; Fabron, 2014). De forma general, la práctica agrícola

es realizada por uno o varios miembros de la familia, y lo producido se destina al autoconsumo del grupo doméstico, al intercambio y venta local. Estos productos se complementan con la compra directa a productores, puestos en ferias y negocios locales (Fabron & Castro, 2018). Entre los productos, merece destacar una gran diversidad de variedades locales que aún se siguen cultivando a pequeña escala y no son fácilmente accesibles para quienes no practican la agricultura (Ramos *et al.*, 2013). Por lo tanto, gracias a la agricultura familiar aún se mantiene viva la diversidad genética intraespecífica, resistiendo a la tendencia homogeneizadora de la agricultura moderna (FAO, 2010).

Históricamente, hasta finales del siglo XIX, la ciudad de Humahuaca fue uno de los más importantes centros comerciales coloniales del antiguo camino al Alto Perú (Sica, 2010). La construcción del ferrocarril (1904-1906) que unió a San Salvador de Jujuy con la Quiaca, fue la base estructural que permitió entre otras actividades, el tránsito de personas - principalmente de familias pudientes- hacia los valles secos de altura y, el desarrollo de cierto turismo regional. Posteriormente, las reformas económicas producidas en el período 1945-1955, promovieron la incorporación de la población local a la actividad turística (Janoschka & Reboratti, 2003).

A partir del siglo XXI se ha desarrollado significativamente la industria turística. Este fenómeno está estrechamente vinculado con la declaración de la Quebrada de Humahuaca como Patrimonio Natural y Cultural de la Humanidad por parte de la Organización de Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO) en el año 2003 (Bugallo & Vilca, 2011). En ese contexto, el turismo como fenómeno global, social y económico, fue uno de los factores relevantes, que modificaron en los últimos veinte años las inmigraciones hacia las ciudades de mayor relevancia en la Quebrada como Tilcara, Purmamarca y Humahuaca. El 15% de estas migraciones, provienen de capitales provinciales de la región y del Área Metropolitana de Buenos Aires, quienes se relacionan de manera directa o indirecta con la actividad turística (Janoschka & Reboratti, 2003).

En el presente, se reconocen distintos tipos de visitantes: turistas regionales ocasionales, turistas regionales que se trasladan con ocasión de festividades locales de importancia para las comunidades, turistas provinciales o nacionales y turistas internacionales (Janoschka, 2003), cuyas principales diferencias residen en la elección de circuitos o recorridos, en los tipos de alimentos que consumen o en el tiempo de estadía (por nombrar algunos).

### Metodología

El trabajo de campo se realizó en distintos establecimientos gastronómicos, así como también en el mercado y la feria que se encuentran ubicados en la ciudad de Humahuaca. Se emplearon técnicas etnográficas de uso corriente en la metodología etnobotánica principalmente de carácter cualitativo. En primer término, se obtuvo el consentimiento previamente informado según el Código de Ética de la Sociedad Internacional de Etnobiología (ISE, 2006).

Para el logro de los objetivos 1 a 3 se procedió a la realización de entrevistas abiertas y semi-estructuradas, y observación participante tanto en el espacio utilizado por los comensales como en la cocina de los establecimientos (Guber, 2011; Albuquerque *et al.*, 2014). Se realizó un muestreo exhaustivo de los establecimientos gastronómicos que ofrecían una carta variada (al momento del estudio 2018-2019, totalizaban 13). En estos establecimientos se analizó la oferta gastronómica a partir de observaciones y consultas de la carta. Se realizaron entrevistas en ocho (8) establecimientos gastronómicos y cuyos responsables aceptaron participar en las entrevistas en

distinta época del año y diferentes días de la semana. En las entrevistas se indagó acerca de los platos ofrecidos, época de elaboración y demanda de los mismos, así como características del público que los demanda.

Asimismo, con el fin de lograr el objetivo 4 y establecer la procedencia de los recursos vegetales empleados en la elaboración de los platos se realizaron entrevistas a hombres y mujeres que poseen puestos en el mercado y la feria (4); completando este trabajo de campo con entrevistas a productores que integran la UPPAJ (Asociación de pequeños productores y artesanos de Jujuy y Salta) en dos talleres con participación de 20 productores. Esta asociación produce y comercializa en la actualidad diferentes recursos de origen vegetal empleados en la elaboración de comidas. En las entrevistas se exploró desde una doble vía la procedencia de los productos utilizados en la elaboración de estos platos turísticos. En aquellas implementadas en los establecimientos gastronómicos, se consultó acerca de los ingredientes vegetales utilizados en la elaboración de comidas y su obtención. Dado que en muchos casos no se obtuvo información acerca de su procedencia geográfica (por desconocimiento de los propios interlocutores) se recurrió a los puestos de abastecimiento (mercado, feria, productores locales) a quienes se les consultó qué productos eran demandados por los restaurantes y de dónde eran traídos en el caso de que no se cultivaran en la zona. Esta información se completó con una revisión bibliográfica de nuestro grupo de trabajo y de autores de referencia en la temática y el área de estudio.

Con respecto al análisis de datos cualitativos, de acuerdo con Taylor *et al.* (2016) consideramos que es un proceso intuitivo e inductivo. Por lo cual se realizó un análisis y codificación en proceso, mano a mano con el relevamiento, a fin de avanzar en nuevos sentidos (por ejemplo, entrevistas en mercados y ferias) a fin de lograr una comprensión más profunda de lo registrado en el campo en instancias previas y refinar continuamente las interpretaciones. Los pasos principales fueron identificar temas, revisar y comparar datos, recolectar datos adicionales y elaborar el concepto final.

Se confeccionó una tabla con las especies y variedades que se mencionaron en las entrevistas y la que se encuentra citada en la bibliografía a fin de dar cuenta de la agrobiodiversidad local (Hilgert, 1999; C.A.U.QUE.VA, 2005-2006; Ramos *et al.*, 2013;

Lambaré & Pochettino, 2012; Villalba & Lambaré, 2019; Bartl & Califano, 2017).

Con respecto a este origen, se proponen tres categorías: *cultivos andinos* (por ejemplo, las variedades locales de maíz o papa), *no andinos* (la mayoría de las verduras de hoja cultivadas en los huertos de la Quebrada) y *andinizados* (aquellos que fueron introducidos hace tiempo y fueron adoptados en diferentes comidas y se han adaptado a las condiciones climáticas, como por ejemplo las habas -Tapia & Fries, 2007-). Además, se consideran *locales* los cultivos de la Quebrada o zonas cercanas que comparten características ambientales y con las cuales existen redes de intercambio directas.

Durante el trabajo en el campo se obtuvo el material vegetal que se expende principalmente en el mercado y feria de la ciudad. Este se identificó utilizando la metodología botánica tradicional. El material colectado se depositó en el Laboratorio de Etnobotánica y Botánica Aplicada de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata. La identidad botánica fue atribuida según la Flora Argentina y el Catálogo de flora del Cono Sur IBODA (2014) y Plants of the

World Online (<https://powo.science.keew.org/>) para las especies cultivadas y/o exóticas no espontáneas. Además para establecer el origen de las especies registradas, se consultaron diversas obras de Botánica Económica (Hernández-Bermejo & León, 1992; Moraes *et al.*, 2006; Pochettino, 2015).

## RESULTADOS

### Caracterización de la oferta gastronómica

Al analizar los comensales que visitan los establecimientos gastronómicos se pueden definir tres tipos de establecimientos: los frecuentados por personas *residentes de Humahuaca* y *turistas* (63% de los establecimientos), *solo por turistas* (25%) y *únicamente por residentes* (13%).

Según el tipo de oferta gastronómica se identificaron dos tipos de establecimientos denominados localmente: a) *restaurantes*, que ofrecen un menú variado y a la carta; y b) *comedores*, que tienen un menú fijo (Fig. 2).

Al analizar la oferta gastronómica, es decir, los distintos platos que se ofrecen teniendo



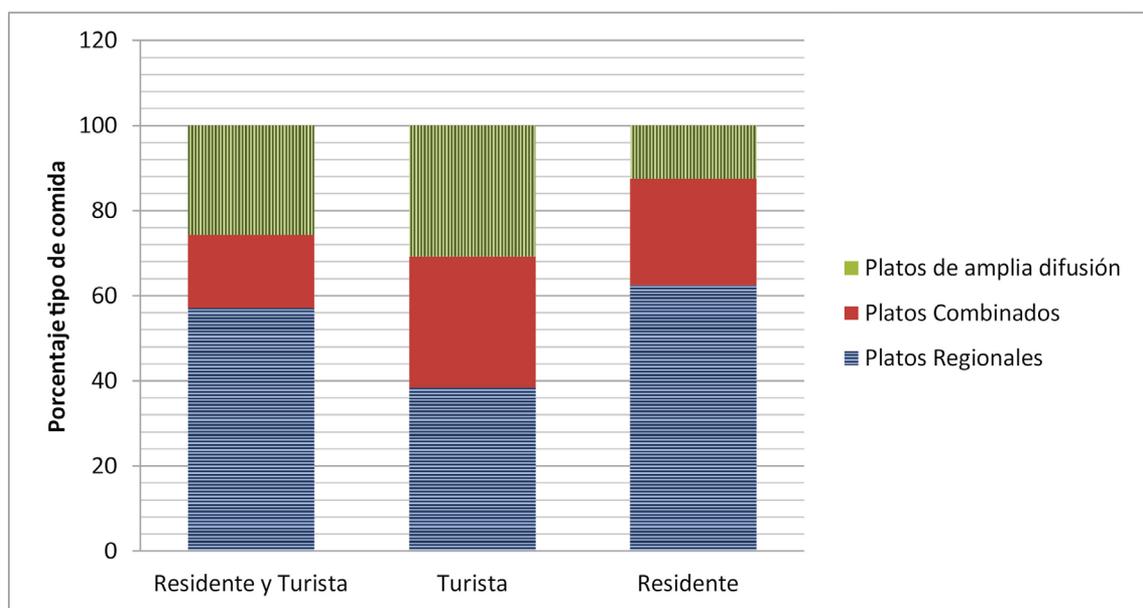
Fig. 2. Restaurantes, comedores, Feria y Mercado de la ciudad de Humahuaca, donde se realizaron las entrevistas.

en cuenta para su elaboración la procedencia de materias primas y el tipo de preparación se proponen tres categorías tomadas de términos ampliamente utilizados en la gastronomía: *Plato o comida regional*, elaborados con materias primas y preparaciones tradicionales o locales -en ocasiones constituyen una reelaboración de recetas tradicionales-; *Plato combinado o comida fusión*, a base de materias primas tradicionales o locales de recetas no tradicionales; y por último, *Plato o comida de amplia difusión*, con materias primas y preparaciones no tradicionales o no locales integradas recientemente a la gastronomía local y regional.

El tipo de plato que ofrecen los locales gastronómicos se decide en base a las preferencias de los consumidores, la disponibilidad de materia prima o los costos de elaboración, pero está modelado principalmente por la relación entre oferta, demanda y el tiempo disponible para su elaboración. En ese sentido, al analizar la diversidad de platos en los distintos establecimientos agrupados en función del público que más los frecuenta, se puede observar que los platos regionales son ofrecidos de igual manera en locales frecuentados por residentes (16,66 %) como turistas (16,66%). En el caso de

los establecimientos dedicados especialmente al turismo, se observa una oferta más variada, en la que se puede elegir mayor diversidad de platos (amplia difusión, combinados y regionales). Los platos combinados y los platos de amplia difusión adquieren importancia en los establecimientos frecuentados por el público en general (tanto turistas como residentes). Los platos de amplia difusión, se encuentran principalmente en locales de atención rápida (30, 77%), donde se ofrece un menú fijo (Fig. 3). Estos están especializados en la recepción de excursiones con número elevado de personas que llegan simultáneamente al local como bien reflejan los siguientes testimonios: “trabajamos con empresas que traen contingentes y tenemos poco tiempo para los platos, [no ofrecemos de otro tipo] ya que los regionales necesitan más tiempo” (testimonio del dueño de un comedor); “trabajamos con contingentes y tenemos poco tiempo [para preparar otro tipo de platos]” (testimonio de un empleado de un comedor).

Al indagar sobre los platos que son demandados con mayor frecuencia en cada local (8 locales visitados), se pueden identificar preferencias de consumo (Fig. 4). Entre los platos considerados comidas regionales (15 platos), la humita (masa



**Fig. 3.** Oferta de platos en los tipos de locales gastronómicos identificados de acuerdo al público que más atraen.

de maíz fresco rallado, envuelto en las propias chalas u hojas protectoras de la mazorca) aparece en los menús de todos los locales, señalando que es la más solicitada. Aunque la humita se elabora tradicionalmente con “choclo” (maíz cosechado inmaduro), como esta materia prima solo está disponible a fin de verano y principios de otoño y su tiempo de conservación es corto, la mayoría de los establecimientos utilizan el “maíz” que se comercializa enlatado cuando no disponen de choclo: “para poder ofrecer humita durante todo el año usamos el choclo envasado” (testimonio de dueña de restaurante).

Los siguientes platos más frecuentes son distintas cazuelas o el locro. Por otra parte, en las entrevistas se mencionó la oferta ocasional de distintos platos que no se registraron en las cartas. Dos de esos platos son la kalapurca (sopa espesa o guiso elaborado con charqui –carne desecada-, maíz, papas, tomate y ají) y la tijitíncha (plato típico del primero de agosto, día de la Pachamama, que consiste en maíz hervido, a veces con habas y queso de cabra). Ambas preparaciones se ofrecen solamente en un comedor con menú fijo. Estas

comidas se elaboran únicamente en el mes de agosto, para la festividad de la Pachamama. Las referencias que se hicieron con respecto a su oferta al turismo fueron contradictorias, a pesar de haberse enfatizado que ambos platos son muy importantes en la tradición local. Como ejemplo se citan dos testimonios: “[no lo ofrecemos a turistas porque] no consideramos [bien] la venta de la cultura, somos más preservadores” (testimonio del dueño de un restaurante); otro ejemplo: “estas comidas las preparamos más en agosto, más por nosotros porque se la ofrecemos a la tierra y para los turistas por curiosidad” (dueña de restaurante).

Entre las comidas de amplia difusión (8 platos), las ensaladas y milanesas son las que mayor demanda tienen, sobre todo en los lugares donde se reciben mayoritariamente turistas.

#### Productos vegetales empleados

Finalmente, en la Tabla 1 se presentan los recursos vegetales registrados mediante entrevistas y observaciones para la elaboración de distintos platos, su origen, así como la procedencia atribuida por los entrevistados. Asimismo, y con

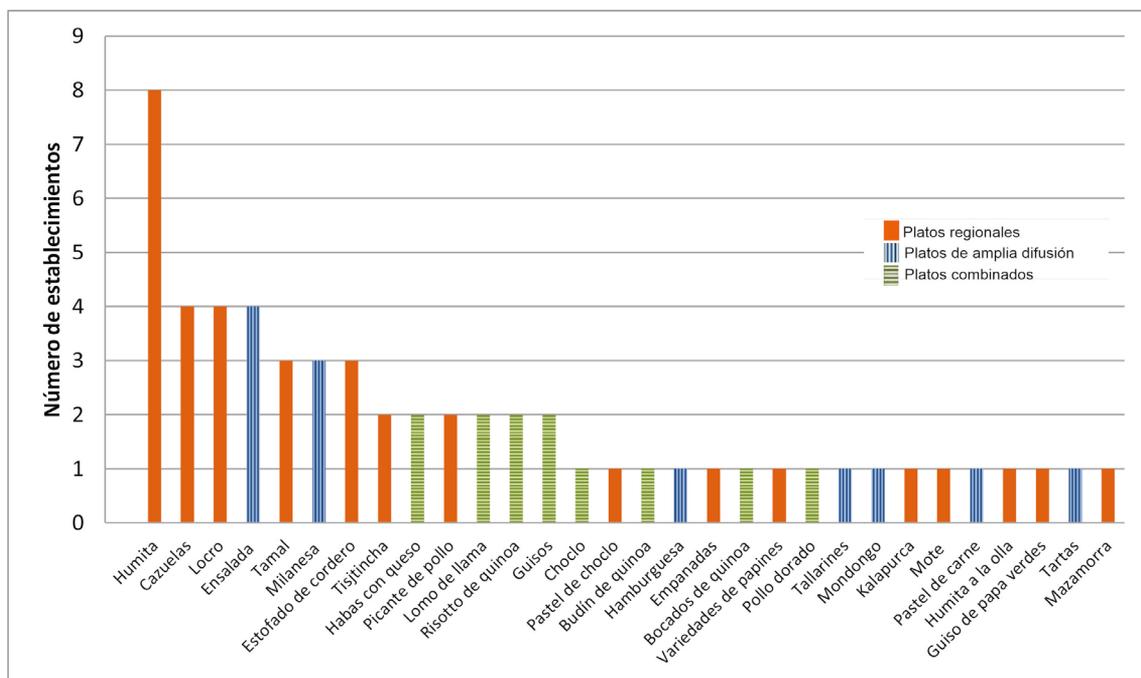


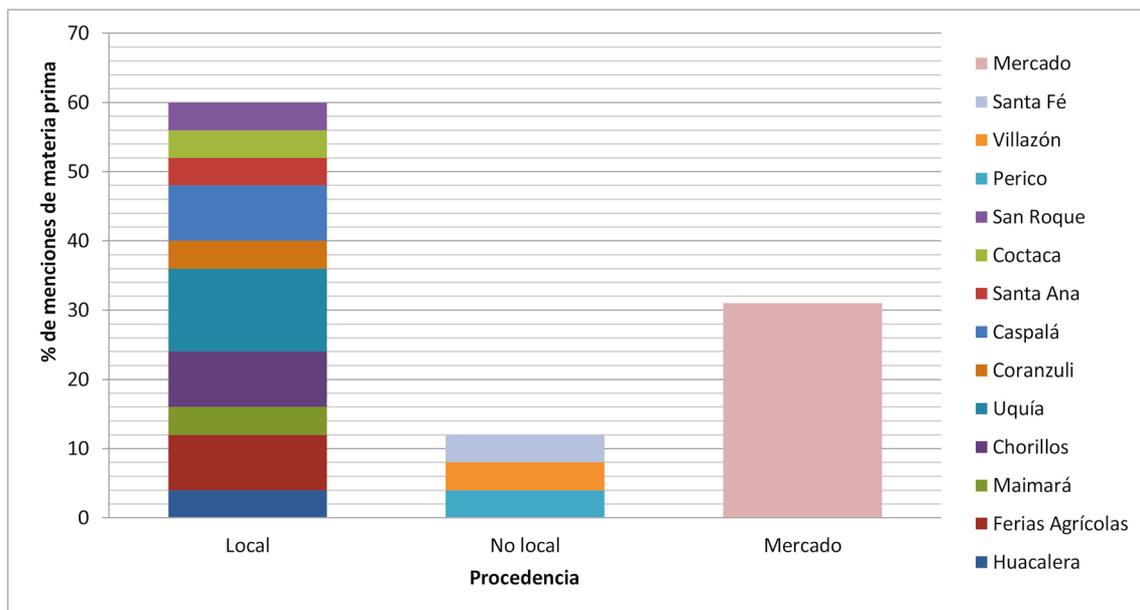
Fig. 4. Frecuencia de demanda de los diferentes platos ofrecidos en las cartas de restaurantes y comedores de la ciudad de Humahuaca.

el fin de abordar precisamente la incidencia que la gastronomía ofrecida al turismo tiene sobre la agrodiversidad local, se incluyen en esta tabla los cultivos registrados en las comunidades de UPPAJ participantes en los talleres, además de otras especies y variedades locales producidas en la zona, registradas en catálogos y bibliografía etnobotánica. Se presentan un total de 32 especies con 92 variedades locales, de las cuales 41 fueron mencionadas en entrevistas, 10 de ellas de origen andino y 6 andinizadas. Se observa que, a pesar de su menor número, estas especies son la base para la elaboración de la mayoría de los platos regionales y combinados.

#### Procedencia de los productos

El análisis del lugar de procedencia de la materia prima utilizada en los establecimientos gastronómicos, indica que, según el discurso de las personas entrevistadas, el mercado local y los productores locales de la Quebrada constituyen los principales proveedores de la mayor diversidad de productos (Fig. 5). En efecto, la materia prima vegetal utilizada en la gastronomía local, es adquirida directamente a los productores, en

su mayoría de huertos comerciales y en menor proporción a productores familiares, o se recurre al mercado para su abastecimiento. En dicha figura se puede observar comparativamente el lugar de abastecimiento mencionado en las entrevistas. Uquía constituye la procedencia con mayor porcentaje de menciones (20%). Esta alta ponderación se debe principalmente a las referencias a la compra harina de maíz pues “en Uquía hay molino” y de habas. En segundo lugar se mencionan los productos comercializados en las ferias Agrícolas de Caspalá y Chorrillos (13% cada una; maíz, papa, lechuga y quinoa). En referencia a las ferias mencionaron: “en verano compramos a la gente que produce acá” y “los productos los compramos en la feria dependiendo la época del año”. Por otra parte, Perico es el sitio jujeño reconocido como preponderante proveedor de elementos no locales. A pesar de estar a menos de 200 km, se ubica en un ambiente completamente diferente (ecotono entre selva y monte chaqueño) y allí se practica agricultura intensiva, fundamentalmente de caña de azúcar y tabaco, junto con horticultura a escala comercial. Por otra parte, allí se encuentra un mercado que centraliza y luego distribuye



**Fig. 5.** Procedencia de la materia prima vegetal que se utiliza en los establecimientos gastronómicos. Referencias= *Local*: localidades que pertenecen a la Quebrada de Humahuaca y alrededores; *No local*: otras localidades y provincias; *Mercado*: mercado de la ciudad de Humahuaca.

**Tabla 1. Procedencia y disponibilidad de los ingredientes vegetales empleados en la elaboración de distintos platos en establecimientos gastronómicos en Humahuaca.**

Materia prima vegetal (nombre científico)	Nombre y variedades locales	Origen (andino, no andino, andinizado)	Preparación de los establecimientos gastronómicos	Procedencia y lugar de acceso a la materia prima vegetal	Producido localmente/ No producido <sup>a</sup>	Comentarios
<i>Allium ampeloprasum</i> L.	Puerto <sup>1</sup>	No andino		Mercado	Chucalezna, Huasadurasno (Jujuy)	
<i>Allium cepa</i> L.	Cebolla <sup>1</sup>	No andino	Cazuelas, empanadas, ensaladas, guisos, risottos	Mercado	Chucalezna, Huasadurasno, Palca de Aparzo, San Roque Limpitai y Morado (Jujuy)	
<i>Allium sativum</i> L.	Ajo <sup>1</sup>	No andino	Condimento en distintas preparaciones	Mercado y feria	Quebrada de Humahuaca en general, Huasadurasno, UPPAJ (Negra Muerta) (Jujuy)	
<i>Apium graveolens</i> L.	Apio <sup>1</sup>	No andino	Ensaladas	Mercado y feria	Chucalezna, Huasadurasno (Jujuy)	
<i>Beta vulgaris</i> L. var. <i>cicla</i> L.	Acelga <sup>1</sup>	No andino	Tartas de verdura	Mercado y feria	Se cultiva en la Quebrada de Humahuaca (Jujuy)	
<i>Beta vulgaris</i> L. var. <i>vulgaris</i>	Remolacha <sup>1</sup>	No andino	Ensaladas	Mercado y feria	Chucalezna, Huasadurasno (Jujuy)	
<i>Bixa orellana</i> L.	Achihuate <sup>#</sup>	Andino	Colorante y condimento	Mercado y feria	No producido	
<i>Brassica oleracea</i> L.	Repollo <sup>1</sup>	No andino	Ensaladas	Mercado y feria	Chucalezna, Huasadurasno (Jujuy)	
<i>Capsicum annuum</i> L.	Morrón <sup>1</sup>	No andino (Mesoamérica)	Ensaladas	Mercado	Cultivado en la Quebrada	
	Aji <sup>1</sup>	No identificado	Condimento en distintas preparaciones	Mercado	No producido	
<i>Capsicum pubescens</i> Ruiz & Pav.	Locoto <sup>1</sup>	Andino	Condimento en distintas preparaciones, en particular salsas	Mercado (procedente de Bolivia) y feria	No producido	
<i>Chenopodium quinoa</i> Willd	Quinoa <sup>1</sup>	Andino	Budín, risotto, ensaladas, bocados, guiso, empanadas, tartas	Villazón (Bolivia), Mercado (procedente de Bolivia)	Calete, Hornacal, Ocumazo, San Roque Limpitai y Morado, UPPAJ (Caspalá, Cianzo, Coctaca, Palca de Aparzo) (Jujuy)	La quinoa se incorporó a la comida local en los últimos años. Hace 6-7 años no se utilizaba, era desconocida. Apareció de pronto, del sur vino información y los bolivianos empezaron a producirla. (Restaurante Mikonañoc).
<i>Cucurbita ficifolia</i> Bouché	Cayote <sup>1</sup>	Andino	Dulce, empanadillas	Mercado y ferias (Jujuy)	UPPAJ: Cianzo (Jujuy)	

Materia prima vegetal (nombre científico)	Nombre y variedades locales	Origen (andino, no andino, andinizado)	Preparación de los establecimientos gastronómicos	Procedencia y lugar de acceso a la materia prima vegetal	Producido localmente/ No producido <sup>3</sup>	Comentarios
<i>Cucurbita maxima</i> Duchesne	Zapallo <sup>1</sup>	Andino, presente en zona andina en época pre-europea	Guisos, cazuelas	Mercado	UPPAJ: Caspalá, Cianzo (Jujuy)	
<i>Cucurbita moschata</i> Duchesne	Angolita <sup>1</sup>	Especie americana, variedad comercial	Cazuelas, guisos	Mercado	UPPAJ (Cianzo) (Jujuy)	
<i>Cuminum cyminum</i> L.	Comino <sup>1</sup>	Andinizado	Condimento en varias preparaciones (guisos, empanadas)	Mercado y feria	No producido	
<i>Daucus carota</i> L.	Zanahoria <sup>1</sup>	No andino	Cazuelas, ensaladas, guisos, salsas	Mercado y feria	Calete, Chucalezna, Hornacal, Huasadurazno, Maimará, Ocumazo, Palca de Aparzo, San Roque Limpitai y Morado, UPPAJ (Negra Muerta)(Jujuy)	Festival de la Zanahoria en Ocumazo
<i>Eruca sativa</i> Mill.	Rúcula <sup>1</sup>	No andino	Ensaladas	Mercado y feria	Chucalezna, Maimará, Huacalera, UPPAJ (Huasadurazno) Uquía (Jujuy)	
<i>Lactuca sativa</i> L.	Lechuga <sup>1</sup>	No andino	Ensaladas	Mercado y feria	Chucalezna, Maimará, Huacalera, UPPAJ (Huasadurazno) Uquía (Jujuy)	
<i>Malus domestica</i> Borkh	Manzana de la quebrada <sup>1</sup>	Andinizado	Postres, tuñi de manzanas	Mercado y feria	Calete, Ocumazo (Jujuy)	Se utilizan las manzanas de Ocumazo en época de cosecha y el resto del año se utilizan las provenientes de Mendoza (restaurante Aisito)
	Manzana <sup>1</sup>	No andino				
<i>Ocimum basilicum</i> L.	Albahaca <sup>1</sup>	Andinizado	Humitas, Ensaladas	Mercado	Ampliamente cultivada en la zona	De importante valor simbólico en festividades locales (Carnaval)
	Oca <sup>1,2</sup>	Andino	No utilizada		UPPAJ: Santa Ana, Quebrada de Humahuaca y Valles (Jujuy)	Las ocas no son aceptadas por los turistas sólo son consumidas por residentes de Humahuaca
<i>Oxalis tuberosa</i> Molina	Oca amarilla <sup>2</sup>				Quebrada de Humahuaca y valles (Jujuy)	(Restaurante Mikonafoc)
	O. colorada <sup>2</sup>					
	O. morada <sup>2</sup>					

Materia prima vegetal (nombre científico)	Nombre y variedades locales	Origen (andino, no andino, andinizado)	Preparación de los establecimientos gastronómicos	Procedencia y lugar de acceso a la materia prima vegetal	Producido localmente/ No producido <sup>8</sup>	Comentarios
<i>Oxalis tuberosa</i> Molina	Oca overa <sup>2</sup> O. rosada <sup>2</sup>	Andino	No utilizada		Quebrada de Humahuaca y valles (Jujuy)	(Restaurante Mikonañoc)
<i>Petroselinum crispum</i> Mill.	Perejil <sup>1</sup>	No andino	Como condimento, en ensaladas	Mercado y Feria de la UPPAJ	Chuculezna, UPPAJ (Huasadarazno) (Jujuy)	
<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	Poroto <sup>1</sup>	Andino	Locro	Mercado (no se identificó su origen)	UPPAJ: Santa Ana, San Roque Limpitai. SR. Morado (Jujuy) Lipeo y Baritú (Salta)	
	P. amarillo <sup>3</sup>					
	P. bayo <sup>3</sup>					
	P. cejito <sup>3</sup>					
	P. chanchita <sup>3</sup>					
	P. morado <sup>3</sup>					
	P. overo <sup>3</sup>					
	P. barroso <sup>4</sup>					
	P. calzada <sup>4</sup>					
	P. chejchi <sup>4</sup>					
	P. hotelero <sup>4</sup>					
	P. oge <sup>4</sup>				Iruya (Salta)	
<i>Pisum sativum</i> L.	Arveja <sup>1</sup>	No andino	Acompañamiento de preparaciones de amplia difusión (pollo, carnes)	Mercado y feria. Adquirido en comercio procesado (enlatado)	Cianzo, Chuculezna, Coctaca, Hornocal, Huasadarazno, Palca de Aparzo, Pucará, San Roque Limpitay y Morado, UPPAJ (Negra Muerta), Varas (Jujuy) Caleté, Ocumazo (Jujuy)	Festival de la arveja (enero en comunidad de Cianzo)
<i>Prunus persica</i> Batsch.	Durazno de la quebrada <sup>1</sup>	Andinizado	Durazno al natural, otros postres	Mercado y feria		
	Durazno <sup>1</sup>	No andino				
<i>Pyrus communis</i> L.	Pera de la quebrada	Andinizado	Al vino tinto, otros postres	Mercado y feria	Ocumazo (Jujuy)	
	Pera <sup>1</sup>	No andino				
<i>Solanum lycopersicum</i> L.	Tomate <sup>1</sup>	Americano, origen en discusión	Cazuelas, ensaladas, guisos, salsas	Mercado	No producido	
<i>Solanum tuberosum</i> L. var. <i>andigenus</i> (Luz. & Bukasov) Hawkes	Azul <sup>2</sup>	Andino	Cazuelas, pastel de carne, guiso de papa verde, puré, sopas, guisos, empanadas	Mercado y feria (compra directa); Coranzulí, Caspalá, Santa Ana, Chorillos (Jujuy)	Quebrada de Humahuaca y valles. UPPAJ (Chorrillos), Chaupi Rodeo, Coctaca, Santa Ana, Caspalá. Palca de Aparzo, Cianzo, Ocumazo, Hornocal, (Jujuy)	1) El papín es reemplazado por la papa común porque es más barata (Restaurante El Cabildo). 2) Al chuño (papa deshidratada) no lo utilizan porque a los turistas no le gusta por el aspecto y porque "no cae bien a la panza" (Restaurante Aisito y Mikonañoc).

Materia prima vegetal (nombre científico)	Nombre y variedades locales	Origen (andino, no andino, andinizado)	Preparación de los establecimientos gastronómicos	Procedencia y lugar de acceso a la materia prima vegetal	Producido localmente/ No producido <sup>3</sup>	Comentarios
<i>Solanum tuberosum</i> L. var. <i>andigenus</i> (Juz. & Bukasov) Hawkes	Chacarera <sup>2</sup>	Andino	Cazuelas, pastel de carne, guiso de papa verde, puré, sopas, guisos, empanadas	Mercado y feria (compra directa); Coranzulí, Caspalá, Santa Ana, Chorillos (Jujuy)	Quebrada de Humahuaca y valles. UPPAJ (Chorrillos), Chaupi Rodeo, Coctaca, Santa Ana, Caspalá. Palca de Aparzo, Cianzo, Ocumazo, Hornocal, (Jujuy)	1) El papin es reemplazado por la papa común porque es más barata (Restaurante El Cabilido), 2) Al chuño (papa deshidratada) no lo utilizan porque a los turistas no le gusta por el aspecto y porque "no cae bien a la panza" (Restaurant Aisito y Mlkonañoc).
	Churqueña <sup>2</sup>					
	Cuarentilla <sup>2</sup>					
	Imilla					
	colorada <sup>2</sup>					
	Imilla negra <sup>2</sup>					
	Kollareja <sup>1, 2</sup>					
	Malcacha <sup>2</sup>					
	Morada <sup>2</sup>					
	Negra <sup>2</sup>					
	Ocapapa <sup>2</sup>					
	Pallí <sup>2</sup>					
	Revolución <sup>2</sup>					
	Runa <sup>1, 2</sup>					
Runa morada <sup>2</sup>						
Señorita <sup>2</sup>						
Tuni azul <sup>2</sup>						
Tuni blanca <sup>2</sup>						
Tuni morada <sup>2</sup>						
Waicha <sup>2</sup>						
<i>Solanum tuberosum</i> L.	Papa común (abajaña, criolla) <sup>1</sup>	Andino		Mercado, feria y compra directa: Caspalá (Jujuy)	Caspalá, Varas (Jujuy)	
	Papa blanca <sup>1</sup>	Variedades comerciales		Mercado y Feria (precedente de prov. Santa Fe y Jujuy (Caspalá))	No producido	
<i>Spinacia oleracea</i> L.	Espinaca <sup>1</sup>	No andino	Tartas de verdura	Mercado y feria	Chucalezna, Huasadurazno (Jujuy)	
	Trigo <sup>1</sup>	No andino	Empanadas, tartas, enpanizados	Adquirido en comercios en forma procesada	UPPAJ (Varas) (Jujuy)	
<i>Ullucus tuberosus</i> Ruiz y Pav.	Papa lisa	Andino	Guiso de papa verde	Mercado	UPPAJ (Santa Ana) (Jujuy)	
	amartilla <sup>2</sup>					
	P. lisa morada <sup>2</sup>			Compra directa: Coranzulí, Caspalá, Santa Ana, Chorillos (Jujuy)	Caspalá	

Materia prima vegetal (nombre científico)	Nombre y variedades locales	Origen (andino, no andino, andinizado)	Preparación de los establecimientos gastronómicos	Procedencia y lugar de acceso a la materia prima vegetal	Producido localmente/ No producido <sup>6</sup>	Comentarios
<i>Ullucus tuberosus</i> Ruiz y Pav.	P. lisa overa <sup>2</sup>	Andino	Guiso de papa verde	Compra directa: Coranzuli, Caspalá, Santa Ana, Chorillos (Jujuy)	Caspalá	
	P. lisa verde <sup>1,2</sup>			Mercado y feria		
<i>Vicia faba</i> L.	Haba <sup>1</sup>	Andinizado	Habas con queso, crema		UPPAJ (Azul Pampa), Cianzo, Cahupi Rodeo, Chorillos, Chucalezna, Coctaca, Hornacal, Huasadurazno, Limpitai, Negra Muerta, Palca de Aparzo, Pucará, San Roque Limpitai y Morado, Varas (Jujuy)	
<i>Vitis vinifera</i> L.	Uva <sup>1</sup>	No andino	Frescas, mermeladas, en postres	Mercado y feria. Adquiridas en comercios en forma procesada	Coctaca (Jujuy)	
<i>Zea mays</i> L.	Maíz amarillo <sup>1,5</sup>	Andino	Humita, pastel de choclo, gramajo, mazamorra, loco, chicha, comidas temáticas y religiosas	Compra directa: San Roque (Jujuy)		En la época que no hay choclo utilizan el envasado. (Restaurante Julieta)
	Maíz blanco <sup>1,5</sup>			Compra directa: Quintas de San José (Uquia) (Jujuy)	Calete, Caspalá, Chorillos, Chucalezna Coctaca, Huasadurazno, Negra Muerta, Ocumazo, Palca de Aparzo, Santa Ana, UPPAJ (Azul Pampa) (Jujuy)	
	Abajeño <sup>1,5</sup>			Mercado: procedente de Perico (Jujuy) Caspalá (Jujuy)	Perico (Jujuy)	
	Bolita <sup>5</sup>				Capalá (Jujuy)	
	Canario <sup>5</sup>					
	Capia rosado <sup>5</sup>					
	Capia <sup>5</sup>					
	Charrochillo <sup>5</sup>					
	Chulpi <sup>5</sup>					
	Colorado <sup>5</sup>					
Culli <sup>5</sup>						
Dentado <sup>5</sup>						
Garrapata <sup>5</sup>						
Macanacho <sup>5</sup>						
Morocho <sup>5</sup>						
Overo <sup>5</sup>						

**Referencias.** 1: Datos primarios, especie citada en las entrevistas; 2-5: Datos secundarios, 2: Cauqueva, 2005-2006, 3: Hilgert, 1999, 4: Bartl & Califano, 2017, 5: Ramos et al., 2013; & Se señala la organización (y localidad) o solo localidad donde se registró el cultivo; #: especie no citada pero con uso observado con frecuencia.

productos hortícolas. Asimismo, otros proveedores de elementos no locales son los mercados de la provincia de Santa Fe (provincia argentina en la llanura pampeana) y Villazón (localidad fronteriza boliviana). Finalmente, alrededor del 30% de lo adquirido en el mercado engloba productos de producción local y no local cuya trazabilidad no fue posible discernir en nuestro estudio.

Sin embargo, en relación a la revalorización y promoción productiva de los elementos considerados andinos, se puso en evidencia que el valor de mercado tiene mayor importancia que el valor asociado a la cultura local. Al comparar las columnas *Procedencia y lugar de acceso a la materia prima vegetal* y *Producido localmente/ No producido* en la tabla 1, puede observarse que la diversidad de la producción local supera ampliamente a la de productos adquiridos por los locales gastronómicos. En efecto, en las entrevistas realizadas a vendedores del mercado se mencionó haya oferta de producción local, gran parte de lo que venden lo compran en Bolivia por su precio más bajo. En referencia a ello un entrevistado comentó que la quinoa que se vende en el mercado proviene de Villazón (Bolivia) y que en algunos preparados se reemplazan los papines andinos por la “papa común” o “blanca” que traen de la provincia de Santa Fe. Esto se debe al menor costo estos productos importados. Asimismo, hemos observado frecuentemente el uso indiscriminado de variedades locales de la misma especie para la preparación de los platos tradicionales, sin tener en cuenta que cada plato tradicional requiere del uso de variedades concretas. Por ejemplo, las distintas variedades locales de maíz se utilizan indistintamente, sin usar cada una para los platos específicos de la gastronomía local.

## DISCUSIÓN

### *Oferta gastronómica y turismo*

El análisis de los resultados permite identificar claramente la gastronomía de la ciudad de Humahuaca dentro de la “comida andina” (Camacho, 2006), con la oferta de 15 platos propios de esa región y 16 especies andinas o andinizadas. En este sentido, en Humahuaca se observa la amplia vigencia y preponderancia de establecimientos destinados a un público mixto

(residentes y turistas) que ofrecen mayoritariamente platos regionales y de amplia difusión, y en menor medida platos combinados, pese a que estos son preponderantes en otros sitios turísticos cercanos como Purmamarca (Tommei & Benedetti, 2014). Es decir que la innovación culinaria que promueve platos sofisticados elaborados con materia prima considerada andina es poco frecuente, y predominan en cambio las recetas más difundidas en nuestro país. Esta preponderancia habría que buscarla en la situación marginal de Humahuaca, ya que constituye un punto de paso para los diferentes visitantes que se alojan en otras localidades y arriban generalmente al mediodía para ir a la feria o el mercado y almorzar en esta ciudad. Por tal motivo, la rapidez en el servicio es una cualidad muy valorada. En los últimos años, se ha incrementado la afluencia turística pasando a ser ésta la principal actividad económica (Golovanevsky & Ramírez, 2014). Este turismo es considerado de alto nivel, y generalmente se aloja en la zona central de la Quebrada (Tilcara o Purmamarca), y en mucha menor proporción en la ciudad de Humahuaca (Janoschka & Reboratti, 2003; Tommei & Benedetti, 2014).

No obstante, y a semejanza de lo que ocurre en esos sitios, la oferta gastronómica es valorada por los residentes y promocionada por gestores locales y actores del turismo como patrimonial e identitaria, y en concordancia con lo planteado por Álvarez (2002), “La gente busca comida regional: cazuelas (llama, cabrito), locro, humita, tamal” (moza de un restaurante). Según nuestros resultados se observa una revalorización de la categoría tradicional andina de la gastronomía local para atraer turistas, la cual se ha ido transformando por y para ellos, debido a nuevos emprendimientos (gastronómicos, productivos, por nombrar algunos) (Arzeno & Troncoso, 2012). Sin embargo, también arrojan que la demanda del turismo estaría generando una oferta de alimentos y comidas, que atiende también a otras cuestiones tales como costo y disponibilidad de materia prima. Un ejemplo claro es el uso maíz enlatado para la realización de la humita cuando no hay choclo fresco para su producción. Debido a la alta demanda de este plato por los turistas, se produce una sustitución de un ingrediente relevante por otro que sí está disponible todo el año (Álvarez & Sammartino, 2009; Troncoso & Arzeno, 2019). En muchos casos, el abandono de la receta local se

debe a la influencia de chefs que deciden qué usar y con qué combinarlo, como ocurre también en el turismo basado en las tradiciones de descendientes tirolese en Treze Tílias, Brasil (Kuhn *et al.*, 2018). Otro ejemplo es el turismo gastronómico en la Araucanía del sur de Chile, donde se ha detectado una baja representación de la gastronomía local mapuche (Tereucán Angulo & Briceño Olivera, 2020). En nuestro estudio, si bien ocasionalmente se observan situaciones de este tipo, en algunos restaurantes nos han manifestado el interés en “educar” al consumidor y paulatinamente establecer un menú acorde con la temporada de producción local de la materia prima que protagoniza el plato (“No hay humita, porque no es época del choclo blanco, aunque algunos usan el amarillo nosotros no, porque no es lo mismo”: moza de restaurante).

#### *Gastronomía y agrodiversidad*

Al analizar la materia prima empleada en los establecimientos con el fin de comprender cómo influye la oferta gastronómica en la producción y agrodiversidad local se observa un número sensiblemente menor de cultivos andinos (10) y andinizados (6) que de hortalizas de uso corriente (19) (Tabla 1). Sin embargo, en el discurso de los responsables de los establecimientos gastronómicos estos cultivos andinos son preponderantes, llegando incluso a omitir la mención de hortalizas de uso corriente al ser consultados sobre la materia prima empleada. Paradójicamente, desde el punto de vista de su procedencia, estas últimas (acelga, zanahoria, entre otras) son producidas en la Quebrada de Humahuaca donde en los últimos 20 años se ha desarrollado un aumento en el número de superficie destinada a la actividad hortícola con fines comerciales (Chamo, 2003; Arzeno & Castro, 1998; Tsakoumagkos *et al.*, 2010; Fabron, 2014) mientras que los cultivos andinos, ampliamente promocionados por distintos programas de desarrollo local (C.A.U.QUE.VA, 2005-2006; INTA, 2013) siguen relegados a una producción de escala familiar y a menudo, para el consumo en establecimientos gastronómicos son importados de otras regiones en razón de su menor precio. Esta situación refleja una cierta amenaza para la conservación de la diversidad andina. La adquisición de los productos mediada por su precio y no por su origen, podría resultar en la pérdida de riqueza genética que suponen las variedades locales

o en la incorporación de variedades exóticas, que aunque son genéticamente mucho más homogéneas, son más productivas, rentables o demandadas por los establecimientos gastronómicos.

Podemos observar que la gastronomía y el desarrollo agroproductivo fomentan el establecimiento de unidades productivas (familiares o de mayor envergadura) donde se cultivan principalmente verduras y hortalizas (en particular especies de hoja o perecederas), importantes para la elaboración de platos de amplia difusión. Tomando otro ejemplo, la papa, en la Tabla 1 puede observarse que la disponibilidad de variedades locales es amplia, pero esa variabilidad no es aprovechada por la gastronomía destinada al turismo, que se limita a ofrecer platos con “papas andinas” y reemplaza una variedad por otra, nuevamente según máxima rentabilidad.

Pese a esta tendencia preponderante, el estudio también muestra que algunos establecimientos sí respetan la estacionalidad de los platos y asumen su rol en la educación del público. Cuando se logre que este tipo de prácticas se generalice, es altamente probable que se fomente la conservación de cultivos y variedades locales de la zona hoy en franca decadencia por falta de demanda y por cambios en la cultura local (Hilgert *et al.*, 2013). Aprovechar esta situación haría que el turismo agroalimentario contribuya efectivamente, a la sustentabilidad desde su triple línea de base: ambiental, económica y social (Everett & Aichinson, 2008).

Las contradicciones observadas en esta descripción concuerdan con lo planteado por Espeitx (2008), quien señala que en estos procesos de patrimonialización intervienen diversos actores con objetivos e intereses múltiples que muchas veces son contradictorios y conflictivos: los productores ocupados en la recuperación de ciertos alimentos como alternativas productivas, los elaboradores movilizados por el mantenimiento y promoción de una actividad económica, las administraciones de los gobiernos locales o nacionales que promueven políticas y acciones de desarrollo local, los gestores del patrimonio cultural interesados en la preservación y reinterpretación de lo que se constituye como núcleo emblemático de una sociedad, los agentes turísticos involucrados en la creación de nuevos productos, ofertas y destinos del turismo. Estas contradicciones son también puestas de relieve por los entrevistados

con respecto a la promoción del patrimonio cultural para el consumo turístico en la Quebrada de Humahuaca. Mientras que algunos lo ven como una oportunidad, otros ponen de manifiesto su dificultad para insertarse en este circuito, regulado por el máximo beneficio económico. Por ejemplo, los productores de quinoa asociados a la UPPAJ, no logran ubicar su producción frente a los menores costos de la quinoa boliviana.

#### *Fortalezas y debilidades de la relación turismo gastronómico y agrodiversidad local*

No obstante, y a pesar de las distintas visiones, la oferta gastronómica para turistas y residentes presenta un importante componente local, tanto en los aspectos materiales (cultivos) e inmateriales (saberes tradicionales y dinámicos). Todo ello está contribuyendo en cierta medida a la reivindicación y resignificación de la cultura culinaria local, al igual que ocurre en comunidades peruanas (Matta, 2011). Aunque esta oferta constituye una simplificación con respecto a la cocina que se origina en el ámbito familiar o comunal, las comidas ofrecidas en espacios gastronómicos demandan cultivos de larga tradición andina y, posiblemente contribuyan a diversificar la agricultura familiar, constituyendo una oportunidad para las comunidades locales. De este modo se alcanzaría la “conservación a través de la comercialización”, según propone Evans (1993).

Ante este panorama, en el área estudiada se observa una real representación del patrimonio gastronómico local y de los recursos propios del área andina, que se producen en la región (si bien aún están deficientemente incorporados a la cadena de comercialización). Sin embargo, falta una auténtica sinergia entre la oferta gastronómica que representa el patrimonio local y la producción de los insumos básicos para la elaboración de los platos (Medina, 2017; Sosa-Sosa & Thomé-Ortiz, 2020) para lograr la conservación de los cultivos y variedades locales andinos a través del uso, como se observa de modo incipiente en algunas áreas del noreste argentino (Villagra *et al.*, 2019; García *et al.*, 2020). Existen ya emprendimientos locales que promueven la conservación de las tradiciones locales y generan interacción entre distintos actores. Por ejemplo, en Salta donde se combina la ruta del vino con el camino de los artesanos (Fidel, 2016; Santos 2020) o la ruta del yatay en Entre Ríos, cuya implementación es incipiente (Hernández *et al.*, 2020).

En el caso estudiado, de los cinco pilares en los que se basa el turismo agroalimentario (De Jesús *et al.*, 2017), se observan al menos tres: a) presencia de productos con identidad cultural de larga trayectoria histórica (por ejemplo los platos elaborados con variedades locales de maíz y papas); b) sistemas productivos locales susceptibles de ser visitados (las unidades productivas de distintas cooperativas); y c) capacidades para la prestación del servicio (los organismos de gestión interesados en potenciar el turismo). Sin embargo, lo que todavía faltaría reforzar es el desarrollo de un eje temático transversal y fortalecer el vínculo entre los eslabones presentes entre los productores y los visitantes. Para lograrlo, resulta indispensable la efectiva participación de los actores sociales –y sus saberes– con quienes hemos trabajado. Aprovechar esta situación haría que el turismo agroalimentario contribuya efectivamente a la sustentabilidad desde su triple línea de base: ambiental, económica y social (Everett & Aichinson, 2008).

## CONCLUSIONES

Esta contribución permite concluir que la oferta gastronómica presenta una importante componente local tanto en cultivos como en los saberes tradicionales. Sin embargo, se presenta un número sensiblemente menor de cultivos andinos y andinizados que de hortalizas de uso corriente (producidas localmente o no) por la importancia de los platos de amplia difusión y muchos cultivos andinos quedan relegados a una producción de escala familiar o son importados de otras zonas. De esta manera, las decisiones de adquisición de la materia prima mediadas principalmente por aspectos económicos y la no observancia de las reglas tradicionales para la elaboración de cada plato, dificultan la generación de una estrategia de desarrollo y conservación a partir de la demanda gastronómica.

Por ello, la oferta gastronómica no está asegurando por el momento, la conservación del patrimonio agroalimentario ni favoreciendo el papel de la agricultura familiar, ni de las cadenas cortas de comercialización en el mantenimiento e incremento de la agrodiversidad local. Posiblemente esta desconexión entre la oferta gastronómica y la agroalimentaria

podría ser superada con propuestas de espacios gastronómicos que ofrezcan además de una cocina más o menos auténtica, la posibilidad de adquirir productos con una identidad de origen que sea reconocible por el comprador. Una estrategia para la sustentabilidad de los agroecosistemas y el mantenimiento de la agrobiodiversidad local sería lograr que los emprendimientos comerciales a pequeña escala garanticen mayores ingresos a los pobladores locales en vez de a los intermediarios y estén sustentados en el empleo de una gran diversidad de cultivos, evitándose la sustitución de cultivos y cambios rotundos en los agroecosistemas involucrados.

Otra estrategia de superación sería el establecimiento de acuerdos de reciprocidad o ayuda mutua entre las distintas empresas, organizaciones o instituciones. Probablemente, de existir esos acuerdos, cambiaría el escenario para los diferentes actores sociales y las características de la agrobiodiversidad que se produce en la Quebrada de Humahuaca. Ponemos en relieve la importancia de la agricultura familiar como garante de la conservación de la diversidad biocultural, incluida la genética, que representa el patrimonio agroalimentario, el cual se proyecta como una herramienta para el desarrollo local y pone de manifiesto la preocupación por el cuidado del medio ambiente, la sustentabilidad de la biodiversidad y la promoción socioeconómica de los pobladores.

En relación a esta importancia, y como derivación de las aseveraciones de varios entrevistados que manifestaron la reserva de ciertos platos al ámbito doméstico, será importante indagar a futuro cómo las decisiones personales, familiares y de las organizaciones sociales pueden poner freno al avance de la agrobiodiversidad foránea promocionada por el turismo gastronómico y promover la conservación sobre la base de decisiones locales.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los participantes locales por su generosidad en compartir tiempo y saberes, y permitir su difusión. Esta investigación es resultado del curso de posgrado “Etnobiología Aplicada: del escritorio al campo”, impartido en septiembre de 2018, con financiamiento de la Red

CultIVA-CyTED, la organización de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Jujuy y con la AER- INTA de Humahuaca como anfitriona. Los trabajos de campo posteriores contaron con el financiamiento de la UNLP, FONCyT (PICT 2015-1548) y la SeCTER-UNJu. Finalmente, agradecemos al Mg. Carlos Cabrera por el diseño del mapa y a los revisores por sus acertados comentarios que contribuyen a mejorar este artículo.

## CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Todas las autoras participaron de igual medida en las distintas actividades: registro de datos en el campo, organización en laboratorio, análisis de los datos y redacción del manuscrito.

## BIBLIOGRAFÍA

- AGUIRRE, P. 2017. *Una historia social de la comida*. 1ª ed. Lugar Editorial, Ciudad Autónoma de Buenos Aires.
- ALBECK, M. E. 1994. *Taller de Costa a Selva. Producción e Intercambio entre los pueblos agroalfareros de los Andes Centro Sur*. Instituto Interdisciplinario Tilcara, Tilcara.
- ALBUQUERQUE, U. P., L. CRUZ DA CUNHA, R. LUCENA & R. ALVES. 2014. *Methods and techniques in ethnobiology and ethnoecology*. Springer Protocols Handbooks. Humana Press, New York.
- ÁLVAREZ, M. 2002. *La cocina como patrimonio (in) tangible*. Primeras Jornadas sobre Patrimonio Gastronómico: La cocina como patrimonio (in) tangible, pp. 11-25. Comisión para la Preservación del Patrimonio Histórico Cultural de la Ciudad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- ÁLVAREZ, M. & G. SAMMARTINO. 2009. Empanadas, tamales y carpaccio de llama: patrimonio alimentario y turismo en la Quebrada de Humahuaca - Argentina. *Estud. Perspect. Tur.* 18: 161-175.
- ARZENO, M. & H. CASTRO. 1998. *Caracterización socio-ambiental de la Quebrada de Humahuaca (Jujuy, Argentina)*. Documento de Trabajo, Proyecto Ambiente y Sociedad en los Andes: estrategias y políticas. Instituto de Geografía (EEyL-UBA), Buenos Aires.

## N. Petrucci *et al.* - La relación del turismo gastronómico y la agrobiodiversidad en Humahuaca

- ARZENO, M. & C. TRONCOSO. 2012. Alimentos tradicionales andinos, turismo y lugar: definiendo la nueva geografía de la Quebrada de Humahuaca (Argentina). *Rev. Geogr. Norte Gd.* 52: 71-90.
- BARTL B. & L. M. CALIFANO. 2017. Los porotos son vaquitas: cultivo de *Phaseolus vulgaris* y ganado bovino en el departamento de Iruya, Salta. En: POCHETTINO, M.L. & N.D. VIGNALE (eds.). *Libro de resúmenes de las I Jornadas Argentinas de Etnobiología y Sociedad (I JAES)*, p. 121. Editorial UNJu, S.S. de Jujuy.
- BESSIÈRE J. 1998. Local development and heritage: traditional food and cuisine as tourist attractions in rural areas. *Sociologia Ruralis* 38: 21-34. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/1467-9523.00061>
- BLAS-YAÑEZ, S., H. THOMÉ-ORTIZ, A. ESPINOSA-ORTEGA & I. VIZCARRA-BORDI. 2018. La construcción discursiva del patrimonio agroalimentario en las sociedades contemporáneas: aproximaciones conceptuales y debates teóricos. *Rev. Mex. Cien. Agríc.* 9: 443-457. <http://dx.doi.org/10.29312/remexca.v9i2.1084>
- BUGALLO L. & M. VILCA. 2011. Cuidando el ánimo: salud y enfermedad en el mundo andino (puna y quebrada de Jujuy, Argentina). *Nuevo Mundo Mundos Nuevos* [online]. Disponible en: <http://tilcara.filo.uba.ar/sites/tilcara.filo.uba.ar/files/u17/Bugallo-Vilca.pdf> [Acceso: 01 abril 2012].
- CABRERA, A. L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. En: PARODI, L. R. W. F. Kugler, *Enciclopedia Agricultura y Jardinería* 2: 1- 85. Buenos Aires, Argentina.
- CALIFANO, L. M. 2020. Gestión del pastoreo: conocimientos y prácticas de manejo de las especies forrajeras en la ganadería trashumante de Iruya (Salta, Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 55: 493-513.
- CAMACHO, J. 2006. Bueno para comer, bueno para pensar. Comida, cultura y biodiversidad en Cotacachi. En: R. RHOADES (ed). *Desarrollo con identidad: comunidad, cultura y sustentabilidad en los Andes*, pp. 237-265. Abya-Yala, Quito.
- C.A.U.QUE.VA. (Cooperativa agropecuaria Unión Quebrada y Valles Argentina). 2005-2006. Catálogo de productos andinos [online]. Disponible en: <https://dds.cepal.org/innovacionsocial/e/proyectos/doc/CAUQUEVA.Argentina.esp.pdf> [Acceso: 15 Septiembre 2015].
- CHAMO, L. 2003. Uquía y Caleta: estudio comparado de los procesos productivos. En: C. REBORATTI (ed). *La Quebrada. Geografía, historia y ecología de la Quebrada de Humahuaca*, pp. 163-174. Editorial La Colmena, Buenos Aires.
- JESÚS C. D., H. THOMÉ-ORTIZ, A. ESPINOZA-ORTEGA & I. VIZCARRA-BORDI. 2017. Turismo agroalimentario: Una perspectiva recreativa de los alimentos emblemáticos desde la geografía del gusto. *Estud. Perspect. Tur.* 26: 549-567.
- ESPEITX, E. 2004. Patrimonio alimentario y turismo: una relación singular. *PASOS: Rev. Tur. Patrim. Cult.* 2: 193-213.
- ESPEITX, E. 2008. Los sentidos del patrimonio alimentario en el sur de Europa. En: ÁLVAREZ, M. & F. X. MEDINA (ed.) *Identidades en el plato. El Patrimonio Cultural Alimentario entre Europa y América*, pp. 45-61. Editorial Icaria, Barcelona.
- EVANS, M. 1993. Conservation by commercialization. En: HLADIK, C.M., A. HLADIK, O.F. LINARES, H. PAGEZY, A. SEMPLE & M. HADLEY (eds.) *Tropical forests, people and food. Biocultural interactions and applications to development*, pp. 815-822. UNESCO, Man and the Biosphere series 13, Reino Unido y París.
- EVERETT, S. & AITCHISON, C. 2008. The role of food tourism in sustaining regional identity: a case study of Cornwall, south West England. *J. Sust. Tour.* 16:150-167.
- FABRON, G. 2014. Agricultura tradicional en el sector norte de la Quebrada de Humahuaca (Dpto. de Humahuaca, Jujuy, Argentina). *Bol. Centr. Invest. Precolomb.* 24:10-14.
- FAO. 2010. The second report on the state of the world's plant genetic resources for food and agriculture Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Roma, Italia.
- FABRON, G. & M. CASTRO. 2018. Agricultura familiar y soberanía alimentaria en las nacientes de la Quebrada de Humahuaca (Jujuy). *Rev. Esc. Antropol.* 24: 1-128.
- FIDEL, G. 2016. *Turismo del Vino. La experiencia argentina*. 1ra Edic, pp 1-260. EDIUNC, Mendoza.
- GARCÍA, D. S., N. I. HILGERT & M. SEDREZ DOS REIS. 2020. La Palmera *Euterpe edulis* Mart., una especie clave para la conservación de remanentes de Bosque Atlántico en Argentina. En: HILGERT, N.I., M.L. POCHETTINO & J.E. HERNÁNDEZ BERMEJO (eds.). *Palmeras Nus al sur de la América Austral*. Cap. 4: 57-80. CultIVA-CYTED, Madrid.

- GARINE, I. & L. VARGAS. 1999. Introducción a las investigaciones antropológicas sobre alimentación y nutrición. *Cuad. Nutr.* 20: 21-28.
- GOLOVANEVSKY, L. & A. RAMÍREZ. 2014. *Población rural en Jujuy: dinámica, empleo y condiciones de vida según los censos de población del siglo XXI*. Libro de Resúmenes de las III Jornadas Nacionales sobre estudios regionales y mercados de trabajo. Universidad Nacional de Jujuy (Facultad de Cs. Económicas y Unidad de Investigación en Comunicación, Cultura y Sociedad de la Facultad de Humanidades y Cs. Sociales) y Red SIMEL, San Salvador de Jujuy.
- GUBER R. 2011. *La etnografía. Método, campo y reflexividad*. Siglo XXI, Buenos Aires.
- HERNÁNDEZ, I. V., A. E. JIMÉNEZ-RUIZ, CASTREJÓN, Y. D. P.; CONTRERAS, D. DE J.; BARQUÍN, R. DEL C. S. 2020. Turismo agroalimentario y revalorización de alimentos tradicionales: el caso del Yatay [*Butia yatay*] en Ubajay, Argentina. *Rosa dos Ventos - Turismo e Hospitalidade* 12: 309-333.  
<http://dx.doi.org/10.18226/21789061.v12i2p309>
- HERNÁNDEZ-BERMEJO, J. E. & J. LEÓN. 1992. *Cultivos marginados. Otra perspectiva de 1492*. FAO, Roma.
- HILGERT, N. I. 1999. Las plantas comestibles en una zona de Yungas meridionales (Argentina). *An. Jard. Bot. Madrid* 57: 117-138.
- HILGERT, N. I., F. ZAMUDIO, FURLAN & L. CARIOLA. 2013. The key role of cultural preservation in maize diversity. Conservation in the Argentine Yungas. *Evidence-based Complement. Altern. Med.* Article ID 732760.  
<https://doi.org/10.1155/2013/732760>
- IBODA 2014. Instituto de Botánica Darwinion [online]. Disponible en: <http://www2.darwin.edu.ar> [Acceso: Abril 2021]
- INDEC. 2010. *Censo Nacional de Población, Vivienda y Hogares*. Instituto Nacional de Estadísticas y Censos. Buenos Aires. Disponible en: <https://www.indec.gov.ar>. [Acceso: Mayo 2021]
- INTA. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. 2013. *Proyecto Regional con enfoque Territorial. Fortalecimiento de los procesos de desarrollo sustentable del territorio de la Quebrada de Humahuaca y los Valles de Altura Salto-Jujeños*. 51. Centro Regional Salta – Jujuy. Estación Experimental Agropecuaria Abra Pampa, Abra Pampa, Jujuy.
- ISE. International Society of Ethnobiology. 2006. International Society of Ethnobiology Code of Ethics (with 2008 additions).
- JANOSCHKA, M. 2003. El turismo en la Quebrada. En: REBORATTI, C. (coord.). *La Quebrada. Geografía, historia y ecología de la Quebrada de Humahuaca*. Pp. 211-223. La Colmena, Buenos Aires.
- JANOSCHKA, M. & C. REBORATTI. 2003. La movilidad de la población. En: REBORATTI, C. (coord.). *La Quebrada. Geografía, historia y ecología de la Quebrada de Humahuaca*. Pp. 1-242. La Colmena, Buenos Aires.
- KUHN, E., HASELMAIR, R., PIRKER, H. & C. VOGL. 2018. The role of ethnic tourism in the food knowledge tradition of Tyrolean migrants in Treze Tílias, SC, Brazil. *J. Ethnobiol. Ethnomed.* 14: 26.  
<https://doi.org/10.1186/s13002-018-0224-9>
- LAKOVIDOU, O. & C. TURNER, C. 1995. The female gender in Greek agrotourism. *Ann. Tour. Res.* 2 (2): 481-481.
- LAMBARÉ, D. A. & M. L. POCHETTINO. 2012. Diversidad local y prácticas agrícolas asociadas al cultivo tradicional de duraznos, *Prunus persica* (Rosaceae), en el Noroeste de Argentina. *Darwiniana* 50: 174-186. <https://www.jstor.org/stable/41825707>
- LEMA, V. & M. L. POCHETTINO. 2012. Cambio y continuidad al plato: los saberes culinarios y su rol en la dinámica de la diversidad biocultural. En: BABOT, M.P., M. MARSCHOFF & F. PAZZARELLI (eds.). *Las manos en la masa: arqueologías, antropologías e historias de la alimentación en Suramérica*. Pp 25-45. Universidad Nacional de Córdoba. Facultad de Filosofía y Humanidades. Museo de Antropología UNC, Córdoba.
- LORANDI, A. M. 1984. Pleito de Juan Ochoa de Zárate por la posesión de los indios Ocloyas. ¿Un caso de verticalidad étnica o un relicto de archipiélago estatal? *Runa* 14: 132-142.
- MASCARENHAS, R. G. T. & J. M. GÁNDARA. 2010. Producción y transformación territorial. La gastronomía como atractivo turístico. *Estud. perspec. Tur.* 19: 776-791.
- MATTA, R. 2011. Posibilidades y límites del desarrollo en el patrimonio inmaterial. El caso de la cocina peruana. *Apuntes* 24: 196-207.
- MAUSS, M. 1980. *Sociologie et Anthropologie*. Presses Universitaires de France, Paris.
- MEDINA, F. X. 2017. Reflexiones sobre el patrimonio y la alimentación desde las perspectivas cultural y turística. *An. Antropol.* 51: 106-113.  
<https://doi.org/10.1016/j.antro.2017.02.001>

## N. Petrucci *et al.* - La relación del turismo gastronómico y la agrodiversidad en Humahuaca

- MORAES R. M., B. ØLLGAARD, L. P. KVIST, F. BORCHSENIUS & H. BALSLEV. 2006. *Botánica Económica de los Andes Centrales*. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz.
- PAOLI, H., A. R. BIANCHI, C. E. YAÑEZ, J. N. VOLANTE, D. R. FERNÁNDEZ, M. C. MATTALÍA & Y. E. NOÉ. 2002. *Recursos hídricos de la Puna, valles y bolsones áridos del Noroeste Argentino*. Convenio INTA EEA Salta-CIED, Salta.
- PLANTS OF THE WORLD ONLINE. 2021 [online]. Disponible en: <https://powo.science.kew.org/> [Acceso: Septiembre 2021]
- POCHETTINO, M.L. 2015. *Botánica económica. Las plantas interpretadas según tiempo, espacio y cultura*. Sociedad Argentina de Botánica, Corrientes.
- RAMOS, R.S., N. I. HILGERT & D. A. LAMBARÉ. 2013. Agricultura Tradicional y Riqueza de maíces (*Zea mays* L.). Estudio de caso en Caspalá, provincia de Jujuy, Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 48: 607-621.
- SANTOS, M. C. 2020. *Turismo enológico: oferta turística de las bodegas en la Ruta del Vino de Altura y de los Valles Calchaquíes, provincia de Salta, República Argentina*. Tesis de Posgrado. Universidad Nacional de Quilmes, Bernal, Argentina [online]. Disponible en <http://ridaa.unq.edu.ar/handle/20.500.11807/2236> [Acceso: Agosto 2021].
- SICA, G. 2010. Del tráfico caravanero a la arriería colonial indígena en Jujuy. Siglos XVII y XVIII. *Rev. Transp. Territ.* 3: 23-39.
- SOSA-SOSA, M.E. & H. THOMÉ-ORTIZ. 2020. ¿Representa el turismo culinario una oportunidad para valorizar el patrimonio agroalimentario? El caso del centro histórico de Quito. *Rev. Estud. Andal.* 40: 136-158. <https://dx.doi.org/10.12795/rea.2020.i40.08>
- TAPIA, M. E. & A.M. FRIES. 2007. *Guía de campo de los cultivos andinos*. FAO, ANPE, Lima.
- TAYLOR, S., BOGDAN, R. & M. DEVAULT. 2016. *Introduction to qualitative research methods: a guide and resource*. 4<sup>th</sup> edition. John Wiley & Son, Hoboken, New Jersey.
- THOMÉ-ORTIZ, H. 2015. Turismo agroalimentario y nuevos metabolismos sociales de productos locales. *Rev. Mex. Cienc. Agric.* 6: 1373-1386. <https://doi.org/10.29312/remexca.v6i6.583>
- TEREUCÁN ANGULO, J. & C. BRICEÑO OLIVERA. 2020. Turismo gastronómico mapuche en La Araucanía. *Rev. Geogr. Espac.* 10: 74-88. <https://doi.org/10.25074/07197209.20.1878>
- TOMMEI, C. & A. BENEDETTI. 2014. De ciudad-huerta a pueblo boutique. Turismo y transformaciones materiales en Purmamarca. *Rev. Geogr. Norte Gd* 58: 179-199.
- TRONCOSO, C. 2013. La estetización de la Quebrada de Humahuaca. *Ería* 91: 168-181.
- TRONCOSO, C. & M. ARZENO. 2019. Turismo, gastronomía y producción agraria en la provincia de Jujuy (Argentina): actores, dinámicas y transformaciones asociadas a la valorización de productos tradicionales. *Rev. Invest. Turíst.* 18: 169-192.
- TSAKOUMAGKOS, P., S. SOVERNA & C. CRAVIOTTI. 2010. *Campesinos y pequeños productores en las regiones agroeconómicas de Argentina*. Serie Documentos de Formulación, Imprenta de la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación, Buenos Aires.
- TURCO, E., L. SOUILLA & M. L. POCHETTINO. 2006. Relación entre saberes y prácticas culinarios con la conservación de la agrobiodiversidad. Estudio etnobotánico en el Parque Pereyra Iraola (Buenos Aires, Argentina). *Acta VII Congreso Latinoamericano e Sociología Rural (CD)*. Pp. 1-14. Quito, Ecuador. FLACSO.
- VILLAGRA, P.E., N. I. HILGERT, D. GARCÍA, J. A. ÁLVAREZ, M. CHAMORRO & G. MARINO. 2019. *Conservación por el uso en nuestros bosques nativos: ¿una utopía teórica o una oportunidad productiva?* [online]. Disponible en: <https://redforestal.conicet.gov.ar/conservacion-por-el-uso-en-nuestros-bosques-nativos-una-utopia-teorica-o-una-oportunidad-productiva>. [Acceso: Septiembre 2021].
- VILLALBA, M. S. & D. A. LAMBARÉ. 2019. Las manzanas en Ocumazo (Jujuy, Argentina) como parte de la diversidad de cultivos tradicionales: usos y percepciones. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 54: 431-449.





# CARACTERIZACIÓN DE FIBRAS VEGETALES EN PAPELES USADOS EN RESTAURACIÓN: ABACÁ Y PAPEL JAPÓN

## CHARACTERIZATION OF VEGETABLE FIBERS IN PAPERS USED IN RESTORATION: ABACÁ AND JAPANESE PAPER

Élida Alcaraz<sup>1\*</sup>, Daniela Nitíu<sup>1,2</sup> y Andrea Mallo<sup>1,3</sup>

1. Cátedra de Palinología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. Argentina
2. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina.
3. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, Argentina.

\*alcarazelida7@gmail.com

### Citar este artículo

ALCARAZ, É., D. NITIU & A. MALLO. 2022. Caracterización de fibras vegetales en papeles usados en restauración: Abacá y Papel Japón. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 153-165.

 DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n1.34400>

Recibido: 12 Ago 2021  
Aceptado: 18 Nov 2021  
Publicado impreso: 31 Mar 2022  
Editora: Norma Hilgert 

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

### SUMMARY

#### Background and aims:

The excellent physical and chemical properties of Abacá and Japan papers make them one of the most used materials in restoration of cultural assets on paper. The objective of this work is to characterize the fibers that compose them and identify plant genera or species that were used in their manufacture.

**M&M:** Fibers from samples of each paper and previously collected reference plant material were disintegrated. The diagnostic characters of the fibers were observed with a photomicroscope and photomicrographs were taken. Subsequently, the homologous characters were compared by relating the Abacá paper fiber samples with those of *Musa* sp. and the Japan paper samples with *Broussonetia* sp. and *Euonymus* sp.

**Results:** There were coincidences between the diagnostic characters of the paper fibers of Abacá and *Musa* sp. Regarding the Japan paper samples, there were results consistent with *Broussonetia* sp. but not with *Euonymus* sp.

**Conclusions:** According to the results observed between the Abacá paper fibers and the samples of the collected living material, we infer that the Abacá paper contains fibers of *Musa* sp. In the Japan paper samples, the similarities observed between the diagnostic characters of the fibers with respect to the reference plant samples indicate the presence of *Broussonetia* sp. fibers. There is no evidence of fibers of *Euonymus* sp.

### KEY WORDS

Abacá, characterization, fibers, japan, paper, restoration.

### RESUMEN

**Introducción y objetivos:** Las excelentes propiedades físicas y químicas que presentan el papel Abacá y el papel Japón hacen que sean los materiales más utilizados en restauración de bienes culturales en soporte papel. El objetivo del presente trabajo es caracterizar las fibras que los componen e identificar géneros o especies vegetales que se utilizaron en la manufactura de los mismos.

**M&M:** Se disgregaron fibras de muestras de cada papel y del material vegetal de referencia previamente recolectado. Se observaron los caracteres diagnósticos de las fibras con fotomicroscopio y se tomaron fotomicrografías. Posteriormente se procedió a comparar los caracteres homólogos relacionando las muestras de fibras de papel Abacá con las de *Musa* sp. y las muestras de papel Japón con *Broussonetia* sp. y *Euonymus* sp.

**Resultados:** Se observaron coincidencias entre los caracteres diagnósticos de las fibras de papel Abacá y *Musa* sp. En cuanto a las muestras de papel Japón, se obtuvieron resultados coincidentes con *Broussonetia* sp. pero no con *Euonymus* sp.

**Conclusiones:** Según los resultados observados entre las fibras de papel Abacá y las muestras de material vivo recolectado, inferimos que el papel Abacá contiene fibras de *Musa* sp. En las muestras de papel Japón, las semejanzas observadas entre los caracteres diagnósticos de las fibras que lo componen con respecto a las muestras vegetales de referencia indican la presencia de fibras de *Broussonetia* sp. No hay indicios de fibras de *Euonymus* sp.

### PALABRAS CLAVE

Abacá, caracterización, fibras, japon, papel, restauración.

## INTRODUCCIÓN

El desarrollo de técnicas de elaboración del papel a través de la historia, fue fundamental en la transmisión de la cultura. La estructura morfoanatómica de las fibras vegetales de las diversas especies de las que se obtiene el papel -sumado a las diferentes técnicas de manufactura- aportan las características que identifican a cada tipo de papel en cuanto a sus propiedades físicas y estructurales.

Los soportes de información almacenados en archivos y bibliotecas, tales como documentos en papel y medios ópticos (discos compactos), sufren a través del tiempo alteraciones físicas, químicas y biológicas debido a múltiples factores físicos como ambientales o del propio material, como producto de la inadecuada manipulación o almacenaje entre otros aspectos (Ponce Fernandez & Terrazas Santillán, 2015). El biodeterioro es un proceso causado por microorganismos que forman biopelículas sobre los soportes y los utilizan como fuente de carbono y energía, lo que afecta las propiedades del material (Guiamet *et al.*, 2009). A pesar de que el componente mayoritario del papel es la celulosa, otros constituyentes como almidón u otros compuestos como la caseína, adhesivos naturales, almidón, gelatina, colas, dextrinas, aminoácidos, sales metálicas y otras impurezas pueden estar presentes (Mallo *et al.*, 2017a). El polvo y la tierra también proporcionan nutrientes suplementarios que precisan los microorganismos para su adecuado desarrollo (Ziaurriz, 2017). El papel es susceptible a la colonización de un amplio rango de agentes biológicos como bacterias, insectos y hongos celulolíticos, siendo estos últimos factores cruciales en la degradación de materiales de archivo y bibliotecas (Mallo *et al.*, 2017b).

Dos de los tipos de papel más utilizados para la restauración de patrimonio documental son el papel Japón para agregado y relleno de páginas y contratapas (Ponce Fernandez & Terrazas Santillán, 2015) entre otras aplicaciones, y el Abacá, para planos y mapas en soporte papel (Ziaurriz, 2017). En restauración es fundamental trabajar con materiales resistentes al deterioro por tales ataques y la elección de los mismos estará basada en un análisis previo de las propiedades con que dichos materiales cuentan: grado de permeabilidad, densidad del entramado, ductilidad, lustre, opacidad, resistencia

a microorganismos patogénicos (Salgado de Morais, 2009) y características insecticidas de las fibras que lo componen (Bernal Pérez, 2016).

La materia prima utilizada para la conservación y restauración de objetos en soporte papel tiene distinto origen geográfico en función de la procedencia de las especies de las cuales provienen las fibras vegetales que se utilizan para la fabricación de los papeles.

Los materiales de origen asiático, están representados por el “washi” o “papel Japón” cuyas variantes celulósicas se fabrican principalmente a partir de las fibras internas de la corteza de tres especies vegetales: el “kozo” que es un híbrido de la familia Moraceae (*Broussonetia kazinoki* Siebold & Zucc. × *B. papyrifera* (L.) L’Hér. ex Vent.), el “gampi” (*Wikstroemia sikokiana* Franch & Sav., Thymelaceae) y el “mayumi” (*Euonymus hamiltonianus* Wall., Celastraceae) (Hiromi Paper, 2018) conformando distintas texturas de fibras entrelazadas en forma intrincada, de alta resistencia a tensiones (Yoshinao & Shoten, 2016) y con características y usos diferentes. También se utiliza la corteza del árbol “mitsumata” (*Edgeworthia tomentosa* (Thunb.) Nakai, Thymelaceae), la cual presenta fibras más cortas, delgadas y brillantes, produciendo un papel liso y denso (Yoshinao & Shoten, 2016).

La corteza interior del árbol de morera “kozo” (*Broussonetia kazinoki* × *B. papyrifera*) aporta fibras largas y fuertes, produciendo un papel flexible y extremadamente resistente. En el caso del “gampi” (*Wikstroemia sikokiana*) las fibras de la corteza proporcionan al papel una gran consistencia y una superficie lustrosa. La corteza delgada del “mayumi” (*Euonymus hamiltonianus*) aporta fibras cortas y brillantes, produciendo un papel fuerte, crujiente y translúcido (National Geographic, 2021).

El papel “kozo” se produce en una amplia gama de gramajes y espesores, es el papel asiático más utilizado por conservadores, siendo los materiales de “gampi” y “mitsumata” utilizados en menor grado. También se utilizan especies de *Morus* sp. (Song, 2015) y varias especies de la familia de las Poaceae: el “trigo” (*Triticum* sp.) el “arroz” (*Oryza* sp.) y “bambú” (Subfam. Bambusoideae) (National Geographic, 2021).

El aspecto y uso del papel varía en función de la planta que se utilice para su elaboración. Así, el “kozo” se emplea para hacer un papel flexible pero resistente; el “gampi” para fabricar un producto con

una gran consistencia y una superficie lustrosa, y el “mitsumata” para contar con un papel con acabado suave y terso (Yoshinao & Shoten, 2016).

Tradicionalmente, existen diversos procesos de elaboración de estos papeles, pero en todos los casos, se entretajan fibras vegetales largas mezclándolas con agua junto con una sustancia aglutinante, de modo de formar hojas uniformes y resistentes.

El “papel japonés” es muy utilizado en la arquitectura tradicional japonesa y en la fabricación de artículos de uso común, por ejemplo, paneles (“shoji”), puertas corredizas (“fusuma”) y biombos (“tsuitate”) (Gonzales Alberdi, 2002; Yoshinao & Shoten, 2016). Este papel es muy adecuado para la restauración de libros y documentos, utilizándose como relleno o soporte de refuerzo, debido a su alta resistencia físicoquímica, ya que no se vuelve quebradizo ni se decolora con el tiempo, probablemente debido a las características del vegetal con el que se elabora, tal como se ha demostrado para el caso del “kozo” que *Broussonetia papyrifera* posee fitoalexinas con reconocidas propiedades antibacterianas y antifúngicas (Afonso de Almeida, 1995; Rivera y Zuñiga, 2012). Asimismo, el “gampi” y la “mitsumata” tienen propiedades insecticidas (Bernal Pérez, 2016), y los aglutinantes naturales que poseen, reducen el cartoneo manteniendo la absorbencia. Este tipo de papeles tampoco suelen llevar colorantes ni blanqueantes artificiales lo que favorece el pH neutro que proporciona estabilidad en el tiempo (Bernal Pérez, 2016); fueron muy utilizados en trabajos de restauración obras antiguas del siglo XV, XVIII, XIX y XX (Guerola Inza & Ferrando Cusi, 2013; Vilchez, 2013; Fundación Santa María de Albarracín, 2017).

En la actualidad el papel de origen occidental más utilizado en restauración es el que se produce a partir de las fibras de las vainas foliares que rodean el tronco de la planta de “abacá” (*Musa textilis* Née, Musaceae) planta natural de Filipinas y ampliamente distribuida en los trópicos húmedos, cuyo papel lleva el mismo nombre que la especie vegetal con el que se elabora, cuyo líder mundial en producción de “abacá” es Filipinas, siguiendo en importancia Ecuador, Costa Rica y países de Asia sudoriental (Montoya, 2016). Durante el siglo XIX, el “abacá” (también denominado “cáñamo de Manila”) fue cultivado inicialmente a gran escala en Sumatra y ampliamente utilizado en aparejos de barcos, dada su resistencia al daño por agua salada, y aún hoy se

utiliza en la confección de sogas, líneas de pesca y redes (Cobos, 2019).

Las fibras de “abacá” son células largas y delgadas, con una composición aproximada de 77- 80% de celulosa, 6-8% de hemicelulosa y 5-10% de lignina (Paz Hernández *et al.*, 2018). Tienen gran resistencia mecánica, conformando una pasta mucho más resistente que la de una madera (Chamba Viscarra, 2017), cuya utilización principal es la producción de papel como hojas para escritura y restauración, bolsas de té y café, billetes (los billetes de yen japoneses contienen un 30 % de “abacá”) (Cobos, 2019). También se utiliza en la industria automotriz y textil (Salvador *et al.*, 2008; Montoya, 2016). Cabe destacar que al igual que con la especie con que se elabora el “kozo”, en las especies del género *Musa* utilizadas para producir “abacá” se han identificado fitoalexinas con propiedades antifúngicas (Echeverry *et al.*, 2010).

Otros materiales celulósicos de origen occidental utilizados en el campo de la conservación están realizados en fibras vegetales naturales como el “lino” (*Linum usitatissimum* L. Linaceae), “cáñamo” (*Cannabis* sp., Cannabaceae) y “algodón” (*Gossypium* sp., Malvaceae) (Collings & Milner, 1978; Hunter, 2011).

El objetivo del presente trabajo es analizar las fibras vegetales componentes de las tramas de “papel abacá” y de “papel Japón” según los caracteres micromorfológicos y, por otra parte, identificar los componentes vegetales de ambos papeles mediante la comparación de los caracteres diagnósticos de las fibras de material vivo recolectadas de las especies citadas para cada tipo de papel.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Para este ensayo, se utilizaron muestras de “papel de abacá” y “Japón” adquiridas en comercios especializados de la ciudad de La Plata (Argentina).

Para la obtención de las fibras a partir de los distintos tipos de papel, se utilizó la técnica de disgregado en función de la resistencia del material (Dizeo de Strittmatter, 1973; Arambarri, 2018). Se colocaron en placas de Petri, 5 muestras de 1 cm<sup>2</sup> de cada tipo de papel. Se utilizó alcohol 96% para el papel Abacá e hipoclorito de sodio concentrado (sc al 5.25%) para el papel Japón hasta cubrirlos totalmente. Por otra parte, se realizó una colección

de referencia con material vivo: *Musa x paradisiaca* L. (Fig. 1A), *Broussonetia papyrifera* (Fig. 1B) y *Euonymus japonicus* Thunb. (Fig. 1C), recolectados en los alrededores del predio de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata. Se realizaron preparados para microscopía de fibras subepidérmicas de las especies citadas. Dichos preparados fueron montados en gelatina glicerina y sellados con esmalte. Tanto el material de herbario como los preparados para microscopía asignados a los taxones citados como componentes de ambos tipos de papel se encuentran depositados en la Cátedra de Palinología de dicha Facultad. La identificación de las plantas se realizó según Parodi (1959).

Las fibras se obtuvieron por disgregado de la capa subepidérmica de tallos del material de referencia (*Broussonetia* sp. y *Euonymus* sp.) o de vainas foliares

(*Musa* sp.) (Pulloquina Cevallos, 2019) según correspondiera, siendo sumergidas en hipoclorito de sodio concentrado.

Tanto las muestras problema como las muestras de referencia se dejaron reposar hasta su disgregación. Los tiempos de reposo variaron acorde a las características de cada muestra (“papel abacá”: 1h; “papel Japón” 7 días y las muestras de referencia: aproximadamente 6 hs. dependiendo del material). Posteriormente, se observaron los caracteres diagnósticos de las fibras comparando la muestra de “papel Japón” con material fresco de *Broussonetia* sp. y *Euonymus* sp. y la muestra de “abacá” con fibras de *Musa* sp.

Se procedió a la separación manual de las fibras bajo lupa Nikkon SMZ1000 y se montaron en porta y cubreobjetos. Para su observación se utilizó fotomicroscopio Nikkon Eclipse E200. La identificación de las fibras se basó en la clasificación



**Fig. 1.** Aspecto general de las plantas de referencia. **A:** *Musa x paradisiaca*. **B:** *Broussonetia papyrifera*. **C:** *Euonymus japonicus*.

de Catling & Grayson (1982), que toma en cuenta: forma, relación pared/lumen, extremo, estrías transversales y/o longitudinales, dislocaciones, continuidad del lumen y grado de lignificación. Se tomaron fotomicrografías que ilustran los caracteres diagnósticos para cada muestra. Se trabajó con el programa Micrometrics SE Premium.

## RESULTADOS

El estudio microscópico de ambos tipos de papel presenta entramados de densidad variable, con fibras entrecruzadas unas sobre otras (Fig. 2A-B). En cuanto al “papel abacá”, se observa una trama intrincada pero porosa y resistente, sedosa al tacto y traslúcida (Fig. 2C).

En el estudio de las fibras del “papel Japón” se observan las siguientes características: fibras largas (Fig. 3A), cuyas paredes presentan generalmente ancho menor o igual al del lumen (Fig. 3D). En esta imagen se destaca la presencia de drusas intercaladas entre las fibras (Fig. 3E)

En los materiales de referencia estudiados, en *Broussonetia* sp. se detectaron cristales de oxalato de calcio en forma de drusas y cristales cúbicos (Fig. 4 A-B) y drusas en *Euonymus* sp. (Fig. 4C).

Asimismo, se destacan extremos aguzados con puntas suavemente redondeadas (Fig. 5A), suaves estrías transversales (Fig. 5D), dislocaciones bien marcadas (Fig. 6A) y lumen con discontinuidades (Fig. 6D), caracteres diagnósticos concordantes con el material de referencia de *Broussonetia* sp. (Figs. 3B, E; 5B, E; 6B, E), pero que no fueron observados

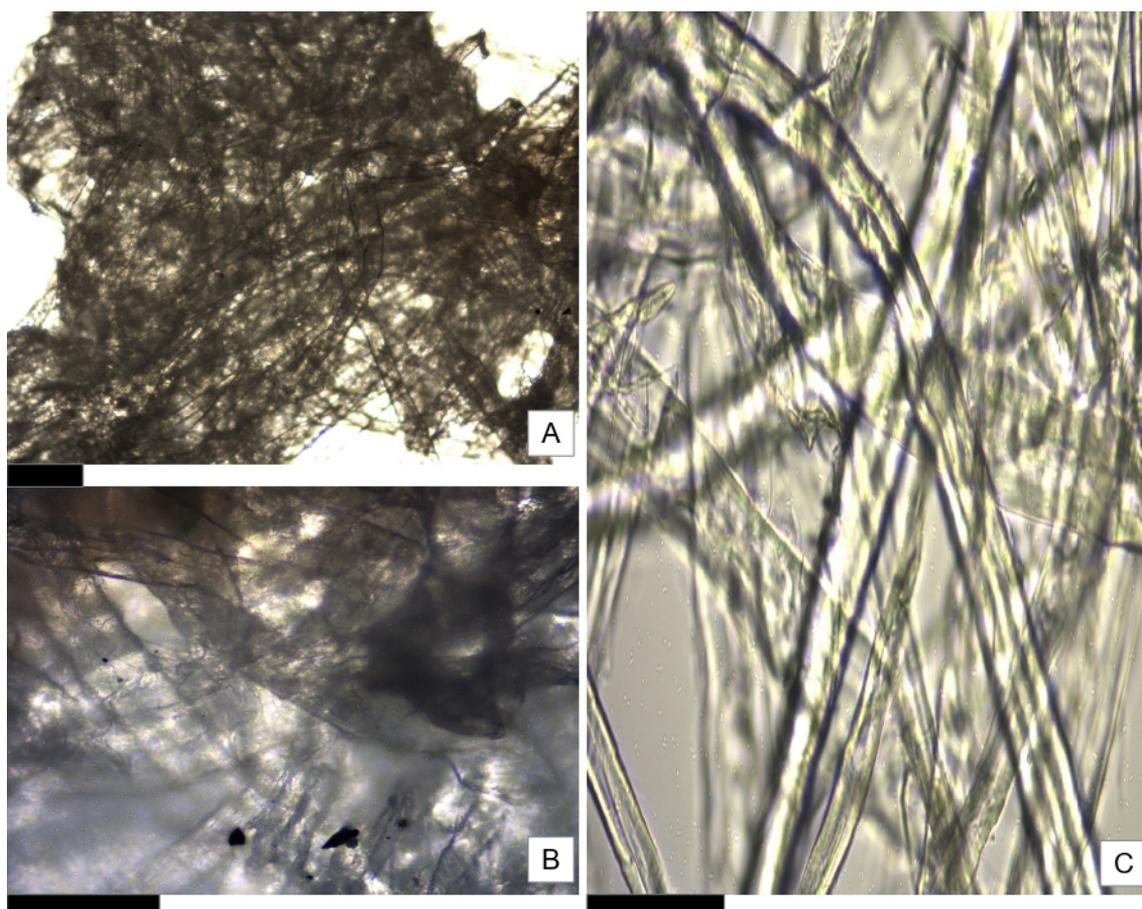
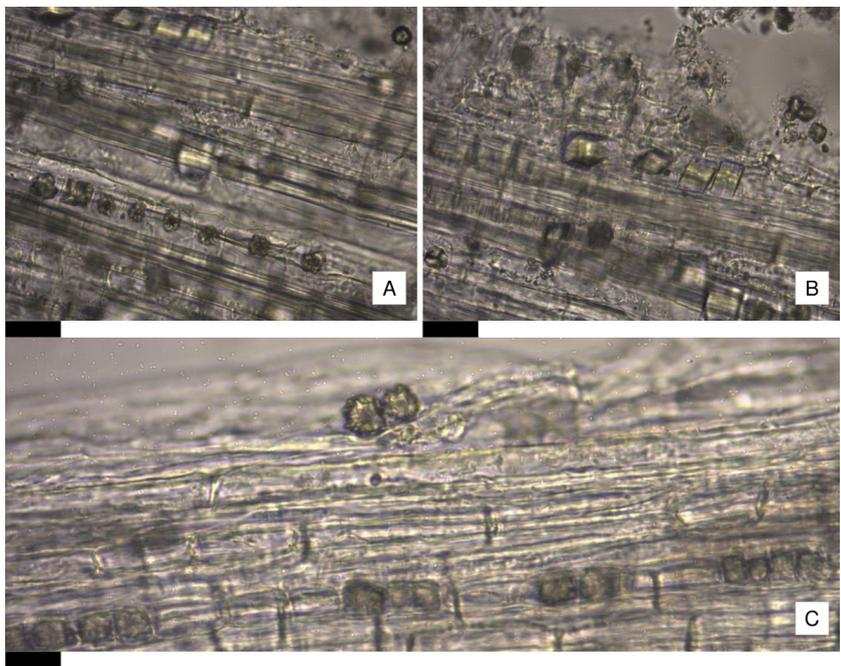


Fig. 2. Trama. A, B: “papel Japón”. C: “abacá”. Escalas = 10  $\mu$ m.



**Fig. 3.** Comparación entre fibras de “Papel Japón”, *Broussonetia* sp. y *Euonymus* sp. Forma. **A:** “Papel Japón”. **B:** *Broussonetia* sp. **C:** *Euonymus* sp. Relación pared / lumen. **D:** Papel Japón. **E:** *Broussonetia* sp. **F:** *Euonymus* sp. Escalas = 10  $\mu$ m.



**Fig. 4.** Cristales. **A-B:** Cristales de oxalato de calcio y drusas en *Broussonetia* sp. **C:** Drusas en *Euonymus* sp. Escalas = 10  $\mu$ m.



**Fig. 5.** Comparación entre fibras de “Papel Japón”, *Broussonetia* sp. y *Euonymus* sp. Extremos. **A:** “Papel Japón”. **B:** *Broussonetia* sp. **C:** *Euonymus* sp. Estriás. **D:** “Papel Japón”. **E:** *Broussonetia* sp. **F:** *Euonymus* sp. Escalas = 10  $\mu$ m.

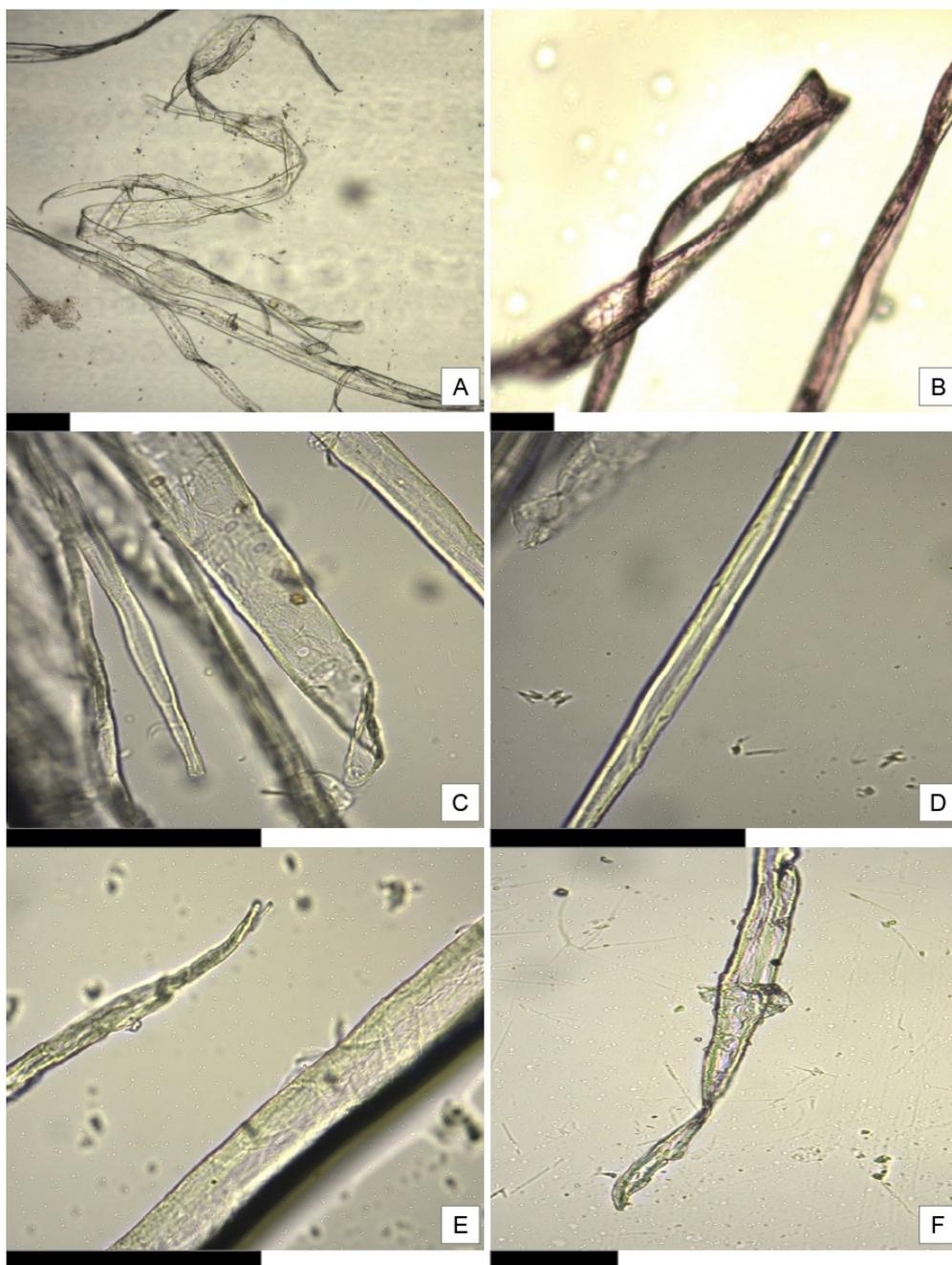


**Fig. 6.** Comparación entre fibras de Papel Japón, *Broussonetia* sp. y *Euonymus* sp. Dislocaciones. **A:** Papel Japón. **B:** *Broussonetia* sp. **C:** *Euonymus* sp. Continuidad lumen. **D:** Papel Japón. **E:** *Broussonetia* sp. **F:** *Euonymus* sp. Escalas = 10  $\mu$ m.

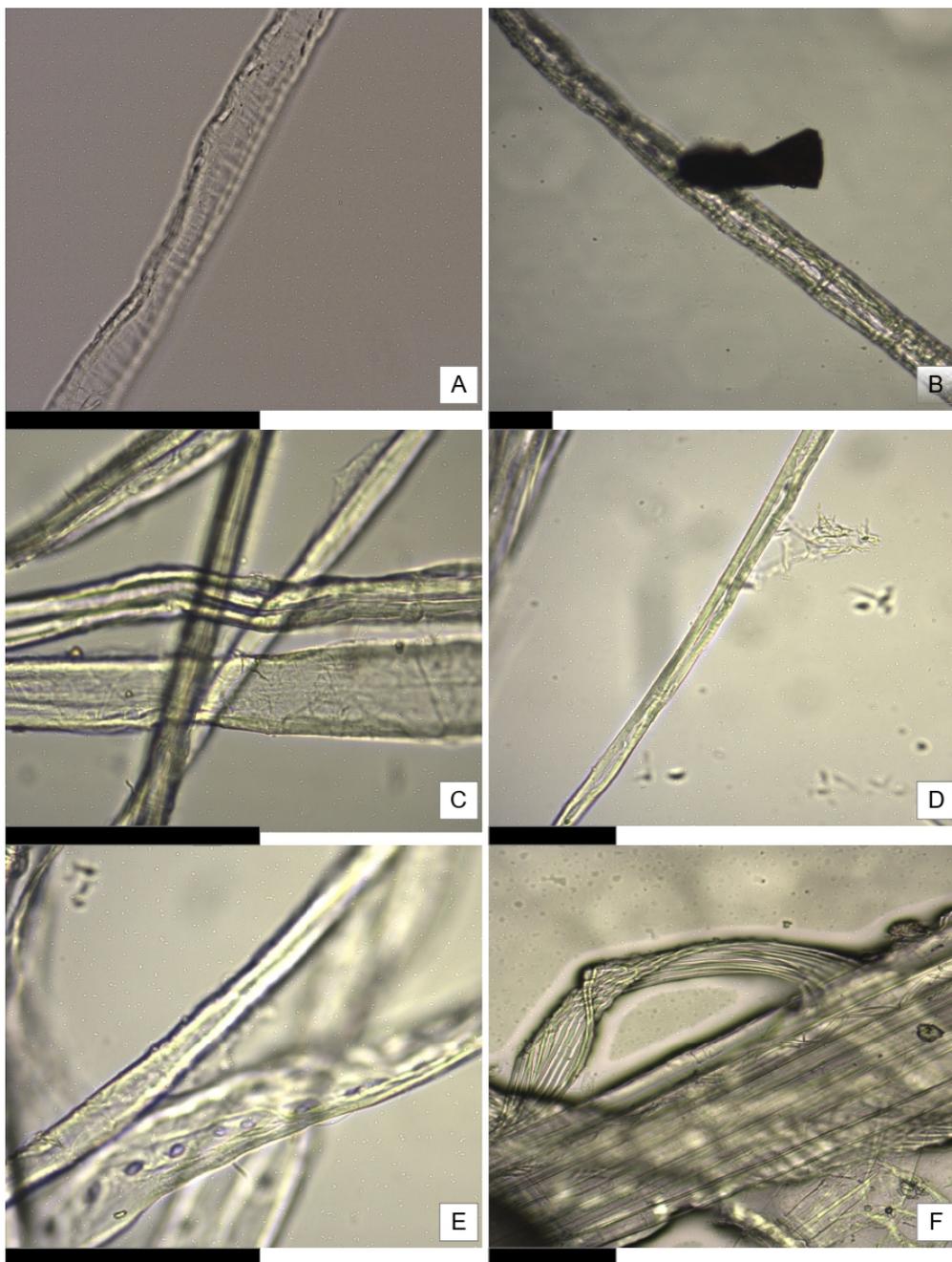
en las muestras de *Euonymus* sp. (Figs. 3C, F; 5C, F; 6C, F).

En la muestra de “papel Abacá” se observaron fibras muy largas (Fig. 7A), delgadas, con lumen

más ancho que la pared (Fig. 7C), extremos en general redondeados aguzados, algunos romos (Fig. 7E), suaves estrías transversales (Fig. 8A), dislocaciones leves (Fig. 8C) y lumen continuo



**Fig. 7.** Comparación entre fibras de “abacá” y *Musa* sp. Forma. **A:** “abacá”. **B:** *Musa* sp. Relación pared / lumen. **C:** “abacá”. **D:** *Musa* sp. Extremos. **E:** “abacá”. **F:** *Musa* sp. Escalas = 10 μm.



**Fig. 8.** Comparación entre fibras de “abacá” y *Musa* sp. Estrías. **A:** “abacá”. **B:** *Musa* sp. Dislocaciones. **C:** “abacá”. **D:** *Musa* sp. Continuidad Lumen. **E:** “abacá”. **F:** *Musa* sp. Escalas = 10  $\mu$ m.

(Fig. 8E), caracteres diagnósticos coincidentes con las fibras de *Musa* sp. (Figs. 7B, D, F; 8B, D, F).

En la Tabla 1 se presenta un resumen de los resultados de las mediciones del lumen, diámetro

e índice lumen/pared de las fibras de “papel abacá” y “Japón” y el material vivo estudiado, en la que se destaca que estos datos exhiben una relación que resulta similar entre los parámetros estudiados.

**Tabla 1:** Relación lumen/ diámetro de las fibras de “papel abacá” y “Japón” y materiales colectados de *Musa x paradisiaca*, *Broussonetia papyrifera* y *Euonymus japonicus*.

FIBRAS	Papel abacá	<i>Musa</i>	Papel japon	<i>Euonymus</i>	<i>Broussonetia</i>
Ancho promedio	9,03	11,38	10,16	10,20	11,04
Desv. standard	1,82	2,71	1,24	2,22	2,50
Lumen promedio	3,90	5,66	3,87	5,15	4,65
Desv. standard	0,90	1,89	1,05	1,54	1,20
Lumen/ diámetro	0,44	0,49	0,38	0,50	0,43
Desv. standard	0,13	0,10	0,11	0,08	0,11
n= 20					

**Referencia.** Las medidas de los parámetros cuantitativos de las fibras estudiadas: ancho, lumen, índice lumen/ ancho y sus respectivos desvíos standard expresados en micrones  $\mu\text{m}$ .

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

De acuerdo a los caracteres diagnósticos coincidentes entre las fibras de “papel abacá” y el material vivo de referencia recolectado, se infiere que el “papel abacá” contiene fibras de *Musa* sp. La red de fibras de alfa-celulosa de “abacá” muestra la naturaleza relativamente suave y recta de las fibras. La alta relación entre el largo y el ancho de la fibra explica parcialmente las notables propiedades de la pulpa de “abacá” (<https://pulpspecialties.weebly.com/abaca-fiber-and-pulp.html>, consulta: 23/8/20). Dichas fibras son células largas y delgadas, con una composición aproximada de 77- 80% de celulosa, 6-8% de hemicelulosa y 5-10% de lignina. En cuanto a las propiedades antimicrobianas, las musáceas poseen alrededor de 25 fitoalexinas como el resveratrol (Hölscher & Schneider, 1996), musanolones (Luis *et al.*, 1996) y fitoalexinas tipo fenilfenalenona (Luis *et al.*, 1995, 1996; Hölscher & Schneider, 1996, 2000; Kamo *et al.*, 1998, 2000, 2001).

En las muestras de “papel Japón”, el entrecruzamiento de las fibras del “papel Japón” genera una estructura interna esponjosa y flexible, con capas de aire, capaz de soportar tensiones, tal como ha sido anteriormente señalado por Bernal Pérez (2016). Por otra parte, las semejanzas observadas entre los caracteres diagnósticos y la composición del mismo indican la presencia de fibras de *Broussonetia* sp. no

habiéndose registrado indicios de fibras de *Euonymus* sp. en las muestras comerciales, lo que indicaría el empleo de una especie sustituta. Esta observación es reforzada con las mediciones realizadas, donde se observa que, dadas las características morfoanatómicas de las fibras que componen la pulpa y su comparación con el material vivo estudiado, se trata de *Broussonetia* sp. En el mismo sentido, la presencia de cristales de oxalato de calcio en las muestras de papel es coincidente con lo observado en el material vivo de *Broussonetia* sp., cuya presencia ha sido citada como carácter diagnóstico de *B. papyrifera* (Wu & Kuo-Huang, 1997) (Fig. 4A, B, C). Cabe destacar, además, que los componentes celulares de celulosa, hemicelulosa y lignina de las diversas pastas de papel, otorgan características diferenciales al papel obtenido. Asimismo, estudios fitoquímicos previos en el género *Broussonetia*, revelan la presencia de broussoninas A y B, las cuales constituyen un nuevo tipo de fitoalexinas que poseen una estructura de 1,3-difenilpropano y que pertenecen a los flavonoides más simples encontrados hasta ahora en la naturaleza, los que poseen propiedades antimicrobianas y antifúngicas (Takasugi *et al.*, 1980; Ikuta *et al.*, 1986; Luis *et al.*, 1996).

En cuanto al género *Euonymus*, éste posee fitoalexinas y otros metabolitos secundarios con actividad antifúngica probada: inhibición del crecimiento micelial, reducción del índice de

enfermedades y reducción del índice de germinación de conidios (Derbalah *et al.*, 2011). La celulosa, hemicelulosa y lignina de las diversas pastas de papel, otorgan a cada variedad sus características particulares.

Un conocimiento profundo y detallado de las propiedades de las fibras componentes del soporte papel en las obras a restaurar, sus características físico-químicas y actividad antimicrobiana y antifúngica de los metabolitos secundarios de las plantas, nos brinda una idea cabal de su grado de vulnerabilidad al biodeterioro. Es, entonces, una de las herramientas más eficaces con que contamos a la hora de elegir cuáles serán las medidas preventivas y de restauración a tomar en cada caso.

## CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Todas las autoras han realizado conjuntamente y a partes iguales la colecta de datos, su interpretación y redacción del manuscrito.

## AGRADECIMIENTOS

Las autoras agradecen el apoyo financiero concedido por la Universidad Nacional de La Plata través del Proyecto de Incentivos a la Investigación. N11/897. FCNyM y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires. (CIC PBA).

## BIBLIOGRAFÍA

AFONSO DE ALMEIDA, P. 1995. *Síntese e Confirmação Estrutural de 1,3diarilpropanos Naturais*. Tese de Mestre em Química Orgânica. Universidade Federal Rural Do Rio De Janeiro Itaguaí- Brasil.

ARAMBARRI, A. M. 2018. La técnica de clarificación 5-5-5. Un método natural para el tratamiento del material vegetal. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 53: 579-586. <http://dx.doi.org/10.31055/1851.2372.v53.n4.21980>

BERNAL PÉREZ, M. 2016. El papel japonés para grabado. En Blog *Técnicas de grabado*, <https://tecnicasdegrabado.es/2016/el-papel-japones-para-grabado-%E5%92%8C%E7%B4%99> [Acceso 9 setiembre 2020].

CATLING D. & J. GRAYSON (eds.) 1982. *Identification of vegetable fibres*. Hardcover. London, England.

CHAMBA VISCARRA, L., J. MORA SALAVARRÍA, D. TERÁN NOÉ, J. GUAIPACHA MARCILLO & B. DE LOURDES. 2017. Análisis del mercado internacional de la fibra de abacá, su oferta exportable hacia Reino Unido y su aporte en el cambio de la matriz productiva. *2º Congreso Internacional en administración de negocios internacionales*. Univ. Pontificia Boliviana.

COBOS, E. 2019. El Abacá: Sus repercusiones económicas y laborales. *Revista Gestión Digital* [online]. Disponible en: <https://revistagestion.ec/index.php/economia-y-finanzas-analisis/el-abaca-sus-repercusiones-economicas-y-laborales> [Acceso 24 mayo 2021].

COLLINGS, T. & D. MILNER. 1978. The identification of Oriental paper-making fibres. *Pap. Conserv.* 3: 51-79. <https://doi.org/10.1080/03094227.1978.9638509>

DERBALAH, A. S., M. S. EL-MAHROUK & A. B. EL-SAYED. 2011. Efficacy and safety of some plant extracts against tomato early blight disease caused by *Alternaria solani*. *Plant Pathol. J.* 10: 115-121. <https://doi.org/10.3923/ppj.2011.115.121>

DIZEO DE STRITTMATTER, C. G. 1973. Nueva técnica de diafanización. *Bol. Soc. Argent. Bot* 15: 126-129.

ECHEVERRY, F., F. TORRES, W. QUIÑONES, G. ESCOBAR & R. ARCHBOLD. 2010. Phenylphenalenone Phytoalexins, will they be a new type of fungicide? *Phytochem. Rev.* 11:1-12. <https://doi.org/10.1007/s11101-010-9205-x>

FUNDACIÓN SANTA MARÍA DE ALBARRACÍN. 2017. *Se restauran las encuadernaciones de ocho libros de Albarracín* [online]. Disponible en: <https://fundacionsantamariadealbarracin.com> [Acceso 24 mayo 2021].

GONZALEZ ALBERDI, M. 2002. Washi: El papel japonés, génesis y supervivencia. *Revista Imafrente* 16: 109-134.

GUEROLA INZA, A. & M. FERRANDO CUSÍ. 2013. Conservación, restauración y difusión de los fondos de la Biblioteca Histórica de la Universitat de València. *Actas del X Congreso Nacional de Historia del papel en España*. <https://dialnet.unirioja.es>.

GUIAMET, P., P. LAVIN, P. SCHILARDI & S. GÓMEZ DE SARAVIA. 2009. Microorganismos que afectan diferentes soportes de información. *Rev. Argent. Microbiol* 41: 117-117.

HIROMI PAPER, INC. 2018. *History of Washi* [online]. Disponible en: <https://www.hiromipaper.com/pages/history-of-washi> [Acceso 22 noviembre 2020].

- HÖLSCHER, D. & B. SCHNEIDER. 1996. A resveratrol dimer from *Anigozanthos preissii* and *Musa cavendish*. *Phytochemistry* 43: 471-473. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(96\)00317-2](https://doi.org/10.1016/0031-9422(96)00317-2)
- HÖLSCHER, D. & B. SCHNEIDER. 1998. Phenylphenalenones from *Ensete ventricosum*. *Phytochemistry* 49: 2155-2157. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(98\)00423-3](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(98)00423-3)
- HÖLSCHER, D. & B. SCHNEIDER. 2000. Phenalenones from *Strelitzia reginae*. *J. Nat. Prod.* 63: 1027-1028. <https://doi.org/10.1021/np000035c>
- HUNTER, D. 2011. Cultural Record Keepers: Legacy of a One-Man Book Maker. *Libraries and The Cultural Record* 46, 1. <https://doi.org/10.5555/lcr.2011.46.1.129>
- IKUTA, J., Y. HANO, T. NOMURA, Y. KAWAKAMI & T. SATO. 1986. Components of *Broussonetia kazinoki* SIEB. I. Structures of Two New Isoprenylated Flavans and Five New Isoprenylated 1, 3-Diphenylpropane Derivatives. *Chem. Pharm. Bull.* 34: 1968-1979. <https://doi.org/10.1248/cpb.34.2448>
- KAMO, T., N. HIRAI, M. TSUDA, D. FUJIOKA & H. OHIGASHI. 2000. Changes in the content and biosynthesis of phytoalexins in banana fruit. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 64: 2089-2098. <https://doi.org/10.1271/bbb.64.2089>
- KAMO, T., N. KATO, N. HIRAI, M. TSUDA, D. FUJIOKA & H. OHIGASHI. 1998. Phenylphenalenone-type Phytoalexins from unripe Buñgulan banana fruit. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 62: 95-101. <https://doi.org/10.1271/bbb.62.95>
- KAMO, T., N. HIRAI, K. WAMI, D. FUJIOKA & H. OHIGASHI. 2001. New phenylphenalenones from banana fruit. *Tetrahedron* 57: 7649-7656. [https://doi.org/10.1016/S0040-4020\(01\)00749-9](https://doi.org/10.1016/S0040-4020(01)00749-9)
- LUIS, J. G., W. Q. FLETCHER, F. ECHEVERRI, T. ABAD, M. P. KISHI & A. PERALES. 1995. New phenalenone-type Phytoalexins from *Musa acuminata* (Colla AAA) Grand Nain. *Nat. Prod. Lett.* 6: 23-30. <https://doi.org/10.1080/10575639508044083>
- LUIS, J. G., W. QUIÑONES, F. ECHEVERRI, T. A. GRILLO, M. P. KISHI, F. GARCIA-GARCIA, F. TORRES & G. CARDONA. 1996. Musanolones: four 9-phenylphenalenones from rhizomes of *Musa acuminata*. *Phytochemistry* 41: 753-757. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(95\)00629-X](https://doi.org/10.1016/0031-9422(95)00629-X)
- MALLO, A. C., L. A. ELÍADES, D. S. NITIU, & M. C. N. SAPARRAT. 2017a. Fungal monitoring of the indoor air of the Museo de La Plata Herbarium, Argentina. *Rev. Iberoam. Micol.* 34: 99-105. <http://dx.doi.org/10.1016/j.riam.2016.05.0031130-1406>
- MALLO, A. C., D. S. NITIU, L. A. ELÍADES & M. C. N. SAPARRAT. 2017b. *Deterioro de material celulósico de interés patrimonial por la actividad de hongos ambientales: estado del arte*. V Congreso Iberoamericano y XIII Jornada de Técnicas de Reparación y Conservación del Patrimonio (COBREICOPA) [online]. Disponible en <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/65597> [Acceso 27 mayo 2021].
- MONTOYA, A. 2016. Fibra de henequén y abacá [online]. Disponible en: <https://padlet.com/almairis441/ramioyabaca> [Acceso 22 abril 2021].
- NATIONAL GEOGRAPHIC. 2021. Siglos de pasión japonesa por el papel [online]. Disponible en [https://www.nationalgeographic.com.es/edicion-impresa/articulos/siglos-pasion-japonesa-por-papel\\_17139](https://www.nationalgeographic.com.es/edicion-impresa/articulos/siglos-pasion-japonesa-por-papel_17139) [Acceso octubre 2021].
- PARODI, L. 1959. *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*. ACME, Buenos Aires.
- PAZ HERNÁNDEZ, R., M. D. MONZÓN VERONA, N. D. C. DÍAZ PADILLA, J. D. PESTANA GUILLÉN & G. D. C. VEGA RODRÍGUEZ 2018. Aprovechamiento de los residuos del cultivo de platanera para el desarrollo de productos en los sectores de acuicultura y plástico. *Libro de Memorias IV Congreso Internacional de Biotecnología y Biodiversidad 2018 XV Foro internacional bananero*. CIBB, Guayaquil, Ecuador.
- PONCE FERNÁNDEZ, J. A. & A. D. TERRAZAS SANTILLAN. 2015. Reintegración formal de papel con pulpa. In: PÉREZ RAMOS Y. & G. TORRE VILLALPANDO (coords.), *Estudios sobre conservación, restauración y museología*, pp. 38-47. INAHI, D. F. México.
- PULLOQUINGA CEVALLOS, E. A. 2019. *Caracterización de propiedades físicas y acústicas de fibras vegetales para evaluar su potencial uso en la construcción*. Tesis de Pre-Grado. Universidad de las Américas, Quito, Ecuador.
- RIVERA, A. E. & G. ZUÑIGA. 2012. Induced plant secondary metabolites for phytopathogenic fungi control: a review. *Soil Sci. Plant Nutr.* 12: 893-911. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162012005000040>
- SALGADO DE MORAIS, L. A. 2009. Óleos Essenciais no Controle Fitossanitário. In: BETTIOL, W. & M. A. B. MORANDI (eds.), *Biocontrole de doenças de plantas: uso e perspectivas*, pp. 139-152. FundAg EMBRAPA, Brasília.

## É. Alcaraz *et al.* - Caracterización de fibras en papel Abacá y papel Japón

- SALVADOR, M. D., V. AMIGÓ, A. NUEZ, O. SAHUQUILLO, R. LLORENS & F. MARTÍ. 2008. Caracterización de fibras vegetales utilizadas como refuerzo en matrices termoplásticas. *X Congreso Nacional de Donostia-San Sebastián*, Euskadi, España.
- SONG, M. 2015. Evaluation of conservation quality Eastern papers regarding materials and process. *Adapt & Evolve 2015: East Asian Materials and Techniques in Western Conservation. Proceedings from the International Conference of the Icon Book & Paper Group*. London.
- TAKASUGI, M., M. ANETAI, T. MASAMUNE, A. SHIRATA & K. TAKAHASHI. 1980. Broussonins a and b, new phytoalexins from diseased paper mulberry. *Chem. Lett.* 339-340.
- VILCHEZ, S. 2013. Onna kasen. El proceso de restauración de un libro japonés del s. XIX. *DataTextil* 29: 55-66.
- WU, CH. & L. KUO-HUANG. 1997. Calcium crystals in the leaves of some species of Moraceae. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 38: 97-104.
- YOSHINAO, S. & S. SHOTEN. 2016. Aunando la tecnología con la tradición: El asombroso papel de Japón. *Revista Niponica* 18: 4-27.
- ZIAURRIZ, F. 2017. Proceso de estabilización de obra plana entelada de gran formato: toma de decisiones, gestión de recursos y técnicas aplicadas. *IV Encuentro Nacional de Instituciones con Fondos Antiguos y Raros. Gestión del patrimonio bibliográfico y documental en bibliotecas, archivos y museos*. Biblioteca Nac. Mariano Moreno. Buenos Aires, Argentina.



# SOCIEDAD ARGENTINA DE BOTÁNICA

## Comisión Directiva

Presidenta: GROSSI, Mariana Andrea  
Vicepresidenta: BARTOLI, Adriana  
Secretaria: YAÑEZ, Agustina  
Tesorera: BODNAR, Josefina  
Protesorera: MACLUF, Carmen Cecilia

## Vocales titulares

LÓPEZ, Alicia; VIERA BARRETO, Jessica Noelia; BERNARDELLO, Gabriel; GUTIÉRREZ, Diego Germán; RODRÍGUEZ CRAVERO, Juan Facundo; ROBBIATI, Federico Omar

## Vocales suplentes

GARCÍA, Renato Andrés; SALGADO, Vanina Gabriela; DOUMECQ, María Belén; DELBON, Natalia Evelyn

## Revisores de cuentas

BONASORA, Marisa Graciela; GUERRERO, Elián Leandro

Para asociarse, puede contactarse con la sede central de la sociedad, o bien consultar en [www.botanicaargentina.org.ar](http://www.botanicaargentina.org.ar) las direcciones de los representantes locales distribuidos en todo el país.

## Categorías de asociados:

*Protectores*: aquellos que abonan una cuota anual doble a la de un socio activo.

*Benefactores*: los que donan una suma equivalente o mayor a cien cuotas anuales de socio activo, o bien que pagan una cuota anual equivalente a diez veces la de socio activo.

*Vitalicios*: los que pagan de una sola vez el equivalente a 30 cuotas de socio activo.

*Activos*: los que pagan la cuota societaria que se establece cada año.

*Institucionales*: personas jurídicas que pagan una cuota anual no menor a la de socio activo.

*Adherentes*: estudiantes de nivel terciario que pagan una cuota societaria equivalente al 50% de la cuota anual de socio activo.

El diseño del isotipo de la S.A.B. pertenece a Nidia Flury.

La composición y el armado del presente volumen fueron hechos por María Cecilia Puigbó (IBONE).

**La Sociedad Argentina de Botánica** es una asociación civil sin fines de lucro, cuyos propósitos son:

- a) agrupar a los profesionales y aficionados a la Botánica
- b) fomentar el progreso de todas las ramas de esta ciencia
- c) editar trabajos de investigación botánica
- d) propender al mejoramiento de la enseñanza de la Botánica, en todos los niveles
- e) estimular la protección de la vegetación natural
- f) organizar y auspiciar reuniones científicas
- g) llevar a cabo excursiones botánicas
- h) contribuir a una mayor precisión de la terminología botánica.



Sede Central

**SOCIEDAD ARGENTINA DE BOTÁNICA**

Museo de Ciencias Naturales de La Plata  
Paseo del Bosque s/n, B1900 La Plata,  
Provincia de Buenos Aires, Argentin

E-mail: [sabotanica@gmail.com](mailto:sabotanica@gmail.com)

Domicilio legal: Av. Angel Gallardo 470. CP (C1405DJR)  
Ciudad Autónoma de Buenos Aires - Argentina

**Página WEB:** [www.botanicaargentina.org.ar](http://www.botanicaargentina.org.ar)

En venta en la Argentina y en el exterior:

LIBRERÍA L.G.C

Pasaje Gallego 3570

CP (C1240ACD)

Ciudad Autónoma de Buenos Aires - Argentina

Teléfono: (011) 49241140.