

JUNIO 2022

VOLUMEN 57 (2)

Boletín de la
Sociedad Argentina de
BOTÁNICA



S Δ B
SOCIEDAD ARGENTINA DE BOTÁNICA

ISSN 0373-580X Córdoba, Argentina

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 Núcleo 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

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. KARINAL. 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.

Secretaria de Edición

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

Asesores Editoriales

Anatomía: NANUZA LUIZA 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: 30 de Junio de 2022.

ÍNDICE

MICOLOGÍA - MYCOLOGY

- NITIU, D. S., C. MALLO & M. C. N. SAPARRAT
Pigmentos sintetizados por hongos negros y su impacto en el deterioro del patrimonio documental en papel. 169-184
Pigments synthesized by dark fungi and their impact on the deterioration of documentary heritage on paper

ANATOMÍA Y MORFOLOGÍA VEGETAL - ANATOMY AND PLANT MORPHOLOGY

- MORERO, R. E., M. A. GIORGIS & G. E. BARBOZA
Anatomía comparada y análisis morfométrico en especies de *Polystichum* (Dryopteridaceae) del sur de Sudamérica. 185-208
Comparative anatomy and morphometric analyses of *Polystichum* (Dryopteridaceae) from southern South America

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA - REPRODUCTIVE BIOLOGY

- TOMAZ DA FONSECA, A. & L. FREITAS
Biología da polinização de espécie arbórea de *Cupania*: dicogamia sincronizada, fenótipo generalista e predominância de abelhas sem ferrão. 209-224
Pollination biology of a tree species of *Cupania*: synchronous dichogamy, generalist phenotype and predominance of stingless bees

ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN - ECOLOGY AND CONSERVATION

- PÉREZ, D. R., M. DÍAZ, C. DUARTE BASCHINI & G. SABINO
Hidrogel y protección contra mamíferos en plantaciones de restauración ecológica en tierras secas: una evaluación en *Prosopis denudans* var. *denudans*. . 225-235
Hydrogel and protection against mammals for ecological restoration outplantings in drylands: an evaluation in *Prosopis denudans* var. *denudans*
- DEMAIO, P. H., G. REINOSO FRANCHINO, E. I. PALANCA & O. A. ARELLANO
Contribución al conocimiento de la flora vascular de alta montaña de la Sierra de Ambato (Catamarca, Argentina). 237-254
Contribution to the knowledge of high mountain vascular flora of the Sierra de Ambato (Catamarca, Argentina)
- CUASSOLO, F. & V. DÍAZ VILLANUEVA
Una especie introducida en humedales, ¿posible invasora? Distribución de *Potentilla anserina* (Rosaceae) en el Parque Nacional Nahuel Huapi (Patagonia, Argentina). 255-270
An alien in wetlands, possible invader? Distribution of *Potentilla anserina* (Rosaceae) in the Nahuel Huapi National Park (Patagonia, Argentina)
- CARBONE, L. M., A. L. CHIAPERO, H. F. GUTIÉRREZ & J. O. CHIAPPELLA
Cenchrus (Poaceae) ornamentales en Argentina: ¿De cultivados a invasores?. ... 271-286
Ornamental *Cenchrus* (Poaceae) in Argentina: From cultivated to invasive?

SISTEMÁTICA DE PLANTAS VASCULARES - SYSTEMATICS OF VASCULAR PLANTS

NUÑEZ FLORENTIN, M.

First record of *Oldenlandia corymbosa* (Spermacoceae-Rubiaceae), a new alien species for Paraguay and Argentina.

287-293

Primer registro de *Oldenlandia corymbosa* (Spermacoceae-Rubiaceae), una nueva especie exótica para Paraguay y Argentina



PIGMENTOS SINTETIZADOS POR HONGOS NEGROS Y SU IMPACTO EN EL DETERIORO DEL PATRIMONIO DOCUMENTAL EN PAPEL

PIGMENTS SYNTHESIZED BY DARK FUNGI AND THEIR IMPACT ON THE DETERIORATION OF DOCUMENTARY HERITAGE ON PAPER

Daniela S. Nitíu^{1,2*} , Andrea C. Mallo^{1,3}  y Mario C. N. Saparrat^{2,4} 

1. Cátedra de Palinología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Calle 64 N° 3 CP 1900. La Plata, Buenos Aires, Argentina.

2. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONICET), Argentina.


3. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, (CIC, PBA) Argentina.


4. Instituto de Fisiología Vegetal, Cátedra de Microbiología Agrícola, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata. Instituto de Botánica Carlos Spegazzini, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires, Argentina

*danielanitíu@yahoo.com.ar

Citar este artículo

NITÍU, D. S., C. MALLO & M. C. N. SAPARRAT. 2022. Pigmentos sintetizados por hongos negros y su impacto en el deterioro del patrimonio documental en papel. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 169-184.

 DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n2.36580>

Recibido: 10 Feb 2022
Aceptado: 21 May 2022
Publicado impreso: 30 Jun 2022
Editor: Leopoldo Iannone 

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

SUMMARY

Background and aims: Paper documents stored in libraries may show signs of deterioration caused by the activity of different fungi. The main fungal dyes that aesthetically deteriorate this substrate and affect the cultural heritage on cellulosic support are dark pigments or melanins. The aim of this work is to provide an updated overview of the state of the art of black fungi that colonize paper and the melanins that they synthesize.

M&M: A bibliographic search was carried out on the dark pigments that synthesize different black fungi that deteriorate paper. 74 specialized papers on the subject were analyzed.

Results: Knowledge about the diversity and characteristics of the dark pigments that are synthesized by the black fungi that deteriorate paper is key to developing prevention and remediation strategies to eliminate these pigments from cellulosic supports with heritage value. This work presents information on: black fungi that deteriorate paper, types of melanins that can be synthesized, structures where they accumulate, and their contribution to aesthetic deterioration.

Conclusions: This knowledge serves as the basis for developing new restoration strategies that could be effective and sustainable and that ensure the preventive conservation of historical documents and works of art on paper.

KEY WORDS

Biodeterioration, conservation, melanins, black fungi, paper.

RESUMEN

Introducción y objetivos: Los documentos en papel custodiados en bibliotecas pueden mostrar signos de deterioro causados por la actividad de diferentes hongos. Los principales colorantes fúngico que deterioran estéticamente este sustrato y afectan al patrimonio cultural en soporte celulósico constituyen los pigmentos oscuros o melaninas. El objetivo del presente trabajo es brindar un panorama actualizado del estado de arte de los hongos negros que colonizan papel y las melaninas que sintetizan.

M&M: Se realizó una búsqueda bibliográfica sobre los pigmentos oscuros que sintetizan diferentes hongos negros que deterioran papel. Se analizaron 74 trabajos especializados en el tema.

Resultados: El conocimiento sobre la diversidad y las características de los pigmentos oscuros que son sintetizados por los hongos negros que deterioran papel es clave para desarrollar estrategias de prevención y remediación para eliminar estos pigmentos de soportes celulósicos con valor patrimonial. Este trabajo presenta información sobre: hongos negros que deterioran papel, tipos de melaninas que pueden sintetizar, estructuras donde se acumulan, y su contribución en el deterioro estético.

Conclusiones: Este conocimiento sirve de base para desarrollar nuevas estrategias de restauración que pudieran ser efectivas y sustentables y que aseguren la conservación preventiva de documentos históricos y obras de arte en papel.

PALABRAS CLAVE

Biodeterioro, conservación, melaninas, hongos negros, papel.

INTRODUCCIÓN

La pigmentación de los hongos que deterioran el papel se debe a la síntesis de varios tipos de pigmentos y moléculas cromóforas como carotenoides, melaninas, flavinas, fenazinas, quinonas, monascinas, violaceína e índigo (Melo *et al.*, 2019; Rao *et al.*, 2017). Aunque el rol de la mayoría de estos pigmentos en la biología de sus productores sigue siendo desconocido, se sabe que muchos de ellos pueden acumularse en esporas, micelio y/o difundir al sustrato que colonizan (Gmoser *et al.*, 2017; Mallo *et al.*, 2017). Entre estos pigmentos fúngicos, las melaninas son los más problemáticos para los documentos en papel y las obras de arte, no solo por su coloración oscura, alta frecuencia y estabilidad química, sino también porque son los más difíciles de remover de la superficie del papel sin afectarlo (Melo, 2017).

Las melaninas también son biológicamente más relevantes que otros pigmentos fúngicos porque brindan protección a los hongos contra el estrés térmico, la radiación y la desecación, condiciones ambientales que son características en los repositorios de los museos que resguardan documentos patrimoniales en papel. Es conocido, que las melaninas son importantes para la supervivencia y la viabilidad de los propágulos de muchos hongos negros (Bell & Wheeler, 1986; Saparrat *et al.*, 2009). La naturaleza recalcitrante de las melaninas, su inmovilización en la pared de los hongos negros que colonizan papel, así como su asociación con diferentes componentes de la matriz celulósica del sustrato condujo a considerar a estos pigmentos como posibles agentes etiológicos del deterioro estético de libros y otros documentos en papel. Además, ellas han sido consideradas responsables de la generación de manchas coloreadas en el papel que comúnmente se denominan manchas foxing (https://www.si.edu/mci/english/learn_more/taking_care/mnm.html; Melo, 2017). Por lo tanto, comprender cómo los hongos negros, que sintetizan las melaninas, pueden contribuir al deterioro estético del papel, es clave para mejorar la durabilidad del patrimonio cultural en este tipo de soporte, buscando desarrollar estrategias sustentables de restauración que sean efectivas y/o que puedan minimizar la colonización del papel con hongos pigmentados y así evitar uno de los factores adjudicados al proceso de foxing.

El objetivo de este trabajo es brindar un panorama actualizado del estado de arte de las melaninas sintetizadas por hongos que colonizan papel, su localización en estructuras fúngicas específicas y su posible rol en el deterioro estético del papel o de otros materiales fabricados a base de papel que forman parte de varios bienes patrimoniales. Esta información es fundamental para establecer estrategias de manejo para la preservación y conservación de documentos históricos en papel que están expuestos a hongos negros celulolíticos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizó una búsqueda bibliográfica de la información actualizada y disponible sobre los pigmentos oscuros que sintetizan diferentes hongos negros que deterioran soporte celulósico, en especial documentos en papel. Para ello, se consultaron las bases de datos “Google académico” (<https://scholar.google.com>), “Scopus” (<https://www.scopus.com>) y “SciELO” (<https://scielo.org/es>) en busca de publicaciones referidas a estudios micológicos en obras antiguas de interés patrimonial en soporte papel, que han sido atacadas por hongos melanizantes. Se ha indagado acerca de los tipos de melaninas encontrados en dichos estudios y su localización en las estructuras fúngicas.

Por otro lado, se consultó <http://www.mycobank.org/> con el objeto de verificar la nomenclatura de los principales hongos que sintetizan melaninas. Se analizaron los resultados obtenidos a partir del relevamiento en 74 trabajos, siendo, la mayoría de ellos de reciente publicación en revistas nacionales e internacionales.

RESULTADOS

Hongos negros asociados al deterioro del patrimonio cultural del papel

De acuerdo con el concepto ecológico de Boddy e Hiscox (2016), la composición y la estructura de la microbiota que deteriora el papel está condicionada por los factores ambientales locales a los que está expuesto este sustrato susceptible al ataque de hongos celulolíticos, incluidas sus variaciones estacionales, y el conjunto de diásporas disponibles. Específicamente, las especies que

potencialmente pueden colonizar al papel, llegan del ambiente inmediato como esporas u otros propágulos y se establecen inicialmente sobre su superficie y en muchos casos colonizan la matriz compleja de su estructura. El éxito de la colonización que cada hongo tiene en este tipo de sustrato biodegradable depende también de la capacidad fúngica para persistir en dicho sustrato y poder desarrollar estructuras de reproducción y/o dispersión. Asimismo, ello está condicionado por el espectro de compuestos carbonados que puede utilizar cada hongo, así como por la tasa de crecimiento y su habilidad para aprovechar compuestos integrantes del sustrato a través de la síntesis de diferentes clases de enzimas, lo que a la vez depende del tipo de estrategia que cada hongo utiliza para hacer frente al entorno que habita (Boddy e Hiscox, 2016).

Varios hongos negros deterioran el patrimonio cultural en soporte papel a través de su actividad metabólica sobre la celulosa y otros componentes no celulósicos del papel, como aglutinantes, rellenos, aprestos y adhesivos (Bhardwaj & Bhatnagar, 2002). Estos hongos generan alteraciones en la matriz del papel debido a su capacidad para atacar los componentes del papel y/o generar efectos estéticos deletéreos en el soporte debido a la síntesis de pigmentos oscuros. Sin embargo, la característica distintiva y común a todos estos hongos negros es la presencia de melanina en sus paredes celulares y/o en su entorno inmediato, que le proporciona el color oscuro a sus esporas e hifas (Bárcena *et al.*, 2015; Medina *et al.*, 2018). Se cree que esta característica fenotípica convergente de estos hongos está relacionada principalmente con adaptaciones a condiciones ambientales adversas, ya que, como se mencionó anteriormente, la producción de melanina se considera necesaria para la protección contra el estrés ambiental. De hecho, se sabe que, al crecer en condiciones de estrés, muchos hongos sintetizan varios metabolitos secundarios, entre ellos la melanina (Calvo *et al.*, 2002), cuya producción se favorece en un crecimiento poco óptimo. Es probable que este pigmento oscuro confiera una ventaja de supervivencia al proteger a los hongos contra diferentes factores limitantes como los rayos UV, la radiación solar y el bajo potencial hídrico (deseccación) (Dadachova *et al.*, 2007; Toledo *et al.*, 2017).

Asimismo, varios hongos negros que colonizan papel pueden ser agentes etiológicos de enfermedades en humanos como feohifomicosis, infecciones cutáneas, alergias y otras enfermedades respiratorias graves (Ferrandez-Pulido *et al.*, 2019), hecho que aumenta el impacto negativo que pueden tener estos hongos. Además, la manipulación de objetos de papel contaminados con estos hongos puede constituir un grave riesgo para la salud, porque muchos de ellos pueden ser patógenos y/o toxicogénicos, incluso si ya están muertos (Pinheiro *et al.*, 2011). En concreto, muchos hongos disponibles como esporas oscuras en el aire, como los pertenecientes a los géneros *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Scopulariopsis* y *Rhizopus*, han sido registrados en altas concentraciones en varias instituciones que conservan documentos patrimoniales y, por tanto, son una posible causa de enfermedades respiratorias y alergias (Lacey & West, 2006; Mesquita *et al.*, 2009).

Algunas estructuras pigmentadas que están asociadas con el micofilm desarrollado en papel corresponden a esporas y otras diásporas que contribuyen a la dispersión de los hongos que las diferencian. Asimismo, varias estructuras de coloración oscura de origen vegetativo, como hifas monilioides y esclerocios, así como también estructuras de reproducción sexual, como ascomas, cleistotecios, o peritecios, se inmovilizan sobre el papel (Fig. 1.), sin embargo, varios de estos hongos no se han reportado ampliamente en este tipo de soporte debido a la dificultad para detectarlos o aislarlos en cultivo (Quan *et al.*, 2019). Por lo tanto, el grupo denominado “hongos pigmentados oscuros o melanizados” es un ensamble amplio que incluye a representantes filamentosos negros, levaduras negras, hongos meristemáticos y hongos pigmentados microcoloniales (Staley *et al.*, 1982). Todos estos hongos comparten características macro y / o micromorfológicas relacionadas con su pigmentación oscura típica y también se denominan hongos dematiáceos (Ellis, 1971, 1976). Las coloraciones de estos hongos pueden variar porque las melaninas fúngicas pueden ser de color marrón, verde, púrpura o negra, lo que es dependiente de su estructura química (Frandsen *et al.*, 2016; Toledo *et al.*, 2017). Además, este grupo fenotípico incluye representantes de diferentes clados filogenéticos (Ruibal *et al.*,

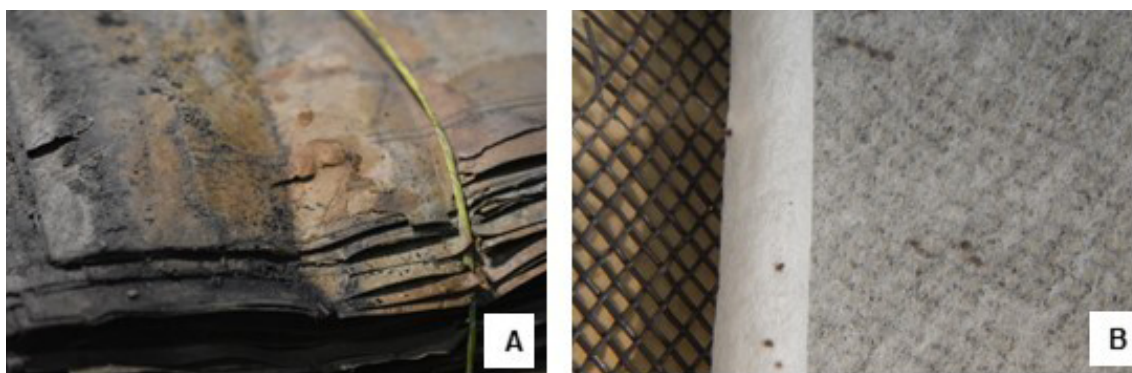


Fig. 1. Presencia y desarrollo de hongos que sintetizan melaninas en papel. **A:** Deterioro estético causado por la actividad de hongos pigmentados. **B:** Observación directa de desarrollo de *Chaetomium* sp. en papel de abacá.

2008). Los hongos negros que colonizan papel pertenecen en su mayoría al phylum Ascomycota, incluyendo específicamente los ubicados en los órdenes Capnodiales (Cladosporiaceae), Dothideales (Dothioraceae), Eurotiales (Aspergillaceae), Hypocreales (Hypocreaceae, Nectriaceae, Stachybotryaceae), Microascales (Micropoascaceae), Pleosporales (Pleosporaceae, Didymellaceae y otros insertae sedis) y Sordariales (Chaetomiaceae). Estos, presentan una baja tasa de crecimiento, un comportamiento de tipo xerofílico y una estrategia ecológica de vida condicionada por el estrés. Sin embargo, también existen otros hongos que colonizan el papel que producen esporas oscuras, pero son menos frecuentes, como algunas especies de crecimiento rápido del phylum Mucoromycota (Mucorales) y algunas de Basidiomycota (Polyporales). El conocimiento actual de los hongos negros y de otros hongos que sintetizan melaninas asociadas con papel, ha sido documentado en diversos trabajos de investigación nacionales e internacionales sobre patrimonio cultural que se resume en la Tabla 1.

Los hongos colonizan el papel ya sea penetrando la matriz de microfibrillas o creciendo superficialmente para obtener los nutrientes disponibles. Pueden ser incluso utilizados como vector/soporte para la diferenciación de estructuras reproductivas y como vehículo de dispersión de sus propágulos (Pinzari & Montanari, 2011; Szczepanowska & Cavaliere, 2012). Varios de

estos hongos negros que crecen lentamente sobre el papel se caracterizan por una baja capacidad competitiva y una naturaleza oligotrófica. Esto se ha relacionado con la conservación de energía y la limitación de ciertos nutrientes, necesarios para la supervivencia en este tipo de sustrato, que tiene escaso aporte de nutrientes y bajo nivel de nitrógeno. Sin embargo, algunos hongos tienen la capacidad de reciclar nitrógeno (Franco *et al.*, 2018). Algunos otros, como *Aureobasidium pullulans* y especies de *Cladosporium*, pueden obtener nutrientes del polvo, de gases atmosféricos y compuestos volátiles, prevalecen donde la humedad relativa excede el 75%, y no necesariamente utilizan al papel que están colonizando como sustrato (Wainwright *et al.*, 1993).

Las hifas de hongos celulolíticos que colonizan papel ejercen un efecto mecánico y generan un microambiente en la trama del papel que facilita el acceso de otros microorganismos que no son celulolíticos. Entre ellos, los hongos mucoráceos y diferentes bacterias pueden a la vez ser formadores de biopelículas (Calvo *et al.*, 2017). Este proceso secuencial se ve favorecido por la disponibilidad extracelular de compuestos orgánicos solubles generados principalmente por la actividad metabólica de los hongos celulolíticos y por una mayor retención de humedad en el soporte atacado (Mallo *et al.*, 2017). Sin embargo, cuando los factores ambientales a los

Tabla 1. Hongos que sintetizan melaninas, antecedentes de sustrato y fuente de aislamiento en los que han sido registrados por la bibliografía, tipos de melaninas, localización y referencia bibliográfica. Referencias: * a, phylum Ascomycota; b, phylum Basidiomycota; c, phylum Mucoromycota.

Nombre válido del hongo, sinónimo o nombre no válido y familia de acuerdo a Mycobank web site: http://www.mycobank.org/ *	Sustrato, fuente de aislamiento y referencias	Tipo de melanina	Localización	Bibliografía (melaninas y localización)
<i>Alternaria alternata</i> ^a (Pleosporaceae)	Documentos del Archivo de la Universidad de Coimbra, Siglo VII. Mesquita et al. 2009	Melanina DHN. Probablemente feomelaninas.	Conidios y micelio (DHN-melanina). Medio extracelular (phaeomelaninas).	Hu <i>et al.</i> , 2012
<i>Alternaria atra</i> ^a (<i>Ulocladium atrum</i> , Pleosporaceae)	Cinco tipos de papel en libros del siglo XIX. Rakotonirainy et al, 2007	Melanina (con bajo grado de condensación y aromaticidad).	Biomasa (micelio) de cultivos líquidos.	Almendros <i>et al.</i> , 1985
<i>Alternaria atra</i> ^a (<i>Ulocladium atrum</i> , Pleosporaceae)	Pinturas y barnices, papel y papiros, papel perjurado y papel de pulpa de madera. Falkiewicz-Dulik et al, 2015			
<i>Alternaria infectoria</i> ^a (<i>Pleospora infectoria</i> , Pleosporaceae)	Manuscritos del siglo XIX y XX almacenados en el Archivo General Estatal Helénico. Karakasidou et al 2017	Melanina DHN	Principalmente en la pared celular del conidio. Además, en la capa más externa de la pared de hifas.	Fernandes <i>et al.</i> , 2015
<i>Aspergillus fumigatus</i> ^a (<i>Neosartorya fumigata</i> , Aspergillaceae)	Tres grabados del siglo 18 representando mapas topográficos. Zotti & Ferroni, 2008.	DHN melanina y piomelanina	DHN-melanina adherida a la pared celular de los conidios y piomelanina extracelular soluble en agua.	Perez-Cuesta <i>et al.</i> , 2019.
<i>Aspergillus niger</i> ^a (Aspergillaceae)	Papel perjurado y papel de pulpa de madera y textiles celulósicos (algodón y lino). Datos obtenidos de estudios realizados en museos de Austria. Michaelisen et al. 2006; Sterflinger 2010	Melanina heterogénea, utilizándose como precursores fenoles derivados de la ruta acetato-malonato, que por oxidación enzimática reacciona con proteínas y / o péptidos. Se han informado tipos de DHN y DOPA. Pigmentos de color rojo ocre, probablemente feomelaninas, secretados en placas de agar cuando se cultivan conjuntamente con <i>Bacillus subtilis</i> DOPA-melanina.	Filtrado de cultivo y biomasa	Pal <i>et al.</i> 2014
<i>Aspergillus tamaris</i> ^a (Aspergillaceae)	Sellos postales del Servicio Filatélico de Israel. Nol et al. 2001		Sólo en Biomasa, ausente en filtrado de cultivo	Pal <i>et al.</i> 2014
<i>Aspergillus terreus</i> ^a (Aspergillaceae)	Papel perjurado y papel de pulpa de madera y textiles celulósicos (algodón y lino). Unpublished data Sterflinger/ACBR, Meier and Peterssen, 2006, Pangallo, 2009.	Asp-melanina. DHN-melanina.	Asp- melanina en conidios. DHN-melanina en caldos de cultivo. Localización de la melanina DHN sugerida para conidióforos en condiciones sumergidas y agitadas bajo biogénesis mejorada de butirrolactona.	Palonen <i>et al.</i> , 2017

Nombre válido del hongo, sinónimo o nombre no válido y familia de acuerdo a Mycobank web site; http://www.mycobank.org/ *	Sustrato, fuente de aislamiento y referencias	Tipo de melanina	Localización	Bibliografía (melaninas y localización)
<i>Aureobasidium pullulans</i> ^s (Dothioraceae)	Tres grabados del siglo XVIII que representan mapas topográficos pertenecen a la 'Colección Topográfica del Municipio de Génova', que actualmente se encuentra en el 'Museo di Sant'Agostino' de Génova. Zotti & Ferroni, 2008	Melanina DHN, indol-melanina	Pared celular de las clamidosporas y filamentos (material electrodensos presente en pared externa y paredes transversales). También presente en medio extracelular en gránulos negros.	Zheng et al., 2008
<i>Aureobasidium pullulans</i> ^s (Dothioraceae)	Manuscrito datados antes de 1293 procedente de Italia. Michaelisen et al, 2010;			
<i>Bipolaris sorokiniana</i> ^a (Pleosporaceae)	Muestreo del aire de siete edificios históricos de La Habana y tres edificios utilizados para almacenar colecciones. Este local alberga importantes documentos, libros, pinturas, fotografías y elementos de la cultura precolombina. Rojas et al, 2012	DHN-melanina.	Pared celular, hifas y conidios	Toledo et al., 2017
<i>Cladosporium cladosporioides</i> ^a (Cladosporiaceae)	Tres grabados del siglo XVIII que representan mapas topográficos pertenecen a la "Collezione Topografica del Comune di Genova", que actualmente se encuentra en el "Museo di Sant'Agostino". Zotti et al, 2008 en Génova.	DHN-melanina y compuestos similares	Pared, hifas y conidios.	Llorente et al., 2012
<i>Cladosporium sphaerospermum</i> ^a (Cladosporiaceae)	Documentos históricos en papel, libros e impresiones. Zotti et al, 2008.	DHN-melanina y compuestos similares	Pared, hifas y conidios.	Ng et al., 2012.
<i>Chaetomium globosum</i> ^a (Chaetomiaceae)	Muestras del libro del Dr. Eduard Zeller titulado "Philosophie der Griechen, eine untersuchung", impreso y publicado en Alemania en 1852. Rakotonirainy et al, 2007, Sterlinger, 2010	Ruta metabólica DHN	Peritocio y pared de esporas	Hu et al., 2012
<i>Epicoccum nigrum</i> ^a (<i>Epicoccum purpurascens</i> , Didymellaceae)	Papel deteriorado de libro del siglo 16. Michaelisen et al. 2006; Eveleigh, 1970	Tentativamente DOPA- (indol melanina) y / o de tipo heterogéneo, utilizándose como precursores fenoles derivados de la ruta acetato-malonato, que tras la oxidación enzimática reaccionaban con proteínas y / o péptidos.	Paredes celulares de conidios (específicamente acumulación de gránulos de melanina en una capa externa gruesa).	Pombeiro-Sponchiado et al., 2017

D. S. Nitiu *et al.* - Pigmentos oscuros fúngicos asociados al deterioro de papel

Nombre válido del hongo, sinónimo o nombre no válido y familia de acuerdo a Mycobank web site; http://www.mycobank.org .*	Sustrato, fuente de aislamiento y referencias	Tipo de melanina	Localización	Bibliografía (melaninas y localización)
<i>Eurotium echinulatum</i> a (Aspergillaceae)		Melanina heterogénea, utilizándose como precursores fenoles derivados de la ruta acetato-malonato, que por oxidación enzimática reacciona con proteínas y / o péptidos.	Medio de cultivo y biomasa	Coelho <i>et al.</i> , 1997
<i>Eurotium herbariorum</i> ^a (<i>Aspergillus glaucus</i> , Aspergillaceae)	Muestras realizadas en un depósito de la Biblioteca de Humanidades, llamado Biblioteca di Area UManistica (BAUM), en la Universidad Ca 'Foscari en el Palacio Malcanton Marcora, Venecia (Italia), Arai, 2000.	Melanoidinas (producto de la reacción de Maillard entre celuloooligosacáridos y -ácido aminobutírico y otros aminoácidos que son producidos por el crecimiento de hongos tonofílicos absolutos en papel).	Manchas de foxing en papel, asociadas a colonias fúngicas y partículas de polvo.	Melo, 2017
<i>Microascus paisi</i> ^a (<i>Scopulariopsis brumptii</i> , Microasaceae)	Identificación de las especies <i>Scopulariopsis</i> y similares ambientes interiores. Woudenberg et al 2017	Melanina no especificada	Hifas en tejido humano	Chiewchanvit <i>et al.</i> , 2017
<i>Mucor circinelloides</i> ^c (Mucoraceae)	Muestreo aerobiológico de siete edificios históricos de La Habana: la Biblioteca Central de la Universidad de La Habana, el Museo Montané, el Museo Tomás Roig, el Museo Felipe Poey y tres edificios destinados a almacenar colecciones. Rojas et al, 2012	Melanina	Pared esporal	Lecointe <i>et al.</i> , 2019
<i>Paecilomyces variotii</i> ^a (Trichocomaceae)	Papel perforado y papel de pulpa de madera y textiles celulósicos (algodón y lino). Sterfingler, 2010.	DHN-melanin	Micelio	Babitskaya <i>et al.</i> , 2000
<i>Phoma glomerata</i> ^a (<i>insertae sedis</i> in Pleosporales)	Paper arts, paper paintings, manuscripts. Shrivastava, 2015	Melanina	Clamidosporas multicelulares oscuras	Sari <i>et al.</i> , 2015
<i>Phoma herbarum</i> ^a (<i>insertae sedis</i> in Pleosporales)	Nueve pergaminos y cinco documentos históricos en papel conservados en el depósito de la Biblioteca Nacional de Eslovaquia, Martín, Eslovaquia. Kraková et al 2012.	Pigmento marrón, probablemente melanina.	Cultivos fúngicos en agar sin localización precisa.	Ruisi <i>et al.</i> 2007.

Nombre válido del hongo, sinónimo o nombre no válido y familia de acuerdo a Mycobank web site; http://www.mycobank.org .*	Sustrato, fuente de aislamiento y referencias	Tipo de melanina	Localización	Bibliografía (melaninas y localización)
<i>Polyporus brumalis</i> ^s (Polyporaceae)	Muestras del libro del Dr. Eduard Zeller titulado "Philosophie der Griechen, eine untersuchung", impreso y publicado en Alemania en 1852. Rakotonirainy et al.	Pigmentación externa negra, que no es de tipo DHN.	Cultivos de hongos sin especificación de localización	Tudor, 2013
<i>Taeniocella</i> ^a (<i>Torula</i> sp., Mytiliniaceae)	Muestras de papel con depósitos de hongos, una sola hoja de papel fabricada hacia el siglo XVII. Aguafuerte de 1920 obtenido de la colección del Archivo de Medina, Malta. Aguafuerte de 1920. Szczepanowska y Cavaliere, 2012	Melaninas negras	Micelios y conidios pigmentados de paredes gruesas	Szczepanowska and Cavaliere, 2012
<i>Trichoderma harzianum</i> ^a (Hypocreaceae)	Muestras del libro del Dr. Eduard Zeller titulado "Philosophie der Griechen, eine untersuchung", impreso y publicado en Alemania en 1852. Rakotonirainy et al. 2007, Reis-Meneses, 2011.	Melanina verde	Biomasa, mycelio de líquidos de cultivo.	Piccolo, 1996
<i>Trichoderma viride</i> , T. <i>harzianum</i> ^a (Hypocreaceae)	Papel perjurado y papel de pulpa de madera y textiles celulósicos (algodón y lino). Sterfingler, 2010.	Melanina verde; polifenol no indólico similar a melanina.	Pared conidial (en capa externa).	Piccolo, 1996

que está expuesto el papel no son apropiados, varios hongos que lo deterioran pueden reducir su actividad metabólica y activar la diferenciación de estructuras reproductivas, generando estructuras de reposo pigmentadas, o eventualmente morir. Si las condiciones vuelven a ser favorables, se puede reactivar el metabolismo de los hongos activando la germinación de las esporas existentes u otras estructuras disponibles en el sustrato, y seguir deteriorando al papel. Sin embargo, algunos hongos, como los xerotolerantes, pueden vivir bajo estrés mediante la activación de varios mecanismos que les permiten crecer en tales condiciones. En este sentido, la desecación, la disminución en la actividad agua asociada al papel o los altos niveles de luz a los que puede estar expuesto durante el almacenamiento, consiguen provocar que algunos hongos que lo están colonizando sintetizen pigmentos. Este cambio en la coloración de las colonias fúngicas que deterioran papel puede ser también desencadenado como respuesta a los tratamientos utilizados para controlar el deterioro del papel y/o a la aplicación de radiación gamma o agentes químicos blanqueadores (Pavón Flores, 1976; Toledo *et al.*, 2017). Llorente *et al.* (2012) reportaron que la pigmentación asociada a *Cladosporium cladosporioides*, un hongo que habitualmente deteriora papel, es debida a una 1,8-dihidroxi-naftaleno (DHN)-melanina, la que incrementa su intensidad bajo el estrés impuesto por fungicidas. Dado que estos hongos deterioran con frecuencia el papel y son representantes típicos en el aire interior de bibliotecas, archivos y museos (Nitiu *et al.*, 2020; Borrego & Herrera Barrios, 2021), el conocimiento sobre los procesos de melanización resulta clave a la hora de tomar decisiones en base a su erradicación, e identificar si pueden ser eliminados mediante el control de las condiciones ambientales o si es necesario utilizar otras estrategias sustentables de conservación.

Las melaninas son un grupo de polímeros aromáticos responsables de la coloración oscura de varias manchas en el papel, incluyendo (entre otros factores) aquellas relativas al foxing. Debido a su insolubilidad en una variedad de disolventes polares y orgánicos y a su naturaleza recalcitrante, las melaninas se encuentran entre los pigmentos más difíciles de eliminar del papel (Toledo *et al.*, 2017). Además, algunos hongos como las especies del género *Aspergillus*, (incluido *A. fumigatus*, un típico representante con hifas hialinas que deteriora

papel), también pueden sintetizar melaninas solubles (piomelanina). Específicamente, *A. fumigatus* es capaz de sintetizar varios tipos de melaninas, incluida una melanina tipo DHN insoluble en agua, que está presente predominantemente en conidios (Fig. 2), y una melanina alternativa sintetizada extracelularmente, que puede generar la pigmentación del micelio a causa de su acumulación en la superficie de las hifas (Schmaler-Ripcke *et al.*, 2009). Por lo tanto, la coloración fúngica del papel puede ser un factor relevante en el deterioro, donde la naturaleza del pigmento responsable condiciona la elección de estrategias adecuadas de restauración, debido a que los mismos hongos pueden producir melaninas solubles e insolubles en agua. Esto es compatible con los resultados reportados en experimentos con agentes blanqueadores para reducir la coloración de diferentes papeles deteriorados y sus manchas asociadas (Mesquita *et al.*, 2009). Aunque la mayoría de los hongos que tienen estructuras oscuras asociadas con el papel son generalmente tolerantes al estrés, los hongos ruderales que también tienen melaninas en sus esporas, como las especies del género *Rhizopus*, muestran una colonización secundaria del sustrato y también lo deterioran.

Melaninas: los pigmentos oscuros comunes de los hongos negros

Las melaninas están compuestas de estructuras alifáticas y aromáticas de tipo indol o fenol y son sintetizadas por una amplia gama de organismos (Toledo *et al.*, 2017). Estos pigmentos, que son metabolitos secundarios, pueden tener diferente coloración y también pueden ser heterogéneos en cuanto a su organización estructural, composición y función (Nitiu *et al.*, 2020). Sin embargo, todos estos pigmentos tienen propiedades fisicoquímicas similares, que incluyen resistencia a la hidrólisis ácida, estructura amorfa y polidispersa, naturaleza polimérica, carga neta negativa y una estructura radicalaria estable (Lee *et al.*, 2019; Smith & Casadevall, 2019). Todas las melaninas, excepto la piomelanina, son insolubles en agua y disolventes orgánicos, siendo solo solubilizadas en solventes alcalinos. Estas propiedades fisicoquímicas explican los roles multifuncionales de los pigmentos oscuros que les permiten a los hongos negros adaptarse a diversas condiciones ambientales.

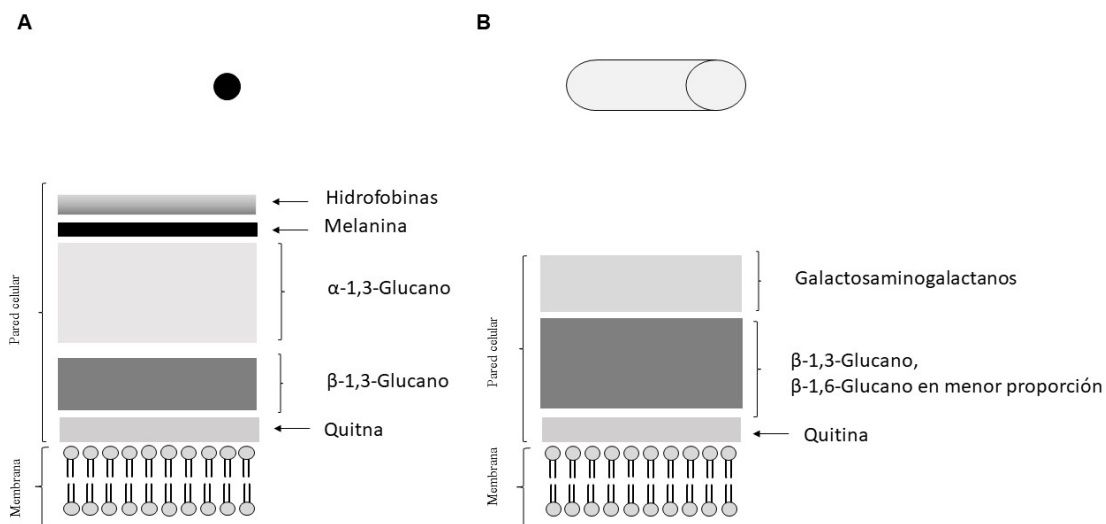


Fig. 2. Modelos que representan la arquitectura de la envoltura celular y la organización y composición de la pared celular en el conidio **A:** de diferentes especies de *Aspergillus* incluyendo la estructura de la hifa. **B:** estructura de la hifa de *Aspergillus fumigatus* (adaptado de Erwig & Gow, 2016).

La melanina podría proporcionar a los hongos negros un escudo físico y químico extracelular contra factores estresantes o factores dentro del papel o su entorno. Esta localización podría ayudarlos a prevenir la degradación física, química y biológica (Gessler *et al.*, 2014), así como a prevenir la desecación del micelio, esporas u otros propágulos y por lo tanto promover la supervivencia fúngica en condiciones limitantes (Tudor *et al.*, 2012). Aunque la melanina se localiza mayoritariamente en la pared celular, también se ha detectado en estructuras intracelulares de varios hongos negros, así como en ambientes libres de hongos. Por lo tanto, la síntesis de estos pigmentos se puede desencadenar tanto a nivel intracelular como extracelular. Algunas melaninas heterogéneas se sintetizan estrictamente en el entorno extracelular del hongo, por polimerización de fenoles de origen fúngico como otros de distinta procedencia. Éstos se encuentran disponibles en el medio, por la formación de complejos involucrando productos de oxidación de sustancias aromáticas con proteínas, o por la vía de degradación de tirosina como en el caso de la piomelanina (Bell & Wheeler, 1986; Smith & Casadevall, 2019). Por otro lado, existe también evidencia de la generación de gránulos

de melaninas en vesículas tipo melanosomas o cuerpos multivesiculares. Hongos como *Cryptococcus neoformans* y *Fonsecaea pedrosoi* sintetizan melanina en melanosomas dentro de su citoplasma y luego la exportan a la pared celular dentro de vesículas y cuerpos multivesiculares. La externalización de esta melanina conduce a su acumulación en la trama de las paredes celulares de estos hongos o a su entorno, interaccionando a través de varias reacciones con la quitina y el quitosano u otra molécula componente de pared, lo que lleva a su anclaje. En este sentido, se ha reportado la presencia de melanina, polisacáridos y enzimas involucradas en la síntesis de melanina como las lacasas (enzimas que oxidan estructuras químicas que contienen grupos fenólicos) en vesículas extracelulares o exosomas de hongos.

Éstas son secretadas y capaces de generar melaninas con un mayor grado de polimerización formando gránulos de melanina más grandes que sus fuentes de partida. Así mismo pueden también, facilitar su inmovilización en la pared celular, formando densas capas concéntricas de melanina depositada, que se ha correlacionado con la extensión de la melanización de las estructuras.

Dado que los exosomas también pueden estar

representados por estructuras con dos unidades de membrana, los constituyentes lipídicos de sus membranas internas parecen ser la fuente de los componentes alifáticos detectados en la melanina depositada en la pared celular. Además, se ha informado sobre la reestructuración de la melanina en la pared celular fúngica, incluida la reconfiguración de los gránulos de melanina, aunque aún dicho proceso no ha sido caracterizado en su totalidad (Camacho *et al.*, 2019). Chrissian *et al.*, (2020) reportaron que la composición y arquitectura molecular de la pared celular de los hongos negros del género *Cryptococcus* son características críticas para el anclaje y disposición de sus melaninas. Dado que los gránulos de melanina en la pared celular parecen ser dinámicos, reorganizables y reestructurados, se espera que futuras estrategias sean desarrolladas a fin lograr la remoción de estos pigmentos del papel que contenga hifas melanizadas. Sin embargo, hasta donde se sabe, no existen datos disponibles sobre la eliminación de estas hifas de matrices celulósicas sin afectar notoriamente la estructura del papel. Por lo tanto, la síntesis de melaninas en hongos que colonizan papel puede minimizarse controlando las condiciones ambientales y sus procesos metabólicos. Además, dado que la acumulación de las melaninas en la pared celular de muchos hongos negros también se puede prevenir por condiciones fisiológicas (Walker *et al.*, 2010), se debe priorizar la optimización de los procedimientos para eliminar los gránulos de melanina sin causar efectos severos a nivel de la trama y estructura del papel antes que alguna intervención sea aplicada. Dado que a la vez la mayoría de las melaninas fúngicas se ubican en las paredes celulares de los hongos que deterioran el papel, esto dificulta aún más el éxito del procedimiento de restauración (Bárcena *et al.*, 2018). Tampoco, en la mayoría de los casos, se conoce la estructura exacta de las melaninas que estos hongos sintetizan. No obstante, las tecnologías avanzadas de resonancia magnética nuclear (RMN) y microscopía electrónica pueden proporcionar información sobre la estructura de las melaninas (Nosanchuk *et al.*, 2015). Mediante espectroscopia 1D-RMN y correlaciones HSQC 1H-13C, Sun *et al.*, (2016) identificaron regiones de naturaleza alifática y aromática en la melanina extracelular de *Auricularia auricula*, siendo estimada su fórmula molecular condensada como [C18 (OR)3H7O4N2]_n. Aunque la estructura de

las melaninas aumenta en complejidad a lo largo de la ontogenia fúngica, las mismas cuentan con enlaces covalentes que contienen carbono entre pirroles y N-acetilglucosaminas derivadas de quitina o glicéridos provenientes de los lípidos de membrana. Los datos de RMN en estado sólido respaldan un apilamiento de unidades aromáticas basadas en unas de tipo-indol mediante enlaces covalentes, que genera un material estructurado en ciertas regiones pero que globalmente es amorfo (Nosanchuk *et al.*, 2015). Desafortunadamente, estos datos se obtuvieron solo para las melaninas de *Cryptococcus neoformans*. Beltrán-García *et al.*, (2014) informaron también, que la melanina asociada al micelio de *Mycosphaerella fijiensis* está constituida por 50 unidades de 1,8-DHN. Por todo lo expuesto se desprende que un análisis más detallado mediante metodologías de punta como RMN en estado sólido y técnicas físicas y de imágenes deberían llevarse a cabo utilizando las melaninas de los hongos que deterioran papel con mayor frecuencia, ya que proporcionará las bases para caracterizar la estructura de sus melaninas tanto si están asociadas a la pared celular fúngica y/o a la matriz del papel que están colonizando. Dicha información será útil para contribuir al desarrollo de estrategias para eliminar los pigmentos oscuros que deterioran estéticamente al papel.

CONCLUSIONES

Este análisis bibliográfico intenta brindar un panorama actualizado del estado de arte de las melaninas sintetizadas por hongos que colonizan y deterioran papel, su localización en las estructuras fúngicas, y su contribución en el deterioro de matrices celulósicas.

Puesto que las melaninas sintetizadas por hongos pueden deteriorar invaluable obras de patrimonio cultural, el conocimiento de estos pigmentos oscuros es fundamental para mejorar las estrategias de conservación de documentos históricos basados en soportes celulósicos. Las propiedades fisicoquímicas de las melaninas son la base para desarrollar tácticas promisorias para la conservación óptima de colecciones documentales y su restauración.

Es conocido que las melaninas mejoran la tolerancia de los hongos que colonizan papel a

las condiciones ambientales establecidas en los reservorios de conservación. Ellas funcionan a modo de un escudo protector contra una amplia variedad de agentes estresantes del ambiente, como la exposición a agentes químicos que se utilizan para eliminar manchas en papel. El conocimiento de estos pigmentos oscuros es fundamental para mejorar las estrategias de conservación de documentos históricos y obras de arte en papel. Dadas las características de las melaninas y su susceptibilidad a solubilizarse en condiciones alcalinas, éste podría ser su talón de Aquiles y la base para el diseño de procedimientos de restauración considerando tratamientos alcalinos.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

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

AGRADECIMIENTOS

Esta contribución forma parte de la información presentada en la exposición “Melaninas fúngicas que deterioran el patrimonio cultural del papel” realizada en el marco del Simposio “HACIA LA LUZ DEL CONOCIMIENTO DE LOS HONGOS NEGROS” llevado a cabo en las XXXVIII Jornadas Argentinas de Botánica, organizadas por la Sociedad Argentina de Botánica y la FCA-UNER, entre el 6 y el 8 de septiembre de 2021 con modalidad virtual. Se agradece a la Lic. Elida Alcaraz por su colaboración en la elaboración de imágenes. Datos inéditos presentados en este manuscrito se obtuvieron con recursos financieros derivados de los subsidios correspondientes al Proyecto de Incentivos a la Investigación (N897) y (A344) de la Universidad Nacional de La Plata; CONICET (PIP 11220200100527CO) y FONCyT (PICT 2019-0207).

BIBLIOGRAFÍA

ALMENDROS, M. G., A. T. MARTINEZ, M. F. MARTÍNEZ & F. J. GONZÁLEZ-VILA. 1985. Degradative oxidation products of the melanin of

Ulocladium atrum. *Soil Biol. Biochem.* 17: 723-726. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(85\)90052-5](https://doi.org/10.1016/0038-0717(85)90052-5)

ARAI, H. 2000. Foxing caused by Fungi: twenty-ve years of study. *Inter. Biode. Biodegradation* 46: 181-188. [https://doi.org/10.1016/S0964-8305\(00\)00063-9](https://doi.org/10.1016/S0964-8305(00)00063-9)

BABITSKAYA, V. G., V. V. SHCHERBA, T. V. FILIMONOVA, & E. A. GRIGORCHUK. 2000. Melanin pigments from the fungi *Paecilomyces variotii* and *Aspergillus carbonarius*. *Appl. Biochem. Microbiol.* 36: 128-133. <https://doi.org/10.1007/BF02737906>

BÁRCENA, A., G. PETROSELLI, S. M. VELASQUEZ, J. M. ESTÉVEZ, R. ERRA-BALSELLS, P. A. BALATTI & M. C. N. SAPARRAT. 2015. Response of the fungus *Pseudocercospora griseola* f. *mesoamericana* to Tricyclazole. *Mycol. Prog.* 14:76. <https://doi.org/10.1007/s11557-015-1102-7>

BELTRÁN-GARCÍA, M. J., F. M. PRADO, M. S. OLIVEIRA, D. ORTIZ-MENDOZA, A. C. SCALFO, A. PESSOA, M. H. G. MEDEIROS, J. F. WHITE & P. DI MASCIO. 2014. Singlet molecular oxygen generation by light-activated DHN-melanin of the fungal pathogen *Mycosphaerella fijiensis* in black Sigatoka disease of bananas. *PLoS ONE* 9:e91616. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091616>

BHARDWAJ, N. & I. K. BHATNAGAR. 2002. Microbial deterioration of paper paintings. *Biodeterioration of Materials* 2: 132-135.

BODDY, L. & J. HISCOX. 2016. Fungal ecology: principles and mechanisms of colonization and competition by saprotrophic fungi. *Microbiology Spectrum* 4: FUNK-0019-2016. <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.FUNK-0019-2016>

BORREGO ALONSO, S. F., & O. HERRERA BARRIOS. 2021. Calidad micológica ambiental en archivos cubanos y su impacto en la salud del personal. *An. Acad. Cienc. Cuba* 11.

CALVO, A. M., R. A. WILSON, J. W. BOK & N. P. KELLER. 2002. Relationship between secondary metabolism and fungal development. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 66: 447-459. <https://doi.org/10.1128/MMBR.66.3.447-459.2002>

CALVO, A. M. C., A. DOCTERS, M. V. MIRANDA & M. C. N. SAPARRAT. 2017. The use of gamma radiation for the treatment of cultural heritage in the Argentine National Atomic Energy Commission: past, present, and future. *Top Curr Chem* 375: 227-248. <https://doi.org/10.1007/s41061-016-0087-2>

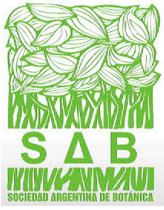
D. S. Nitiu *et al.* - Pigmentos oscuros fúngicos asociados al deterioro de papel

- CAMACHO, E., R. VIJ, C. CHRISSIAN, R. PRADOS-ROSALES, D. GIL, R. N. O'MEALLY, R. J. B. CORDERO, R. N. COLE, J. M. McCAFFERY, R. E. STARK & A. CASADEVALL. 2019. The structural unit of melanin in the cell wall of the fungal pathogen *Cryptococcus neoformans*. *J. Biol. Chem* 294: 10471-10489. <https://doi.org/10.1074/jbc.RA119.008684>
- CHIEWCHANVIT, S., S. CHONGKAE, P. MAHANUPAB, J. D. NOSANCHUK, S. PORNSUWAN, N. VANITTANAKOM & S. YOUNGCHIM. 2017. Melanization of *Fusarium keratoplasticum* (*F. solani* Species Complex) during disseminated fusariosis in a patient with acute leukemia. *Mycopathologia* 182: 879-885. <https://doi.org/10.1007/s11046-017-0156-2>
- CHRISSIAN, C., E. CAMACHO, M. S. FU, R. PRADOS-ROSALES, S. CHATTERJEE, R. J. B. CORDERO, J. K. LODGE, A. CASADEVALL & R. E. STARK. 2020. Melanin deposition in two *Cryptococcus* species depends on cell-wall composition and flexibility. *J. Biol. Chem* 295: 1815-1828. <https://doi.org/10.1074/jbc.RA119.011949>
- DADACHOVA, E., R. A. BRYAN, X. HUANG, T. MOADEL, A. D. SCHWEITZER, P. AISEN, J. D. NOSANCHUK & A. CASADEVALL. 2007. Ionizing radiation changes the electronic properties of melanin and enhances the growth of melanized fungi. *PLoS ONE* 5: e457. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000457>
- EVELEIGH, D. E. 1970. Fungal disfigurement of paper, and soft rot of cedar shingles. *Applied Microbiology* 19: 872-874. <https://doi.org/10.1128/am.19.5.872-874.1970>
- ELLIS, M. B. 1971. *Dematiaceous Hyphomycetes*. Commonwealth Mycological Institute, Kew, London.
- ELLIS, M. B. 1976. *More Dematiaceous Hyphomycetes*. Commonwealth Mycological Institute, Kew, London.
- FERNANDES, C., R. PRADOS-ROSALES, B. M. SILVA, A. NAKOUZI-NARANJO, M., ZUZARTE, S. CHATTERJEE, R. E. STARK, A. CASADEVALL & T. GONÇALVES. 2015. Activation of melanin synthesis in *Alternaria infectoria* by antifungal drugs. *Antimicrob. Agents Chemother.* 60 :1646-55. <https://doi.org/10.1128/AAC.02190-15>
- FERRÁNDIZ-PULIDO, C., M. T. MARTIN-GOMEZ, T. REPISO, C. JUÁREZ-DOBJANSCHI, B. FERRER, I. LÓPEZ-LERMA, G. APARICIO, C. GONZÁLEZ-CRUZ, F. MORESO, A. ROMAN & V. GARCÍA-PATOS. 2019. Cutaneous infections by dematiaceous opportunistic fungi: Diagnosis and management in 11 solid organ transplant recipients. *Mycoses* 62: 121-127. <https://doi.org/10.1111/myc.12853>
- FRANCO, E., M. I. TRONCOZO, M. BAEZ, M. V. MIRÍFICO, G. L. ROBLEDO, P. A. BALATTI & M. C. N. SAPARRAT. 2018. *Fusarium equiseti* LPSC 1166 and its in vitro role in the decay of *Heterostachys ritteriana* leaf litter. *Folia Microbiologica* 63: 169-179. <https://doi.org/10.1007/s12223-017-0541-8>
- FRANSEN, R. J. N., S. A. RASMUSSEN, P. B. KNUDSEN, S. UHLIG, D. PETERSEN, E. LYSØE, C. H. H. H. GIESE & T. O. LARSEN. 2016. Black perithecial pigmentation in *Fusarium* species is due to the accumulation of 5-deoxybostrycoidin-based melanin. *Scientific Reports* 6: 26206. <https://doi.org/10.1038/srep26206>
- GESSLER, N. N., A. C. EGOROVA & T. A. BELOZERSKAYA. 2014. Melanin pigments of fungi under extreme environmental conditions. *Appl. Biochem. Microbiol.* 50: 105-113. <https://doi.org/10.1134/S0003683814020094>
- GMOSER, R, J. A. FERREIRA, P. R. LENNARTSSON & M. J. TAHERZADEH. 2017. Filamentous ascomycetes fungi as a source of natural pigments. *Fungal Biol. Biotechnol.* 4:4. <https://doi.org/10.1186/s40694-017-0033-2>
- HU, Y., X. HAO, J. LOU, P. ZHANG, J. PAN & X. ZHU. 2012. A PKS gene, pks-1, is involved in chaetoglobosin biosynthesis, pigmentation and sporulation in *Chaetomium globosum*. *Sci. China Life Sci.* 55: 1100-1108. <https://doi.org/10.1007/s11427-012-4409-5>
- KARAKASIDOU, K., K. NIKOLOULI., G. D. AMOUTZIAS, A. PORNOU, CH. MANASSIS, G. TSIAMIS & D. MOSSIALOS. 2017. Microbial diversity in biodeteriorated Greek historical documents dating back to the 19th and 20th century: a case study. *Microbiology Open* 1: 11. <https://doi.org/10.1002/mbo3.596>
- KRAKOVÁ, L., K. CHOVANOVÁ, S. A. SELIM, A. ŠIMONOVICHOVÁ, A. PUŠKAROVÁ, A. D. MAKOVÁ & A. PANGALLO. 2012. Multiphasic approach for investigation of the microbial diversity and its biodegradative abilities in historical paper and parchment documents. *Inter. Biodet. Biodegradation* 70: 117-125. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2012.01.011>

- LACEY, M. E. & J. S. WEST. 2006. *The Air Spore*. Springer. Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-30253-9>
- LECOINTE, K., M. CORNU, J. LEROY, P. COULON & B. SENDID. 2019. Polysaccharides cell wall architecture of Mucorales. *Front. Microbiol.* 10: 469. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00469>
- LEED, E.-H. JANG, M. LEE, S.-W. KIM, Y. LEE, K.-T. LEE & Y.-S. BAHN. 2019. Unraveling melanin biosynthesis and signaling networks in *Cryptococcus neoformans*. <https://doi.org/10.1128/mBio.02267-19>
- LLORENTE, C, A. BÁRCENA, J. VERA BAHIMA, M. C. N. SAPARRAT, A. M. ARAMBARRI, M., F. ROZAS, M. V. MIRÍFICO & P. A. BALATTI. 2012. *Cladosporium cladosporioides* LPSC 1088 produces the 1,8-dihydroxynaphthalene-melanin-like compound and carries a putative pks gene. *Mycopathologia* 174: 397-408. <https://doi.org/10.1007/s11046-012-9558-3>
- MALLO, A. C., D. S. NITIU, L. A. ELÍADES & M. C. N. SAPARRAT. 2017. Fungal degradation of cellulosic materials used as support for cultural heritage. *Int. J. Conserv. Sci.* 8: 619-632.
- MEDINA, R., C. G. LUCENTINI, M. E. E. FRANCO, G. PETROSELLI, J. A. ROSSO, R. ERRA-BALSELLS, P. A. BALATTI & M. C. N. SAPARRAT. 2018. Identification of an intermediate for 1,8- dihydroxynaphthalene-melanin synthesis in a race-2 isolate of *Fulvia fulva* (syn. *Cladosporium fulvum*). *Heliyon*. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2018.e01036>
- MELO, D., S. O. SEQUEIRA, J. A. LOPES & M. F. MACEDO. 2019. Stains versus colourants produced by fungi colonising paper cultural heritage: A review. *J. Cult. Herit* 35: 161-182. <https://doi.org/10.1016/j.culher.2018.05.013>
- MELO, D. C. 2017. *Fungal Stains on Paper: Melanins produced by fungi. Thesis for the Master degree in Conservation and Restoration*. Monte de Caparica, Lisboa: Departamento de Conservação e Restauro, Mestrado em Conservação e Restauro, Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade Nova de Lisboa. 57 p.
- MESQUITA, N., A. PORTUGAL, S. VIDEIRA, S. RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA, A. M. L. BANDEIRA, M. J. A. SANTOS & H. FREITAS. 2009. Fungal diversity in ancient documents. A case study on the Archive of the University of Coimbra. *Int. Biodeterior. Biodegradation*. 63: 626-629. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2009.03.010>
- MICHAELSEN, A., F. PINZARI, K. RIPKA, W. LUBITZ & G. PIÑAR. 2006. Application of molecular techniques for identification of fungal communities colonizing paper material. *Inter. Biodet. Biodegradation* 58:133-141. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2006.06.019>
- MICHAELSEN, A., G. PIÑAR & F. PINZARI. 2010. Molecular and microscopical investigation of the microflora inhabiting a deteriorated Italian manuscript dated from the thirteenth century. *Microbial Ecology* 60: 69-80. <https://doi.org/10.1007/s00248-010-9667-9>
- NOL, L., Y. HENIS & R. G. KENNETH. 2001. Biological factors of foxing in postage stamp paper. *Inter. Biodet. Biodegradation* 48: 98-104. [https://doi.org/10.1016/S0964-8305\(01\)00072-5](https://doi.org/10.1016/S0964-8305(01)00072-5)
- NG, K.P., S. M. YEW, CH. L. CHAN, T. S. SOO-HOO, S. L. NA, H. HASSAN, Y. F. NGEOW, CH. CH. HOH, K. W. LEE & W. Y. YEE. 2012. Sequencing of *Cladosporium sphaerospermum*, a dematiaceous fungus isolated from blood culture. *Eukaryotic Cell* 11: 705-706. <https://doi.org/10.1128/EC.00081-12>
- NITIU, D. S., A. C. MALLO & M. C. N. SAPARRAT. 2020. Fungal melanins that deteriorate paper cultural heritage: an overview. *Mycologia*. 112: 859-870. <https://doi.org/10.1080/00275514.2020.1788846>
- NOSANCHUK, J. D., R. E. STARK & A. CASADEVALL. 2015. Fungal melanin: what do we know about structure? *Front. Microbiol.* 6: 1463. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01463>
- PAL, A. K., D. H. GAJJAR & A. R. VASAVADA. 2014. DOPA and DHN pathway orchestrate melanin synthesis in *Aspergillus* species. *Medical Mycology* 52: 10-18. <https://doi.org/10.3109/13693786.2013.826879>
- PALONEN, E. K., S. RAINA, A. BRANDT, J. MERILUOTO, T. KESHAVARZ & J. T. SOINI. 2017. Melanisation of *Aspergillus terreus*-Is butyrolactone I involved in the regulation of both DOPA and DHN types of pigments in submerged culture? *Microorganisms* 5: 22. <https://doi.org/10.3390/microorganisms5020022>
- PANGALLO, D., K. CHOVANOVA, A. ŠIMONVIČOVÁ & P. FERIANIC. 2009. Investigation of microbial community isolated from indoor artworks and air environment: identification, biodegradative abilities, and DNA typing. *Can. J. Microbiol.* 55: 277-287. <https://doi.org/10.1139/w08-136>

- PAVON FLORES, S. C. 1976. Gamma radiation as fungicide and its effects on paper. *Bulletin of the American Institute for Conservation of Historic and Artistic Works* 16: 15-44. <https://doi.org/10.1179/019713676806029384>
- PEREZ-CUESTA, U., L. APARICIO-FERNANDEZ, X. GURUCEAGA, L. MARTIN-SOUTO, A. ABAD-DIAZ-DE-CERIO, A. ANTORAN, I. BULDAIN, F. L. HERNANDO, A. RAMIREZ-GARCIA & A. REMENTERIA. 2019. Melanin and pyomelanin in *Aspergillus fumigatus*: from its genetics to host interaction. *Int. Microbiol.* <https://doi.org/10.1007/s10123-019-00078-0>
- PICCOLO, A. 1996. *Humic substances in terrestrial ecosystems*. 1st ed. Elsevier, Amsterdam,
- PINHEIRO, A. C, M. F. MACEDO, V. JURADO, C. SAINZ JIMENEZ, C. VIEGAS, J. BRANDÃO & L. ROSADO. 2011. Mould and yeast identification in archival settings: Preliminary results on the use of traditional methods and molecular biology options in Portuguese archives. *Int. Biodeterior. Biodegradation*. 65: 619-627. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2011.02.008>
- PINZARI, F. & M. MONTANARI. 2011. Mould growth on library materials stored compactus-type shelving units. In: ABDUL-WAHAB SA, ed. *Sick Building Syndrome in Public Buildings and Workplaces*, p. 196-203. Springer, Berlin. https://doi.org/10.1007/978-3-642-17919-8_11
- POMBEIRO-SPONCHIADO, S. R., G. S. SOUSA, J. C. ANDRADE, H. F. LISBOA & R. C. GONÇALVES. 2017. Production of melanin pigment by fungi and its biotechnological applications. In BLUMENBERG, M. (ed.), *Melanin*, p: 45-75. InTechOpen, London. <https://doi.org/10.5772/67375>
- QUAN, Y., B. G. VAN DEN ENDE, D. SHI, F. X. PRENAFETA-BOLDÚ, Z. LIU, A. M. S. AL-HATMI, S. A. AHMED, P. E. VERWEIJ, Y. KANG & S. DE HOOG. 2019. A comparison of isolation methods for black fungi degrading aromatic toxins. *Mycopathologia* 184: 653-660. <https://doi.org/10.1007/s11046-019-00382-3>
- RAKOTONIRAINY, M. S., E HEUDE & B. LAVÉDRINE. 2007. Isolation and attempts of biomolecular characterization of fungal strains associated to foxing on a 19th century book. *Journal of Cultural Heritage* 8 : 126-133. <https://doi.org/10.1016/j.culher.2007.01.003>
- RAO, M. P. N., M. XIAO & W. J. LI. 2017. Fungal and bacterial pigments: Secondary metabolites with wide application. *Front. Microbiol.* 8 :1113. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01113>
- REIS-MENESES, A. A., W. GAMBALE, M. C. GIUDICE & M. A. SHIRAKAWA. 2011. Accelerated testing of mold growth on traditional and recycled book paper. *Int. Biodeterior. Biodegradation* 65: 423-428. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2011.01.006>
- ROJAS, T. I., M. J. AIRA, A. BATISTA, I. L. CRUZ & S. GONZÁLEZ. 2012. Fungal biodeterioration in historic buildings of Havana (Cuba). *Grana* 51 (1): 44-51. <https://doi.org/10.1080/00173134.2011.643920>
- RUIBAL, C., G. PLATAS & G. F. BILLS. 2008. High diversity and morphological convergence among melanised fungi from rock formations in the Central Mountain System of Spain. *Persoonia* 21: 93-110. <https://doi.org/10.3767/003158508X371379>
- RUISI, S., D. BARRECA, L. SELBMANN, L. ZUCCONI & S. ONOFRI. 2007. Fungi in Antarctica. *Rev. Environ. Sci. Biotechnol.* 6: 127-141. <https://doi.org/10.1007/s11157-006-9107-y>
- SAPARRAT, M. C. N., G. FERMOSELLE, S. STENGLEIN, M. AULICINO & P. A. BALATTI. 2009. *Pseudocercospora griseola* causing angular leaf spot on *Phaseolus vulgaris* produces 1,8-dihydroxynaphthalene-melanin. *Mycopathologia* 168: 41-47. <https://doi.org/10.1007/s11046-009-9194-8>
- SARI, E., L. ISERI, M. KOÇAK & D. YILDIZ. 2015. Is it Subungual Melanoma? Fungal melanonychia due to *Phoma glomerata*. *Cukurova Medical Journal* 40: 162-165. <https://doi.org/10.17826/cutf.44511>
- SCHMALER-RIPCKE, J., V. SUGAREVA, P. GEBHARDT, R. WINKLER, O. KNIEMEYER, T. HEINEKAMP & A. A. BRAKHAG. 2009. Production of pyomelanin, a second type of melanin, via the tyrosine degradation pathway in *Aspergillus fumigatus*. *Appl. Environ. Microbiol.* 75: 493-503. <https://doi.org/10.1128/AEM.02077-08>
- SMITH, D. F. Q. & A. CASADEVALL. 2019. The role of melanin in fungal pathogenesis for animal hosts. In: RODRIGUES M. (ed.), *Fungal Physiology and Immunopathogenesis. Curr. Top. Microbiol. Immunol.* Vol. 422, pp. 1-30. Springer, Cham, Switzerland. https://doi.org/10.1007/82_2019_173
- STALEY, J. T., F. E. PALMER & J. B. ADAMS. 1982. Microcolonial fungi: Common inhabitants on desert rocks? *Science* 215: 1093-1095. <https://doi.org/10.1126/science.215.4536.1093>

- STERFLIGER, K. 2010. Fungi: Their role in deterioration of cultural heritage. *Fungal Biology Reviews* 24: 47-55. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2010.03.003>
- SUN, S., X. ZHANG, S. SUN, L. ZHANG, S. SHAN & H. ZHU. 2016. Production of natural melanin by *Auricularia auricula* and study on its molecular structure. *Food Chemistry* 190:801-807. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2015.06.042>
- SZCZEPANOWSKA, H. & A. R. CAVALIERE. 2012. Conserving our cultural heritage: The role of fungi in biodeterioration. In: JOHANNING E, MOREY P, AUGER P. (eds.), *Bioaerosols Fungi, Bacteria, Mycotoxins in Indoor and Outdoor Environments and Human Health*, pp. 293-309. Fungal Research Group, Albany
- TOLEDO, A. V, M. E. E. FRANCO, S. M. Y. LÓPEZ, M. I. TRONCOZO, M. C. N. SAPARRAT & P. A. BALATTI. 2017. Melanins in fungi: Types, localization and putative biological roles. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 99: 2-6. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2017.04.004>
- TUDOR, D., S. C. ROBINSON & P. A. COOPER. 2012. The influence of moisture content variation on fungal pigment formation in spalted wood. *AMB Express* 2:69. <https://doi.org/10.1186/2191-0855-2-69>
- TUDOR, D. 2013. Fungal pigment formation in wood substrate. Ph.D. Thesis, University of Toronto, Toronto, ON, Canada, 2013.
- WAINWRIGHT, M., T. A. ALI & F. BARAKAH. 1993. A review of the role of oligotrophic micro-organisms in biodeterioration. *Int. Biodet. Biodegradation* 31: 1-13. [https://doi.org/10.1016/0964-8305\(93\)90010-Y](https://doi.org/10.1016/0964-8305(93)90010-Y)
- WOUDENBERG, J. H. C., M. MEIJER, J. HOUBRAKEN, & R. A. SAMSON. 2017. *Scopulariopsis* and scopulariopsis-like species from indoor environments. *Studies in Mycology* 1-35. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2017.03.001>
- WALKER, C. A., B. L. GÓMEZ, H. M. MORA-MONTES, K. S. MACKENZIE, C. A. MUNRO, A. J. BROWN, N. A. GOW, C. C. KIBBLER & F. C. ODDS. 2010. Melanin externalization in *Candida albicans* depends on cell wall chitin structures. *Eukaryotic Cell* 9: 1329-1342. <https://doi.org/10.1128/EC.00051-10>
- ZHENG, W., B. S. CAMPBELL, B. M. MCDUGALL & R. J. SEVIOUR. 2008. Effects of melanin on the accumulation of exopolysaccharides by *Aureobasidium pullulans* grown on nitrate. *Bioresource Technology* 16: 7480-6. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2008.02.016>
- ZOTTI, M, A. FERRONI & P. CALVINI. 2008. Microfungal biodeterioration of historic paper: Preliminary FTIR and microbiological analyses. *Int. Biodet. Biodegradation.* 62: 186-194. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2008.01.005>



ANATOMÍA COMPARADA Y ANÁLISIS MORFOMÉTRICO EN ESPECIES DE *POLYSTICHUM* (DRYOPTERIDACEAE) DEL SUR DE SUDAMÉRICA

COMPARATIVE ANATOMY AND MORPHOMETRIC ANALYSES OF *POLYSTICHUM* (DRYOPTERIDACEAE) FROM SOUTHERN SOUTH AMERICA

Rita E. Morero^{1,2*} , Melisa A. Giorgis^{1,3}  y Gloria E. Barboza¹ 

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

2. Facultad de Ciencias Químicas, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.


3. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.

*rita.morero@unc.edu.ar

Citar este artículo

MORERO, R. E., M. A. GIORGIS & G. E. BARBOZA. 2022. Anatomía comparada y análisis morfométrico en especies de *Polystichum* (Dryopteridaceae) del sur de Sudamérica. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 185-208.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n2.36825>

Recibido: 1 Mar 2022
Aceptado: 26 May 2022
Publicado en línea: 30 Jun 2022
Editora: Ana María González 

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

SUMMARY

Background and aims: *Polystichum* is represented in Argentina and Chile by 11 species, which originated within the Austral South American and the Andean lineages. The taxonomy of *Polystichum* is controversial because of its widespread hybridization and complex patterns of reticulation. The aims of the present study are: 1) to define morpho-anatomical characters that contribute to the differentiation of both lineages, 2) to improve the species delimitation.

M&M: Morphological measurements and histological examinations under light microscope, were made of fronds and rhizomes of nine *Polystichum* species (seven belong to the Austral South American Clade and two to the Andean Clade). Furthermore, 13 quantitative characters of 77 Austral South American herbarium specimens were included in two multivariate statistical procedures.

Results: The main characters we found that separate the South American Austral clade from the Andean species studied are: indusia, spinules of ultimate segments and edge of rhizomes and petioles scales. In the South American Austral clade, we found shape and division of lamina, basal pinnae length, the number of pinnae pairs per lamina and the number of them with sori, and some anatomical features, such as glandular hairs of indusia, circumendodermal band and petiole meristemes number, are informative characters at the species level.

Conclusions: For the first time, our study recovered anatomical and morphometric features that consistently can be used to separate the nine *Polystichum* species inhabit southern South America.

KEY WORDS

Anatomy, epidermis, lamina, morphometric analyses, petiole, *Polystichum*, rhizome.

RESUMEN

Introducción y objetivos: *Polystichum* en Argentina y Chile, comprende 11 especies originadas de los linajes: Sudamericano Austral y Andino. La taxonomía del género es conflictiva debido a la frecuente hibridación, asociada a patrones de especiación reticulada. El presente estudio tiene como objetivos: definir caracteres morfo-anatómicos que contribuyan a la diferenciación de los linajes y a la delimitación de nueve de los taxones que comprenden.

M&M: Se realizaron mediciones exomorfológicas y análisis de la anatomía de frondes y rizomas de nueve especies de *Polystichum* (siete del clado Austral Sudamericano y dos del Andino), usando microscopía óptica. En las especies Australes Sudamericanas se estudiaron 13 caracteres cuantitativos empleando 77 especímenes de herbario, mediante análisis multivariados.

Resultados: Los caracteres morfológicos que separan el clado Sudamericano Austral de *Polystichum* de las especies Andinas analizadas, son: los indusios, las espínulas foliares y el margen de las escamas de rizomas y pecíolos. La forma y división de la lámina, el número de pares de pinnas y la cantidad de ellas con soros, la longitud de las pinnas basales y características anatómicas como: pelos glandulares del indusio, banda circumentodermal y número de meristelas del pecíolo, son rasgos informativos a nivel específico del clado Sudamericano Austral.

Conclusiones: Por primera vez, una combinación de atributos anatómicos, morfológicos y morfométricos han permitido separar de manera confiable los nueve *Polystichum* estudiados, demostrando su valor taxonómico.

PALABRAS CLAVE

Análisis morfométrico, anatomía, epidermis, lámina, pecíolo, *Polystichum*, rizoma.

INTRODUCCIÓN

Polystichum Roth (Dryopteridaceae), con ca. 500 especies (Zhang & Barrington, 2013; PPG I, 2016), es uno de los géneros más grandes de helechos. Se extiende preferentemente en regiones subtropicales, templadas y templado-frías de casi todo el planeta, siendo el sudeste de Asia (con ~70% de las especies) el área de mayor riqueza específica. Sin embargo, una importante diversidad del género también se encuentra en América Central y Sudamérica; en esta última, habitan alrededor de 40 especies, la mayoría en ambientes montanos de los Andes del Norte y Centrales (Kessler *et al.*, 2005; McHenry & Barrington, 2014; Condack, 2015).

En Argentina y Chile crecen 11 especies de *Polystichum* (Morero, 2016; Rodríguez *et al.*, 2018) que pertenecen, al menos, a dos linajes con diferencias en la morfología, número cromosómico y relaciones biogeográficas. Así, las especies que habitan el norte y centro de Argentina están incluidas en el linaje “Andino exindusiado”, grupo con entidades en su mayoría diploides, soros desnudos y ancestros en América tropical y neotropical (McHenry & Barrington, 2014). En tanto, las siete especies endémicas del sur de Argentina y Chile, constituyen el “Clado Sudamericano Austral”. Este grupo está filogenéticamente relacionado con los *Polystichum* de Australia y Nueva Zelanda, con quienes conforman el “Clado Austral”, caracterizado por la presencia de especies poliploides y soros cubiertos por un indusio (Morero *et al.*, 2019).

Polystichum cuenta con estudios sobre la morfología y anatomía de especies representativas de Asia (Chandra, 1977; Khullar & Gupta, 1979; Chandra & Nayar, 1982; Shah *et al.*, 2018), África (Roux 2000, 2001, 2004; Roux & Van Wyk, 2000) y Norteamérica (Wagner, 1979). Un set de unos pocos caracteres morfológicos sirvió de base para la circunscripción de secciones en Asia (Daigobo, 1972; Fraser-Jenkins, 1997; Zhang & Barrington, 2013) y África (Roux, 2000, 2001, 2004). La mayoría de las secciones propuestas para las especies de Japón, China y Sudáfrica han sido recuperadas posteriormente en trabajos moleculares-filogenéticos (Little & Barrington, 2003; Driscoll & Barrington, 2007; Lu *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2008; LePechón *et al.*, 2016). Sin embargo, la morfología de las especies sudamericanas ha sido

abordada parcialmente en el contexto de las floras de diferentes regiones y países (Tryon & Stolze, 1991; Kessler *et al.*, 2005; Smith *et al.*, 2005; Condack, 2015; Morero, 2016; Rodríguez *et al.*, 2018) y no se han encontrado trabajos anatómicos publicados hasta el momento.

Los miembros de *Polystichum* pueden ser reconocidos por sus rizomas usualmente erectos; frondes monomórficas, escamosas; láminas 1-4-pinnadas; pinnas y pínulas con la base estrecha y asimétrica, últimos segmentos con una aurícula acroscópica y espínulas en los márgenes de desarrollo variable o ausentes; nerviación libre; soros generalmente circulares, exindusiados o cubiertos por un indusio redondeado y peltado (Barrington, 1995, 2011).

En cuanto a los atributos anatómicos, los más estudiados en el género han sido de carácter cualitativo, por ejemplo: la organización del mesofilo de la hoja y la vascularización de los peciolo y rizomas, teniendo en cuenta el número, forma y configuración de las meristelas (Roux, 2004; Vasheka *et al.*, 2017). Además, los tipos de estomas y los aeróforos, comunes en Dryopteridaceae, pueden aportar información útil para distinguir taxones en *Polystichum* (Lin & DeVol, 1977, 1978; Shah *et al.*, 2018). En cuanto a los apéndices epidérmicos, el margen, forma y color de las escamas de las frondes y rizomas resultan de gran valor para distinguir las especies (Kessler *et al.*, 2005; Barrington, 2011). Finalmente, en relación a las estructuras reproductivas de valor diagnóstico se destacan la morfología e indumento de los indusios (Barrington, 1985; Soltis *et al.*, 1987) y algunos aspectos palinológicos como lo es la ornamentación del perisporio (Zhang & He, 2010, 2011; Han *et al.*, 2016). Entre los aspectos cuantitativos se estudiaron el tamaño de las esporas, los estomas y otras células epidérmicas, relacionándolos con el nivel de ploidía de las especies (Morero *et al.*, 2015; Vasheka *et al.*, 2017; Shah *et al.*, 2018, 2021).

La taxonomía tradicional basada solamente en la morfología y anatomía no permite resolver, en muchos casos, la delimitación de las especies de *Polystichum*, debido a la escasez de sinapomorfías fenotípicas y la convergencia de caracteres morfológicos (Kessler *et al.*, 2005; Barrington, 2011). Asimismo, la hibridación frecuente, la poliploidía (especialmente alopoliploidía) y la apomixis dificultan aún más la delimitación

taxonómica a nivel de especie (Barrington, 1985, 1990). Los *Polystichum* Sudamericanos Australes no escapan a esta problemática; este grupo de alopoliploides exhibe una amplia variación morfológica que dificulta la delimitación de los taxones (Morero *et al.*, 2021), tal es el caso de *P. chilense* var. *dusenii* (C.Chr.) R.Rodr., taxón que fuera reconocido por Rodríguez Ríos (1987, 1989) y posteriormente pasado a la sinonimia de *P. chilense* (H.Christ) Diels (Morero *et al.*, 2016). Estos autores argumentaron que los rasgos morfológicos propuestos para esta variedad caen dentro del rango de variación fenotípica de las poblaciones de la especie. En este aspecto, el análisis de datos morfométricos continuos empleando técnicas multivariadas de ordenación puede contribuir a esclarecer la delimitación taxonómica de especies, variedades e híbridos en el género (Barrington, 1985, 2003; Mayer & Mesler, 1993). En este contexto, los objetivos de este trabajo fueron: (1) definir caracteres morfo-anatómicos que aporten una evidencia consistente para la delimitación de las siete especies de *Polystichum* del clado Sudamericano Austral y dos del clado Andino [*P. montevidense* (Spreng.) Rosenst. y *P. pycnolepis* (Kunze ex Klotzsch) Hieron.] y (2) proporcionar una revisión de los límites interespecíficos de las especies de *Polystichum* del clado Sudamericano Austral basada en métodos de ordenación multivariados de datos morfométricos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para la localización, reconocimiento a campo y recolección del material de estudio, se efectuaron dos viajes al sur argentino (Provincias de Neuquén y Río Negro) y dos viajes a Chile, (Provincia de Osorno, X Región de Los Lagos y en la Isla Robinson Crusoe, Archipiélago Juan Fernández). Los esporofitos fueron recolectados de poblaciones naturales y cultivados en el invernáculo de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba (Argentina). Para analizar las variaciones en los caracteres morfométricos se seleccionaron 7-13 especímenes de herbario representativos de cada taxón de los *Polystichum* Sudamericanos Australes, recolectados a lo largo de la distribución geográfica (se detallan en el Anexo 1). Para el análisis de los microcaracteres

se emplearon dos frondes maduras y el rizoma, se enlistan a continuación los especímenes estudiados:

Polystichum andinum Phil. ARGENTINA. Prov. de Chubut. *Dpto. Cushamen*, Lago Puelo, nacientes del arroyo Aguja Sur, 42°10'44.25" S, 71°42'30.66" W, 1106 msnm, 30-V-2013, Morero 380 (CORD). Prov. Río Negro. *Dpto. Bariloche*, Parque Nacional Nahuel Huapi, pasando 200 m el refugio del Cerro Otto, camino hacia "La Olla", 40°24'44.55" S, 71°38'30.68" W, 1496 msnm, 24-I-2010, Morero 291 (CORD).

Polystichum chilense (H.Christ) Diels, ARGENTINA. Prov. Neuquén. *Dpto. Los Lagos*, Parque Nacional Nahuel Huapi, Cascada Santa Ana, 40°41'00" S, 71°56'00" W, 1155 msnm, 27-I-2010, Morero 308 (CORD).

Polystichum montevidense (Spreng.) Rosenst. ARGENTINA. Prov. Córdoba. *Dpto. Punilla*, Los Gigantes, Sierras Grandes, 31°23'99" S, 64°47'99" W, 1858 msnm, 27-III-2011, Morero 339 (CORD). Prov. Tucumán. *Dpto. Chichigasta*, Cuesta del Clavillo, 27°16'32" S, 65°58'27.97" W, 1938 msnm, 07-VII-2011, Morero 349 (CORD).

Polystichum mohrioides (d'Urv.) C.Presl, ARGENTINA. Islas Malvinas. Isla Soledad. Lewis & Block 1596 (VT).

Polystichum multifidum (Mett.) T.Moore. ARGENTINA. Prov. Chubut. *Dpto. Cushamen*, El Hoyo, Paraje El Pedregoso, Cascada Escondida, 42°08'44" S, 71°25'23" W, 320 msnm, 16-VII-2012, Morero & Vidoz 370 (CORD). Prov. Neuquén. *Dpto. Los Lagos*, Parque Nacional Nahuel Huapi, Cascada Santa Ana, 40°41'00" S, 71°56'00" W, 1155 msnm, 27-I-2010, Morero 306 (CORD).

Polystichum platyphyllum (Willd.) C.Presl. ARGENTINA. Prov. Tucumán. *Dpto. Chichigasta*, Cuesta del Clavillo, 27°16'32" S, 65°58'27.97" W, 1938 msnm, 07-VI-2011, Morero 352 (CORD).

Polystichum plicatum (Poepp. ex Kunze) Hicken ex Hosseus. ARGENTINA. Prov. Neuquén. *Dpto. Bariloche*, Parque Nacional Nahuel Huapi, Cerro López, sobre margen del camino de acceso vehicular, 41°05'38,55" S, 71°32'56,23" W, 1213 msnm, 24-I-2010, Morero 293 (CORD). *Dpto. Los Lagos*, Villa La Angostura, Cerro Bayo, en las márgenes del arroyo, 40°44'58,22" S, 71°36'17,03" W, 1454 msnm, 28-I-2014, Morero 387 (CORD).

Polystichum pycnolepis (Kunze ex Klotzsch) Hieron. ARGENTINA. Prov. Córdoba. Dpto. Punilla, Los Gigantes, camino al refugio del Club Andino Córdoba, 31°23'48.69" S, 64°45'17.59" W, 1736 msnm, 4-II-2015, Morero & C-X Li 427 (CORD).

Polystichum tetragonum Fée. CHILE, Archipiélago de Juan Fernández, Isla Robinson Crusoe, en sendero a El Mirador, 33°38'17" S, 78°50'45" W, 247 msnm, 01/XII/2010, Morero 323 (CORD).

Caracteres anatómicos

Preparaciones histológicas permanentes: se realizaron cortes transversales del rizoma, pecíolo (porción basal y apical) y de las pinnas medias o de sus últimas divisiones. En material previamente fijado en FAA (formol, alcohol etílico 95%, ácido acético glacial y agua) se aplicaron las técnicas clásicas de deshidratación, inclusión en Histoplast, cortes microtómicos de 10 a 14 µm, doble coloración con azul de astra-fucsina básica y posterior montaje con bálsamo de Canadá (D'Ambrogio de Argüeso, 1986; Krauss *et al.*, 1998). Las fotomicrografías se realizaron con microscopio óptico Zeiss Axiophot y cámara Leica digital DFC300FX.

Preparados semipermanentes: se efectuaron cortes a manoalzada de frondes (lámina y pecíolo) y rizomas en material fresco. Algunos de los cortes se montaron y observaron directamente sin tinción previa; el resto de los cortes fueron examinados después de proceder a su clarificación con hipoclorito de sodio al 30% y coloración con safranina y azul de astra. Para evidenciar paredes celulares y contenidos, se efectuaron pruebas histoquímicas mediante la técnica de coloración directa, utilizando los siguientes reactivos: sudán III y IV (lípidos), lugol (almidón), cloruro férrico (compuestos fenólicos) y fluoroglucina clorhídrica (lignina). A posteriori se realizó el montaje en glicerina acuosa al 50% (Sandoval Zapotitla, 2005; Zarlavsky, 2014).

Extendidos de epidermis: para observar las células epidérmicas propiamente dichas, apéndices epidérmicos (pelos y escamas), células anexas y estomas, se obtuvieron las epidermis de rizomas y frondes (pecíolo, raquis y pinnas o pínulas) por desprendimiento del material vivo o en FAA. Posteriormente se clarificaron con hipoclorito de sodio al 30% o hidróxido de sodio al 3%, durante aproximadamente 5 minutos, luego se colorearon con safranina y azul de astra, montándose en glicerina al 50%.

Análisis del tipo de estomas y células epidérmicas: la terminología utilizada se basó en la literatura revisada para helechos (Ogura, 1972; Van Cotthem, 1970a, b, 1973; Lin & DeVol, 1977, 1978; Lellingner, 2002). Para la tipología de los estomas, se utilizó la clasificación de Van Cotthem (1970a, b, 1973). A los fines de comparar el tamaño de los estomas y las células epidérmicas propiamente dichas de la lámina, entre los diferentes taxones, se hicieron 15 mediciones del largo de las células en vista paradermal, por carácter señalado, por individuo, con la ayuda del programa *ImageJ* (Schneider *et al.*, 2012). Únicamente se sintetizan los valores cuantitativos a través de la media, debido a que el número de muestras fue escaso y no permitió realizar ningún análisis estadístico. Las fotomicrografías se tomaron con un microscopio Axiophot Zeiss.

Análisis de caracteres morfométricos

Selección de caracteres: Se usaron plantas secas, porque los estados de los caracteres pueden presentar cambios significativos cuando están frescos. Las mediciones se realizaron sobre la fronde fértil más grande de cada individuo. Se analizaron un total de 77 individuos y se computaron o midieron 13 caracteres cuantitativos (10 continuos y 3 discretos), que se detallan en la Tabla 1, Anexo 1.

Análisis estadísticos: A fin de seleccionar las variables morfo-anatómicas más informativas, se realizó un análisis de correlación entre ellas. De las variables que tuvieron una correlación mayor al 0.7, se seleccionaron aquellas que fueran biológicamente más informativas y fáciles de observar (Tabla 1, Anexo 1). Con las primeras variables seleccionadas se realizó un análisis de Componentes Principales (ACP) a fin de conocer el ordenamiento espacial de los individuos analizados para cada uno de los taxones estudiados. Se siguió el criterio taxonómico de Rodríguez *et al.* (2018) para determinar los especímenes como *P. chilense* var. *chilense* y *P. chilense* var. *dusenii*. Posteriormente, para identificar las variables morfo-anatómicas que permiten diferenciar mejor los grupos taxonómicos se efectuó un análisis discriminante canónico para variables métricas (ADL). Finalmente, se realizó una tabla de clasificación cruzada entre la clasificación previa y la clasificación resultante del análisis discriminante. Tanto el ACP como el ADL se implementaron con el Software Infostat Versión profesional (Di Rienzo *et al.*, 2011).

Tabla 1. Caracteres morfológicos cuantitativos empleados en los análisis multivariados de *Polystichum* Sudamericanos Australes. En negrita, los caracteres seleccionados a partir del análisis de correlación.

Variables	
1	Ancho de la escama base peciolo mm
2	Ancho de la lámina sector basal mm
3	Ancho de la lámina sector medio mm
4	Ancho pinna media mm
5	Distancia entre pinnas mm (lámina sector medio)
6	Longitud de la escama base del peciolo mm
7	Longitud fronde cm
8	Longitud de la lámina cm
9	Longitud de la pinna basal mm
10	Longitud de la pinna media mm
11	N° pares pinnas
12	N° pares de pinnas soríferas
13	N° pares de pínulas

RESULTADOS

Caracterización morfo-anatómica

Las frondes: Cada rizoma reúne entre 5-25 frondes. Las hojas se disponen desde erectas a curvadas (Fig. 1A-F). *Polystichum mohrioides* y *P. andinum* presentan frondes que tienden a estar rígidamente erguidas (Fig. 1A, D), con las pinnas más apretadas y ascendentes, mientras que las frondes de las especies restantes, son más curvadas y laxas, con las pinnas más separadas y horizontales (Fig. 1C, F). Según el hábitat que colonice, *P. plicatum* exhibe ambas formas de disposición de las frondes (Fig. 1B).

Polystichum montevidense, *P. plicatum*, *P. pycnolepis* y *P. subintegerrimum* presentan frondes 2-pinnadas y de tamaño frecuentemente mediano (30-75 cm long.). *P. andinum* y *P. mohrioides* tienen las frondes más pequeñas (5-25 cm) y con menores divisiones (1-pinnadas a 1-pinnada-pinnatífidas) y, en contraposición, *P. chilense*, *P. multifidum* y *P. tetragonum* presentan frondes más largas (30-120

cm) y láminas más divididas (hasta 4-pinnadas) (Fig. 1A-I, Tabla 2). La textura de la lámina varía desde algo carnosa en *P. andinum* y *P. mohrioides* hasta membranácea en *P. multifidum*; en el resto de las especies es cartácea o papirácea. Las pinnas o pínulas tienen siempre la base estrecha y asimétrica, siendo el lado acrocópico más desarrollado que el basicópico (Fig. 1E, G, J). Los márgenes pueden estar provistos de espínulas, que están notablemente más desarrolladas en las especies Andinas (*P. montevidense* y *P. pycnolepis*), en tanto, están ausentes en las especies Sudamericanas Australes o las presentan débiles en el extremo de cada segmento (Fig. 1I-K, Tabla 2). En *P. andinum*, *P. mohrioides* y *P. plicatum*, la lámina es estrecha (relación ancho/largo: 1/6-1/8), con el extremo corto y acuminado, las pinnas basales se disponen perpendiculares al raquis, no superando los 3 cm long. (Fig. 1A, B, D), mientras que en las especies Sudamericanas Australes restantes (*P. chilense*, *P. multifidum*, *P. subintegerrimum* y *P. tetragonum*) y en las Andinas, la lámina es más ancha (relación ancho/largo: 1/2 -1/5), la porción apical es larga y pinnatífida, las pinnas basales son divergentes y descendentes y sobrepasan los 5 cm de largo en las frondes maduras (Fig. 1C, F, Tabla 2). *Polystichum chilense* es la única especie que ocasionalmente desarrolla bulbillos (yemas capaces de desarrollar nuevos individuos), que se ubican a lo largo del raquis primario, en la base de cada pinna (Fig. 1H).

El patrón de nerviación en todos los taxones estudiados es abierto, a partir del nervio medio se originan nervios secundarios 1-2-furcados. Los soros siempre se ubican asociados a las venillas. Pueden localizarse preferentemente a lo largo de las mismas, como en *Polystichum multifidum* y *P. subintegerrimum*, o bien en el extremo ("soros terminales"), como ocurre en *P. chilense*. Las especies restantes presentan una combinación de ambas topologías del receptáculo soral. Sólo entre las especies Sudamericanas Australes, con excepción de *P. tetragonum*, las pinnas soríferas están restringidas a un sector, que puede ser, la mitad o el cuarto superior de la lámina (*P. andinum*, *P. mohrioides* y *P. plicatum*), o bien, hasta la 3/4 parte de la misma (*P. chilense* y *P. multifidum*). En *P. tetragonum*, generalmente, todas las pinnas son soríferas al igual que en las especies Andinas estudiadas (Tabla 2). Los soros se encuentran protegidos por un indusio en las especies Sudamericanas Australes, que está ausente en las especies Andinas. Los indusios difieren en el margen (inciso, lacerado, lobulado, ondulado) y en



Fig. 1. Hábito y morfología de las frondes. A: *Polystichum mohrioides*. B: *P. plicatum*. C: *P. tetragonum*. D: *P. andinum*. E: *P. subintegerrimum*. F, K: *P. montevidense*. G, H, J: *P. chilense*. I: *P. multifidum*. A-F: plantas en su hábitat. G: sector del haz de la lámina 2-3-pinnada. H: bulbillos en el raquis primario. I: sector adaxial de la lámina 3-4-pinnada. J: cara abaxial con soros indusiados. K: lámina, sector abaxial con soros exindusiados. Escalas= A-F: 10 cm; G-K: 1 cm.

Tabla 2. Caracteres morfológicos y anatómicos de los rizomas y frondes de los *Polystichum* Sudamericanos Australes y Andinos basados en las especies estudiadas. (*) Especies Andinas.

	<i>P. andinum</i>	<i>P. chilense</i>	<i>P. mohrioides</i>	<i>P. montevidense</i>	<i>P. multifidum</i>	<i>P. plicatum</i>	<i>P. pycnolepis</i>	<i>P. subintegerrimum</i>	<i>P. tetragonum</i>
Diámetro (cm)	0,2-0,5	1-4,3	0,3-0,4	1-3,3	1,4-3,2	1,5-4,5	1-3,5	1-2	1,4-3,2
Tipos según su morfología	decumbente	erecto	erecto	erecto	erecto	erecto	erecto	erecto	erecto
Morfología de las escamas	anchamente elípticas	lanceoladas, estrechas	lineares	lanceoladas, estrechas	lanceoladas, estrechas	lineares	lanceoladas, estrechas, crispadas	lanceoladas, estrechas	lanceoladas
Rizoma									
Margen de las escamas	entero	entero	entero	ciliado	entero o paucidentado	entero o paucidentado	ciliado	paucidentado	entero
Coloración de las escamas	concoloras, castaño anaranjado claro	concoloras, castaño rojizas	concoloras, castaño claras anaranjadas	concoloras, castaño-anaranjadas	concoloras, castañas	concoloras, castañas oscuras a negruzco	concoloras, anaranjado rojizas	concoloras, castaño oscura	bicoloras, atropurpúreas en el centro, borde castaño claro
Relación long. del pecíolo/long. de la fronde	1/2-1/3	1/4-1/5	1/2-1/3	1/3	1/3	1/4	1/3	1/2-1/3	1/2-1/3
Morfología de las escamas	ovado lanceoladas	anchamente lanceoladas	lanceoladas, las jóvenes con pelos glandulares	lanceoladas	anchamente lanceoladas	ovado lanceoladas	anchamente lanceoladas	lanceoladas	lanceoladas
Margen de las escamas	entero o paucidentado	paucidentado	paucidentado	ciliado	enteras o paucidentado	enteras o paucidentado	ciliado	dentado en la base	dentado
Coloración de las escamas	concoloras, castaño anaranjado. Algunas bicoloras con el centro oscurecido	bicoloras, centro negro bordes anaranjado pálido	concoloras, anaranjado-ocráceas y bicoloras, con el centro oscurecido	concoloras, castaño oscuro y bicoloras, centro oscuro y bordes anaranjado pálido.	bicoloras, centro negro bordes anaranjado pálido	concoloras, castaño anaranjadas y bicoloras, centro negro y bordes anaranjado pálido	concoloras, cobrizas a castaño rojizo oscuro y bicoloras, con el centro oscurecido	concoloras, amarillentas y bicoloras, atropurpúreo y bordes castaño claro	bicoloras, centro atropurpúreo y bordes castaño claro
Banda circundodermal	presente	ausente	presente	presente	ausente	presente	presente	presente	presente
Número de meristelas en la base	2(3)	6-8	3	6	6-8	4-5	6	4-5	6-8
Forma del xilema en las meristelas	Xilema deltoide	kitasato en las dos meristelas dorsales y el resto en forma elíptica	kitasato en las dos meristelas dorsales y en forma elíptica en la ventral	kitasato en las dos meristelas dorsales y el resto en forma elíptica	kitasato en las dos meristelas dorsales y el resto en forma elíptica	kitasato en las dos meristelas dorsales y el resto en forma elíptica	kitasato en las dos meristelas dorsales y el resto en forma elíptica	forma de kitasato en las dos meristelas dorsales y el resto en forma elíptica	forma de kitasato en las dos meristelas dorsales y el resto en forma elíptica

la presencia de pelos glandulares, como los de *P. andinum*, *P. mohrioides* y *P. tetragonum* (Fig. 2A, Tabla 2).

En todas las especies, el indumento de la lámina comprende pelos y microescamas, y en los raquis y pecíolos, pelos y escamas (Fig. 2B, C, Tabla 2). Salvo en *Polystichum andinum*, *P. plicatum* y *P. subintegerrimum*, fueron observados pelos glandulares sobre las escamas y microescamas de diferentes órganos (Fig. 2D).

La organización de los tejidos de la lámina es similar en todas las especies. Las células epidérmicas del hipofilo (en vista superficial) son 3-4 veces más largas que anchas, con paredes radiales sinuosas; salvo los márgenes foliares, donde las células son isodiamétricas y menos sinuosas. El epifilo presenta células alargadas (con relación largo/ancha 5-7:1), las paredes radiales tienen sinuosidades irregulares; en contraste, las células de los márgenes foliares y las ubicadas a lo largo de los nervios son alargadas y de paredes rectas o levemente curvadas y carecen de estomas. La lámina es hipostomática y la distribución de los estomas es homogénea en todo el hipofilo; los estomas son del tipo anomocítico, polocítico y estaurocítico, predominando los dos últimos tipos (Fig. 2E, G-I, Tabla 2).

Todas las especies exhiben, en corte transversal, la epidermis (superior e inferior) unistrata, cubierta exteriormente por una cutícula lisa y delgada, las células epidérmicas son rectangulares o más o menos isodiamétricas, de paredes delgadas y se observan los estomas al mismo nivel que el resto de las células epidérmicas, en todas las especies (Fig. 2E, F). En las láminas coriáceas de *Polystichum plicatum*, *P. pycnolepis*, *P. subintegerrimum* y *P. tetragonum* ambas epidermis presentan células con paredes más gruesas y lignificadas. Tanto en la epidermis superior como en la inferior, se observaron pelos glandulares unicelulares y más raramente bicelulares.

En corte transversal, el hacesillo vascular principal y los secundarios, se sitúan equidistantes entre la epidermis adaxial y la abaxial. En los hacesillos vasculares, el xilema está compuesto por traqueidas helicoidales y escalariformes. Los hacesillos son concéntricos y están rodeados por una endodermis y una vaina parenquimática. La última, está constituida por 1-2 capas de tejido parenquimático en los nervios secundarios o, varias capas más, a nivel de la costa, donde generalmente se extienden de la epidermis abaxial a la adaxial, pudiendo ser reemplazadas a este nivel por grupos

de fibras esclerenquimáticas (Fig. 2F, J). El mesofilo es heterogéneo, mostrando diferenciación entre el parénquima en empalizada y el parénquima esponjoso con células braciiformes; el primero consta de 1-4 capas de células cuadrangulares a rectangulares, relativamente ordenadas y con escasos espacios intercelulares entre ellas; hacia la cara abaxial, el parénquima esponjoso se caracteriza por células redondeadas con proyecciones que delimitan lagunas (Fig. 2K); sólo en *Polystichum tetragonum* el mesófilo es homogéneo, si bien las células clorenquimáticas disminuyen levemente en tamaño desde la cara adaxial hacia la cara abaxial, presentan formas regulares (cuadrangulares a redondeadas) y escasos espacios intercelulares en todo el mesofilo.

El pecíolo es cilíndrico, surcado dorsalmente, verde a verde amarronado, con la base más oscura y escamosa. El diámetro y la longitud de los pecíolos varían notablemente entre las especies, siendo los menores de 1-2 mm de diám. y 2-5 cm de long. (*Polystichum andinum*), en tanto, los mayores pueden alcanzar ca. 20 mm de diám. y 70 cm de long. (en *P. chilense* y *P. multifidum*). En relación a la long. de la fronde, los pecíolos proporcionalmente más largos (1/2 long. de la fronde) se presentan en *P. andinum*, *P. mohrioides*, *P. subintegerrimum* y *P. tetragonum*, en tanto, los más cortos (ca. 1/5 de la long. de la fronde) se observan en *P. chilense* y *P. plicatum* (Tabla 2).

En vista superficial del pecíolo las células epidérmicas son alargadas y los estomas siempre están restringidos a dos aeróforos laterales. En cada aeróforo, los estomas funcionales se disponen en varias (2-5) series paralelas flanqueando el pecíolo (Fig. 3A, B); en algunas especies (p. ej. *P. plicatum*), las células oclusivas del estoma se deforman y el poro colapsa, especialmente en los pecíolos de hojas maduras (Fig. 3B).

En transcorte del pecíolo, se observó una cutícula delgada y lisa y, subyacente, la epidermis uniestratificada formada por células isodiamétricas, con paredes igualmente engrosadas y lignificadas. La corteza se inicia en un tejido hipodérmico mecánico que constituye el estereoma (Fig. 3C). El estereoma consiste en fibras esclerenquimáticas de paredes engrosadas y lignificadas, organizadas en varias capas, de 5-6 en la base de los pecíolos más delgados (*Polystichum andinum* y *P. mohrioides*) y alrededor de 15 (hasta 18), en la base de los pecíolos

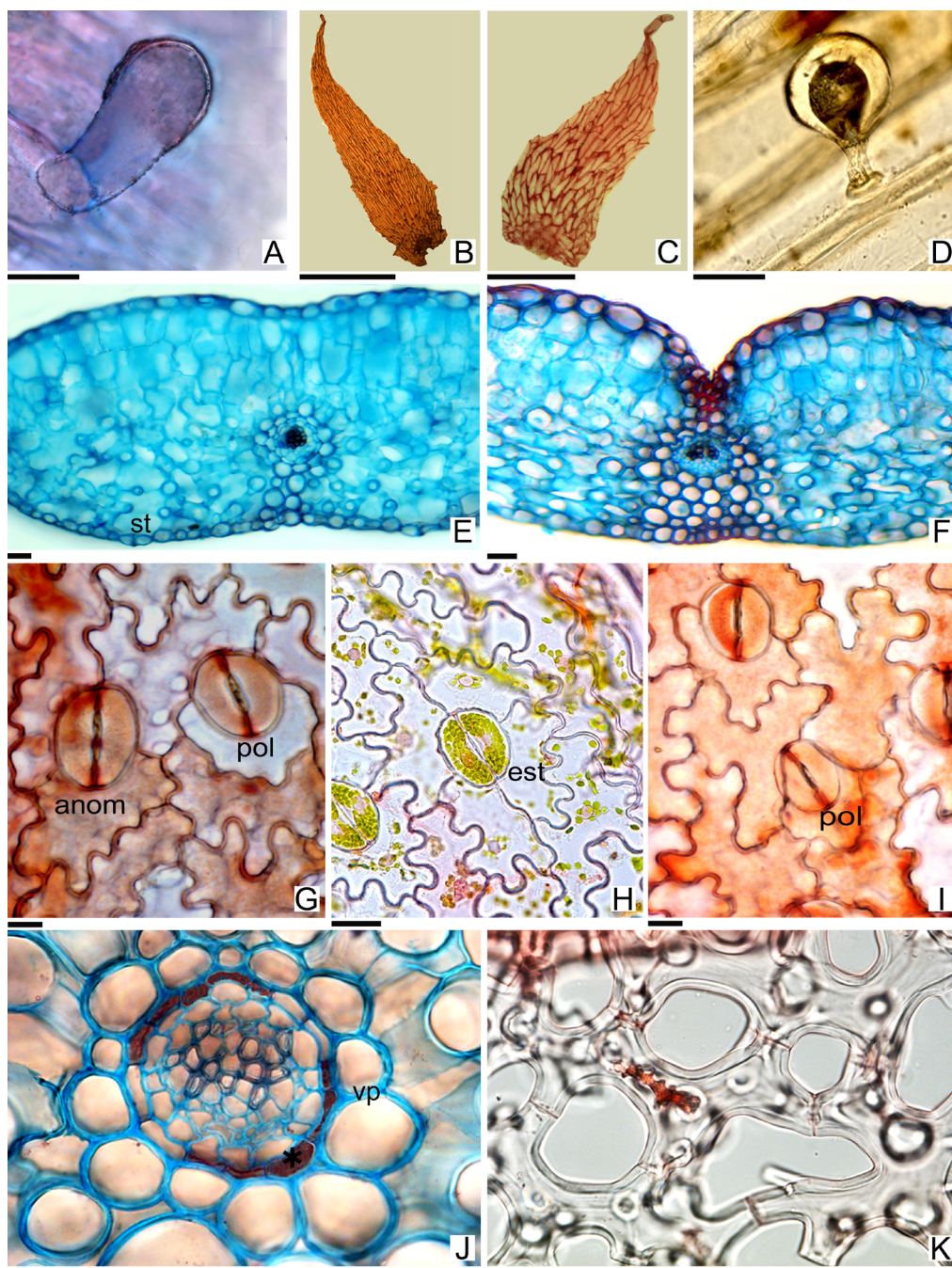


Fig. 2. Lámina de las frondes. A: *Polystichum mohrioides*. B, C: *P. andinum*. D: *P. montevidense*. E: *P. multifidum*. F, J: *P. subintegerrimum*. G: *P. plicatum*. H: *P. montevidense*. I, K: *P. chilense*. A: pelo glandular unicelular del peciolo. B: escama del raquis. C: microescama del hipofilo. D: pelo glandular bicelular en la superficie de la escama rizomática. E: corte transversal de una pinnula. F: corte transversal de una pinnula a nivel del hacesillo medio. G: estoma anomocítico y estoma polocítico. H: estoma estaurocítico. I: estoma polocítico. J: detalle del hacesillo vascular medio del corte mostrado en F. K: detalle de células parenquimáticas. Abreviaturas= anom: estoma anomocítico; *: endodermis; est: estoma estaurocítico; pol: estoma polocítico; st: estoma; vp: vaina parenquimática. Escalas= A, D, G-K: 50 µm; E, F: 100 µm; B, C: 1

Tabla 3. Autovectores (e_1 y e_2) resultantes del análisis de componentes principales, mostrando los coeficientes con que cada variable original fue ponderada para conformar el componente principal 1 y el componente principal 2. Análisis generado con 6 variables morfométricas computadas en 77 especímenes de *Polystichum* Sudamericanos Australes. Las variables se disponen en orden decreciente de acuerdo a los valores del coeficiente e_1 .

Variables	Autovectores	
	e_1	e_2
Longitud de la fronde	0.47	-0.10
Longitud de las pinnas basales	0.45	0.04
Ancho de la escama del pecíolo	0.44	-0.32
Longitud de la escama del pecíolo	0.43	-0.40
N° de pares de pinnas	0.33	0.35
N° de pares de pinnas soríferas	0.30	0.78

de mayor grosor, donde las paredes celulares suelen pigmentarse de castaño oscuro por la presencia de compuestos fenólicos (*P. montevidense*, *P. multifidum* y *P. tetragonum*, Tabla 2). A nivel de los aeróforos, el estereoma siempre se interrumpe y es reemplazado por parénquima con espacios intercelulares amplios, facilitando así el intercambio gaseoso con el medio (Fig. 3D). En contacto con las capas internas del estereoma, se encuentra tejido parenquimático (Fig. 3C, D). Los cloroplastos están presentes por lo menos en las capas más superficiales, pero pueden hallarse más internamente llegando hasta la médula (p. ej. *P. multifidum*).

El parénquima medular siempre está presente y consta de células isodiamétricas, con paredes delgadas y abundantes granos de almidón. El tipo de estela del pecíolo es una dictiostela (Fig. 3E, F), denominado "Aspidium", propuesto por Ogura (1972) para *Polystichum* y otros géneros afines. En este modelo, las dos meristelas más grandes se localizan en la posición dorsal, a ambos lados del surco medio del pecíolo y, hacia la cara abaxial, las meristelas menores se disponen en forma de "U" abierta (Fig. 3F). Cada meristela se compone

del hacecillo vascular y el periciclo (Fig. 3G, H). El hacecillo es anfihoico, de manera que el xilema está completamente rodeado de floema. A su vez, el floema y el xilema son exarcos, pues la diferenciación de estos tejidos es centrípeta y procede hacia el interior de la meristela, localizándose el protoxilema, principalmente, en el extremo delgado y el metaxilema en la base de la región ensanchada; en el caso del floema, el metafloema se halla en contacto con el xilema. El periciclo, está constituido por 1-3 estratos de células parenquimáticas de paredes delgadas y de mayor tamaño que las células endodérmicas y floemáticas que lo rodean (Fig. 3H, K). Por fuera de cada meristela se encuentra la endodermis, formada por uno o dos estratos de células especializadas. Las células endodérmicas, son más pequeñas que las circundantes y muestran una forma rectangular, tangencialmente alargada, con las paredes de grosor uniforme (Fig. 3H, I, K). En ellas, la banda de Caspary no sólo está restringida a las paredes radiales, sino que la suberización también se extiende a las tangenciales (interna y externa). La tinción con Sudán IV fue positiva para suberina en la banda de Caspary (Fig. 3I). El número de meristelas (generalmente 2-8) y la forma del xilema en corte transversal, presentan variantes según la especie (Tabla 2). Así, en la base del pecíolo, *P. andinum* y *P. mohrioides* exhiben el menor número de meristelas, dos y tres, respectivamente (Fig. 3E). En el primero, el xilema de cada hacecillo tiene forma deltoide (Fig. 3E), en tanto en el segundo, las dos meristelas dorsales tienen el xilema en forma de kitasato y es elíptico, en la meristela más pequeña opuesta a las anteriores. En el resto de las especies se distinguieron de 4-8 meristelas siendo la forma del xilema en las meristelas dorsales y ventrales similar al patrón de *P. mohrioides* (Fig. 3F). El número de meristelas varía a lo largo del pecíolo y ejes foliares debido a la fusión entre sí de las meristelas menores, quedando en algunos casos, sólo una o las dos meristelas mayores, en el extremo de los raquis de mayor orden.

Asimismo, las especies estudiadas presentan banda circumendodermal (analizada en este trabajo a nivel de la base del pecíolo), excepto en *Polystichum chilense* y *P. multifidum* donde está ausente. Esta estructura está representada por 1-3 capas de células parenquimáticas con paredes engrosadas que rodean exteriormente la endodermis (Fig. 3J-M). Los engrosamientos se ubican en las paredes radiales y tangencial interna, adoptando la forma

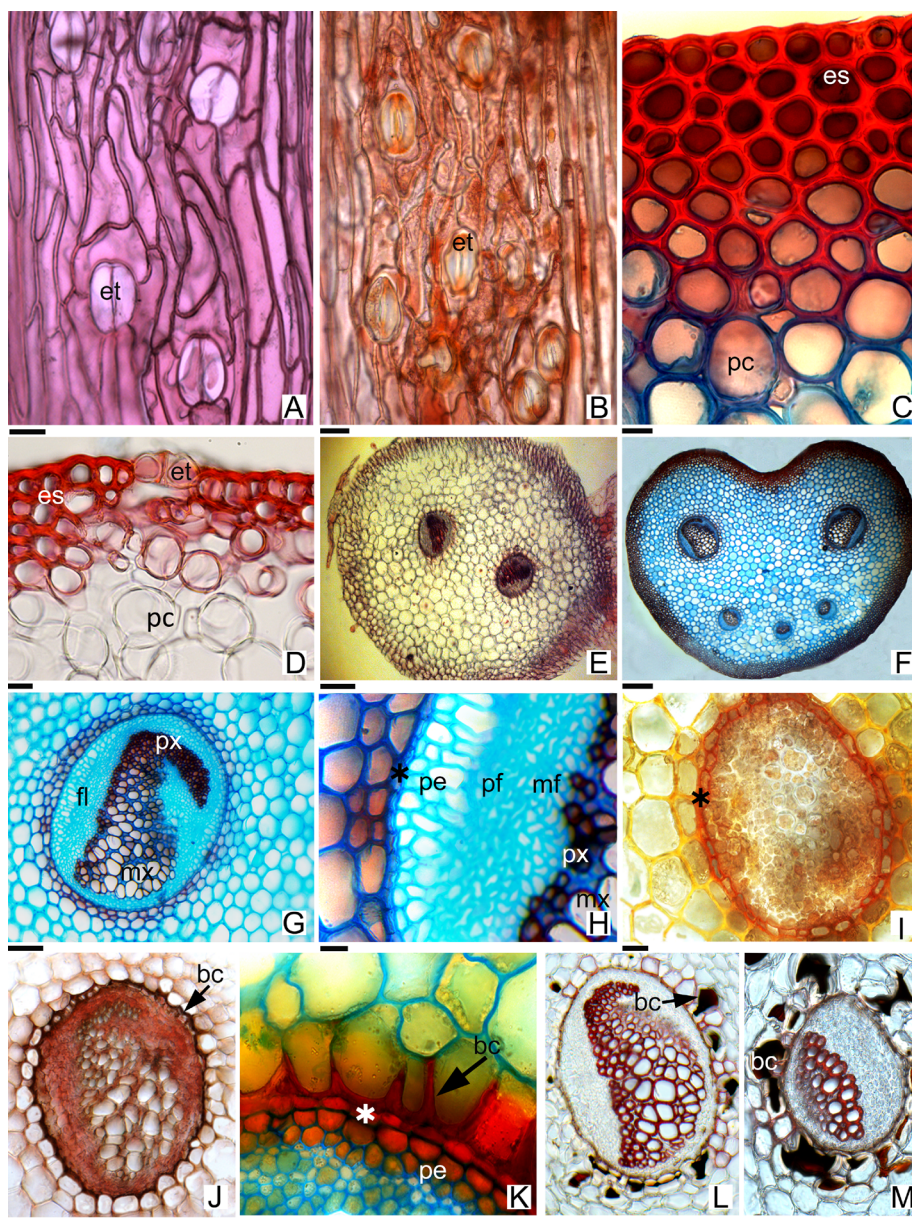


Fig. 3. Pecíolo y raquis. A, D: *Polystichum subintegerrimum*. B, F: *P. plicatum*. C: *P. chilense*. E, I: *P. andinum*. G, H: *Polystichum multifidum*. J: *P. mohrioides*. K: *Polystichum montevidense*. L, M: *P. tetragonum*. A: aeróforo en vista superficial del raquis. B: aeróforo en vista superficial del pecíolo, con estomas no funcionales. C: corte transversal del pecíolo (sector apical). D: estoma en transcorte de pecíolo (véase el estereoma interrumpido y reemplazado por parénquima). E: estela del pecíolo con dos meristelas. F: dictiostela del pecíolo. G: meristela con el cordón xilemático en forma de kitasato. H: sector de la meristela mostrada en G. I: meristela, tinción Sudan IV. J: banda circumendodermal continua (tinción cloruro férrico). K: detalle de la banda circumendodermal continua con engrosamientos en U. L: Meristela mayor con banda circumendodermal discontinua. M: Meristela menor. Abreviaturas= bc: banda circumendodermal; *: endodermis; es: estereoma; et: estoma; fl: floema; mf: metafloema; mx: metaxilema; pc: parénquima cortical; pe: periciclo; pf: protofloema; px: protoxilema. Escalas= A-D, H, I, K: 50 µm; E, F: 500 µm; G, J, L, M: 250 µm.

de “U” en transcurso, y se hallan pigmentados de color castaño a negrozco, siendo positiva en las pruebas histoquímicas para los compuestos fenólicos (Fig. 3J, K). Los engrosamientos pueden llegar a ocupar el lumen completo de las células, como es el caso de *P. tetragonum*, único taxón con banda circumendodermal discontinua y desigual (Fig. 3L, M). En *P. chilense* y *P. multifidum* se detectaron engrosamientos en las células que rodean la endodermis, pero no contienen compuestos fenólicos, sustancias características de la banda circumendodermal (Fig. 3G, H).

En cuanto a los apéndices epidérmicos se observaron, en todas las especies, pelos y escamas. Los pelos son notablemente uniformes, del tipo glandular 1-celular con el extremo globoso (pelos glandulares clavados) y también pelos 2-celulares (cabezuela 1-celular, pie 1-celular), estos últimos se encontraron mayoritariamente en *Polystichum andinum*. Las escamas varían en coloración, margen, forma y tamaño en las distintas especies (Tabla 2). En relación a la forma, las escamas de la base de los peciolo son, generalmente, ovadas o anchamente lanceoladas, con los márgenes enteros o con algunos dientes o cilios basales en las especies Australes Sudamericanas y con numerosos dientes o cilios largos, en las especies Andinas analizadas. Todas las especies presentan una combinación de escamas bicoloras y concoloras (Tabla 2).

La coloración y el aspecto de los raquis en las especies analizadas no difieren de la porción apical del peciolo en donde se originan, siendo generalmente verdes, surcados dorsalmente

y disminuyendo en diámetro a medida que se ramifican en los raquis de mayor orden; los aeróforos se prolongan desde el peciolo y se extienden en los laterales de los raquis, pueden verse a simple vista, más oscuros o más claros que el tejido circundante. El número de meristelas disminuye progresivamente a lo largo de estos ejes foliares, pudiendo quedar sólo una de las dorsales más grandes, en los raquis de mayor orden.

El rizoma: en *P. andinum* es decumbente, en las especies restantes es erecto (Fig. 4A, Tabla 2). *P. andinum* y *P. mohrioides* exhiben los rizomas más delgados (0,2-0,5 cm de diámetro), en el resto de las especies el diámetro oscila entre 1- 4,5 cm (Tabla 2). En *P. chilense*, *P. multifidum* y *P. tetragonum*, los individuos más viejos forman como un pequeño tronco con las bases de los peciolo persistentes, llegando el conjunto a medir hasta 35 cm de altura y 10-15 cm de diámetro. La organización anatómica del rizoma en todas las especies es similar; carecen de cutícula, la epidermis es unistrata y las capas subepidérmicas constituyen el estereoma. Los estomas están ausentes o son evidentes en rizomas jóvenes de *P. plicatum* y *P. montevidense*, constituyendo dos aeróforos a ambos lados del órgano, que se continúan en los laterales de peciolo y raquis. La zona más interna de la corteza junto a la médula, están conformadas por varias capas concéntricas de tejido parenquimático de relleno y de reserva (Fig. 4B). En la médula parenquimática se presentan las meristelas, generalmente de 2-8. En ambas zonas, pero sólo en las especies con rizomas erectos (*P. chilense*, *P. montevidense*,

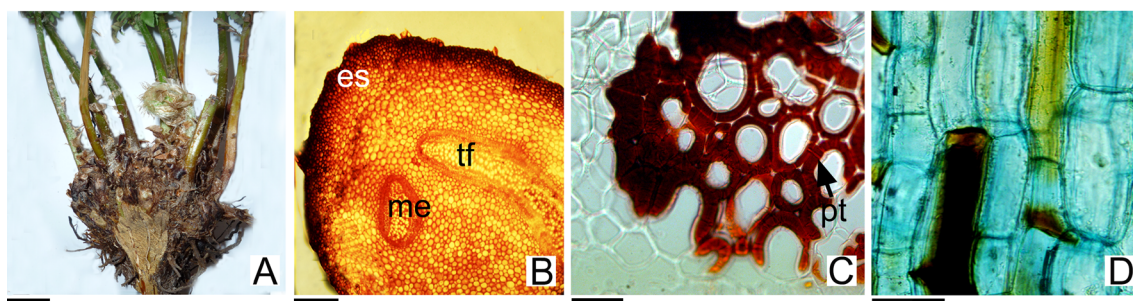


Fig. 4. Rizoma. **A:** *Polystichum plicatum*. **B:** *P. andinum*. **C, D:** *P. montevidense*. **A:** Rizoma de tipo erecto en corte longitudinal. **B:** Rizoma en transcurso. **C, D:** médula del rizoma. **C:** transcurso de una zona con células esclerificadas. **D:** vista lateral de las células en proceso de esclerotización y pigmentación. Abreviaturas= es: estereoma; me: meristela; pt: puntuación; tf: traza foliar. Escala= A: 1 cm; B: 500 µm; C, D: 100 µm.

P. multifidum, *P. plicatum* y *P. tetragonum*), son frecuentes pequeñas manchas oscuras (de 1-4 mm de diámetro). Éstas corresponden a grupos de células esclerenquimáticas, con paredes secundarias engrosadas, atravesadas por puntuaciones y pigmentadas de color pardo-anaranjado o pardo-rojizo oscuro, hasta negro (Fig. 4C, D). La prueba histoquímica con cloruro férrico reveló que se trata de un compuesto fenólico. El pigmento responsable fue reportado como “flobafene”, una sustancia formada por oxidación y condensación a partir de compuestos fenólicos, capaz de retener agua (Ogura, 1972; Derzhavina, 2020). Estas estructuras también fueron observadas en la médula de los peciolo de las especies antes mencionadas. La estela corresponde a una dictiostela. El diámetro de las meristelas es de 1-2 mm y el número varía de 2-3 en *Polystichum andinum* y *P. mohrioides* y de 4-8 en el resto de las especies, sin contar las trazas o rastros menores que divergen a los peciolo y raíces (Fig. 4B).

Los apéndices epidérmicos, en todas las especies examinadas, son las escamas, las que generalmente se solapan e imbrican, cubriendo casi totalmente el área superficial del rizoma. La densidad y los tipos de escamas presentes varían según las especies en coloración, forma, margen y tamaño (Tabla 2).

Límites interespecíficos del clado Sudamericano Austral de Polystichum

El componente principal 1 explicó el 65% de

la variabilidad de los caracteres morfométricos analizados, mientras que el componente principal 2 solo explicó el 15%. La longitud de las pinnas basales, la longitud de la fronde, y la longitud y ancho de las escamas peciolares fueron las principales variables que se asociaron positivamente con el eje 1, en tanto el número de pinnas soríferas fue la variable relacionada positivamente con el eje 2 (Fig. 5A, Tabla 3). A lo largo del primer componente se observa un gradiente continuo de las especies analizadas (Fig. 5A). En el extremo negativo de este eje se encuentran *Polystichum andinum* seguido, por *P. mohrioides*, taxones que poseen las frondes, las pinnas basales y las escamas peciolares más pequeñas, mientras que con estados de caracteres opuestos y en el extremo positivo del primer componente 1, se localizan *P. multifidum* y *P. tetragonum*. A lo largo del componente principal 2 no se identifica una separación de los taxones analizados (Fig. 5A). Sin embargo, la mayoría de los individuos de *P. andinum* y *P. mohrioides* tienden a ubicarse en el extremo positivo del mismo, por presentar escamas peciolares pequeñas.

En el análisis discriminante, el eje canónico 1 explicó el 68,19 % de la variación mientras que el eje 2 sólo absorbió el 22,74 %, totalizando entre ambos el 90,93% (Fig. 5B). La discriminación de las especies en el eje 1 estuvo principalmente relacionada de forma positiva a la longitud de las pinnas basales y negativamente al número de pares de pinnas; el eje 2, por su parte, se asoció

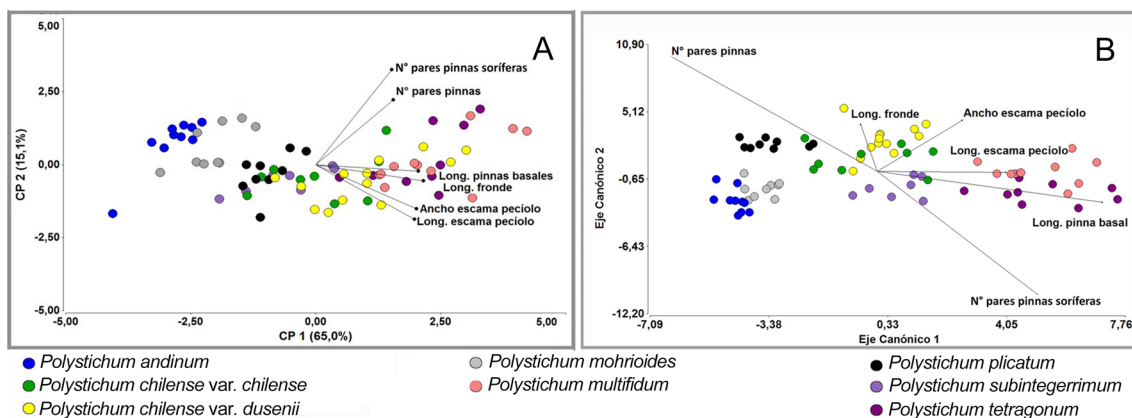


Fig. 5. Biplots. Basados en 6 variables morfométricas de 77 especímenes pertenecientes a 8 taxones de *Polystichum* Sudamericanos Australes (según el criterio taxonómico de Rodríguez *et al.*, 2018). **A:** Biplot resultante del análisis de componentes principales. **B:** Biplot resultante del análisis discriminante.

Tabla 4. Correlación entre las variables morfométricas y los dos ejes del análisis discriminante realizado para las especies de *Polystichum* del clado Sudamericano Austral.

Variables	Autovectores	
	e1	e2
Longitud pinnas basales	0,77	-0,31
Ancho escama del pecíolo	0,3	0,48
Longitud escama del pecíolo	0,42	-0,01
Longitud fronde	-0,04	0,45
N° pares de pinnas	-0,72	1,12
N° pares de pinnas soríferas	0,54	-1,27

mayoritariamente al número de pares de pinnas y al número de pares de pinnas soríferas, de forma positiva y negativa, respectivamente (Tabla 4). A lo largo del eje 1, en el extremo negativo se sitúan *Polystichum andinum*, *P. mohrioides* y *P. plicatum*, por ser los taxones cuyas frondes presentan menor número de pares de pinnas y las pinnas basales más pequeñas. En el extremo positivo del eje 1 se encuentran *P. multifidum* y *P. tetragonum* quienes tienen la longitud de las pinnas basales más grandes y la mayor cantidad de pares de pinnas (Fig. 5B).

Con valores intermedios en el eje 1, se encuentran *P. chilense* var. *chilense*, *P. chilense* var. *dusenii* y *P. subintegerrimum* (Fig. 5B), indicando que tienen las frondes con número de pares de pinnas intermedios entre *P. andinum*, *P. mohrioides* y *P. plicatum*, por un lado, y *P. multifidum* y *P. tetragonum*, por el otro. Además, de estos tres taxones con frondes intermedias, *P. subintegerrimum*, tiende a separarse de los restantes con valores más bajos en el eje 2, indicando que los individuos de esta especie tienen una menor cantidad de pinnas y, a la vez, menor número de pinnas fértiles que los de *P. chilense* var. *chilense* y *P. chilense* var. *dusenii*.

La tabla de clasificación cruzada mostró que los individuos pre-clasificados de *Polystichum andinum*, *P. plicatum*, *P. subintegerrimum* y *P. tetragonum* fueron asignados correctamente a sus respectivas especies (tasa de error del 0 %, Tabla 5), por lo que estos taxones pueden diferenciarse con las variables utilizadas. Sin embargo, se obtuvo una tasa de error del 22,2% al diferenciar los individuos de *P. mohrioides* y del 30,8%, al discriminar los especímenes de *P. chilense* var. *dusenii* de la variedad tipo. En el caso de *P. multifidum*, el porcentaje de error (9%) es sensiblemente menor que en los anteriores y las variables podrían ser de todos modos útiles para discriminar los individuos de esta especie.

Tabla 5. Tabla de clasificación cruzada (tasa de error aparente). Se observan en las filas los individuos previamente asignados a cada especie de *Polystichum* Sudamericanos Australes, según el criterio taxonómico de Rodríguez Ríos *et al.* (2018) y en las columnas los mismos individuos y las especies a las que se asignan al usar la función discriminante.

Taxón	Pa	Pcvc	Pcvd	Pm	Pmu	Pp	Ps	Pt	Total	Error (%)
<i>P. andinum</i>	10								10	0
<i>P. chilense</i> var. <i>chilense</i>		7	1			1			9	22,22
<i>P. chilense</i> var. <i>dusenii</i>		4	9						13	30,77
<i>P. mohrioides</i>	2			7					9	22,22
<i>P. multifidum</i>					10			1	11	9,09
<i>P. plicatum</i>						9			9	0
<i>P. subintegerrimum</i>							7		7	0
<i>P. tetragonum</i>								9	9	0
Total	12	11	10	7	10	10	7	10	77	11,69

Referencias. Pa: *Polystichum andinum*, Pcvc: *P. chilense* var. *chilense*, Pcvd: *P. chilense* var. *dusenii*, Pm: *P. mohrioides*, Pmu: *P. multifidum*, Pp: *P. plicatum*, Ps: *P. subintegerrimum* y Pt: *P. tetragonum*.

Clave para diferenciar los taxones de *Polystichum*

1. Soros con indusio; láminas fértiles con los soros ocupando $\frac{1}{4}$ a $\frac{3}{4}$ de la parte superior o toda la lámina; margen de los últimos segmentos entero o con algunas espínulas poco desarrolladas (< 1mm long); escamas del pecíolo y raquis con margen entero o dentado en la base
2
- 1'. Soros sin indusio; láminas fértiles con los soros ocupando toda la lámina; margen de los últimos segmentos con espínulas muy desarrolladas (>3mm long); escamas del pecíolo y raquis con margen provisto de cilios largos y ramificados
8
2. Láminas lanceoladas o anchamente elípticas, 2-4 veces más largas que anchas, ápice largamente pinnatífido; último par de pinnas basales mayores de 5 cm long., divergentes y descendentes; últimos segmentos con espínulas (<1mm) en el margen o sólo en el ápice; soros ocupando más de la mitad superior o toda la lámina
3
- 2'. Láminas lineares o angostamente elípticas, 5-8 veces más largas que anchas, ápice entero, corto, acuminado; último par de pinnas basales menores de 3 cm long., perpendiculares al raquis; últimos segmentos sin espínulas en el margen; soros en el cuarto o mitad superior de la lámina
6
3. Láminas con 18-25 pares de pinnas, distanciadas en el raquis, las pinnas medias y basales hasta con 8(12) pares de pínulas; base del pecíolo con 4-5 meristelas, estereoma con 4-8 capas de esclerénquima
P. subintegerrimum
- 3'. Láminas con 22-38 pares de pinnas contiguas en el raquis, las medias con más de 12 pares de pínulas; base del pecíolo con 6-8 meristelas, estereoma con 12-18 capas de esclerénquima
4
4. Frondes de 50-80 cm long. Escamas peciolares basales de 1-1,5 cm long., pinna media 7-10 x 1,50-2,5 cm
P. chilense
- 4'. Frondes de 40-150 cm long. Escamas peciolares basales de 1,8-2,5 cm long., pinna media 7-20 x 1,60-4 cm
5
5. Láminas con mesofilo heterogéneo; últimos segmentos espatulados, margen sin espínulas; soros en $\frac{3}{4}$ parte superior de la lámina; meristelas de la base del pecíolo sin banda circumendodermal
P. multifidum
- 5'. Láminas con mesofilo relativamente homogéneo; últimos segmentos romboidales, margen con una espínula poco desarrollada (< 1mm long) en el ápice; soros en toda la lámina; meristelas de la base del pecíolo con banda circumendodermal
P. tetragonum
6. Frondes medianas, de (20) 30-70 (80) cm long.; láminas 2-pinnadas, porción apical acuminada; pecíolo con 4-6 meristelas en la base; pinnas con ápice acuminado, las basales reducidas a menos de la mitad de las pinnas medias; raquis con escasas escamas lineares, amarillo pajizo; base del pecíolo con escamas de 10-20 mm long., bicolors, centro atropurpúreo y margen castaño-anaranjado; indusio sin pelos glandulares
P. plicatum
- 6'. Frondes pequeñas, de (5) 8-20 (35) cm long.; láminas 1-pinnadas a 1-pinnada- pinnatisectas, porción apical obtusa; pecíolo con 2-3 meristelas en la base; pinnas con ápice redondeado,

las basales iguales en longitud a las pinnas medias; raquis con abundantes escamas lanceoladas, castaño-anaranjadas; base del pecíolo con escamas menores de 10 mm long., concoloras o algo oscurecidas en el centro; indusio con pelos glandulares

7

7. Pinnas medias de 4-12 mm long., ovado-deltoides, margen crenado o pinnatífido, indusio con pelos glandulares en el margen

P. andinum

7'. Pinnas medias de 10-20 mm long.; triangular-deltoides, pinnatisectas hacia la base; indusio con pelos glandulares en toda la superficie

P. mohrioides

8. Frondes rígidas; pinnas coriáceas, ascendentes; margen de los últimos segmentos revoluto; escamas del pecíolo cobrizas a castaño-rojizo oscuro

P. pycnolepis

8'. Frondes laxas; pinnas cartáceas, horizontales o levemente ascendentes en los extremos; margen de los últimos segmentos plano; escamas del pecíolo castaño-oscuro y bicoloras, centro oscuro y bordes anaranjado pálido

P. montevidense

DISCUSIÓN

Variabilidad y valor taxonómico de los caracteres morfológicos y anatómicos

Los caracteres morfológicos informativos de la lámina que han permitido distinguir claramente dos grupos en los *Polystichum* Sudamericanos Australes son: forma de la lámina y porción apical, presencia/ausencia de espínulas débiles y disposición y longitud de pinnas basales. Así, *P. multifidum*, *P. chilense* y *P. tetragonum* conforman un grupo homogéneo que se distingue por las láminas anchamente elípticas, el extremo pinnatífido, los segmentos con espínulas débiles en el margen y las pinnas basales descendentes, mayores de 5 cm de long.; por otra parte, *P. andinum*, *P. plicatum* y *P. mohrioides* comparten las láminas lineares y el extremo acuminado, las pinnas basales perpendiculares al raquis, menores de 5 cm de long. y los segmentos sin espínulas en el margen. Ambos grupos de especies corresponden a linajes recuperados en análisis filogenéticos recientes, con excepción de *P. andinum*, que divergió tempranamente en el Clado de los *Polystichum* Sudamericanos Australes (Morero *et al.*, 2019).

Asimismo, la presencia/ausencia de indusios, las espínulas del margen foliar y su grado de desarrollo, permiten diferenciar las especies Sudamericanas Australes de las Andinas, pues las primeras

presentan indusio y carecen de espínulas o, si están presentes, son débiles y se restringen al extremo de la aurícula y de la pinna. En tanto, en los congéneres Andinos analizados los indusios están ausentes y presentan las espínulas muy desarrolladas en todo el margen. Estos caracteres, que no están influenciados por el hábitat o edad de la planta, también se han empleado en la taxonomía de las especies de *Polystichum* de los Andes (McHenry & Barrington, 2014).

La división de la lámina es uno de los caracteres morfológicos de la fronde taxonómicamente más informativo a nivel de especie. Los *Polystichum* del clado Sudamericano Austral, presentan láminas 1-4 pinnadas y los andinos examinados, 2-pinnadas. Si bien, la división de la lámina puede incrementarse con la edad de la planta (Barrington, 2011), siendo las plantas más juveniles menos divididas que las maduras, las comparaciones realizadas en individuos adultos muestran que la división de la lámina es un carácter bastante conservado y no está afectado por el hábitat.

Por otro lado, la epidermis de la lámina en las especies de *Polystichum* sigue el patrón básico reportado para otras especies del género (Chandra, 1977; Mehra & Sony, 1983; Shah *et al.*, 2018), con células epidérmicas alargadas y paralelas a las venas, usualmente de mayor tamaño en la epidermis adaxial. Los estomas se ubican exclusivamente en

la cara inferior de la lámina (lámina hipostomática) y a nivel de la epidermis o algo elevados, en los aeróforos, como es característico en *Polystichum* (Kondo, 1962; Zhang, 1996; Shah *et al.*, 2018). Estomas anomocíticos, polocíticos, copolocíticos y estaurocíticos han sido reportados para otras especies del género (Kondo, 1962; Van Cotthen, 1970a, b, 1973; Chandra, 1977; Mehra & Soni, 1983; Zhang, 1996; Roux & Van Wyk, 2000; Shah *et al.*, 2018). En las especies examinadas, predominan los estomas polocíticos y estaurocíticos, seguidos por los anomocíticos; el tipo de estoma es un carácter polimórfico, observándose hasta tres tipos diferentes y adyacentes en la misma fronde. En *P. andinum*, es común la presencia de estomas contiguos compartiendo las mismas células acompañantes. El tamaño de las células oclusivas es muy variable entre las especies. Se ha observado que la especie diploide *P. montevidense* presenta células oclusivas pequeñas (en vista superficial), con longitudes de 64,91-85,02 μm , mientras que en los tetraploides (*P. andinum*, *P. chilense*, *P. mohrioides*, *P. multifidum* y *P. plicatum*) el rango observado es 99,8-234,97 μm y en el octoploide *P. subintegerrimum* el rango es de 109,46-189,26 μm . El tamaño de los estomas (usualmente el largo de las células guardianas) ha sido correlacionado positivamente con el nivel de ploidía en *Asplenium* (Moran, 1982; Akhter *et al.*, 2018), *Dryopteris* (Schneller, 1974; Roux, 2012) y *Polystichum* (Barrington *et al.*, 1986; Roux & Van Wyk, 2000). Sin embargo, sería necesario contar con extendidos de epidermis de más ejemplares por especie para confirmar los resultados obtenidos en este trabajo. El análisis del tejido epidérmico ha permitido corroborar la información existente para el género, no obstante, los datos obtenidos tienen relativa significancia taxonómica en el grupo de especies de *Polystichum* estudiado.

El indumento en las especies de *Polystichum* analizadas comprende pelos y escamas. En todos los taxones se observaron pelos glandulares unicelulares y también 2-celulares. Los primeros son los más frecuentes y han sido denominados “pelos unicelulares clavados o glándulas unicelulares clavadas” en trabajos anatómicos de otras especies de *Polystichum* y en *Dryopteris* (Roux, 1997; Roux & Van Wyk, 2000; Roux, 2012). Si bien es escasa la diversidad de tipos de pelos, la distribución en la superficie de la planta, difiere entre las especies,

por lo cual resultaría un carácter informativo. En los escasos estudios anatómicos de *Polystichum*, la presencia de pelos ha sido reportada como un carácter raro y observado en los indusios y en plantas jóvenes y de escaso valor taxonómico (Chandra & Nayar, 1982; Roux & Van Wyk, 2000). Sin embargo, en este trabajo, los pelos se han hallado en los ejemplares adultos de todas las especies y ampliamente distribuidos en los órganos (peciolos, ejes foliares, lámina e indusios); resultaron especialmente útiles para diferenciar a *P. mohrioides*, *P. andinum* y *P. tetragonum*, los únicos taxones que presentan pelos glandulares en los indusios, el primero en toda la superficie y, los últimos, sólo en el margen. Además, resulta interesante destacar que la presencia de estos pelos glandulares en otros géneros de Dryopteridáceas, fundamentalmente en *Dryopteris*, *Arachnoides* y *Elaphoglossum*, está asociada a la producción de acilfloroglucinoles, compuestos polifenólicos que tienen propiedades antihelmínticas (Socolsky *et al.*, 2012).

Un carácter taxonómico informativo importante en *Polystichum* son las escamas (Barrington, 2011). Se las encuentra cubriendo densamente la superficie del rizoma y la base del peciolo o, regularmente esparcidas, en los raquis y en la cara abaxial de la lámina, donde están generalmente asociadas a los nervios; en este último caso, por ser más pequeñas (2-15 mm long.), suelen denominarlas microescamas. Resulta interesante señalar que el margen de las escamas en las especies del clado Sudamericano Austral es liso o presenta pequeños dientes; en tanto, las especies andinas, *P. montevidense* y *P. pycnolepis*, además de dientes marginales, presentan cilios largos. En cuanto a la estructura, en todas las especies, se observó el entramado celular del tipo “conforme” pues las células del margen se orientan del mismo modo que las del área media, en series paralelas al eje mayor de la escama. Según la distribución del color, las hay concoloras o bicoloras, y la tonalidad cambia del castaño anaranjado y amarillento (escamas rizomáticas de *P. andinum*) hasta el marrón oscuro casi negro lustroso (escamas del rizoma de *P. plicatum*). La forma de las escamas varía desde lineares (escamas rizomáticas de *P. plicatum*) hasta anchamente elípticas y ovado lanceoladas (escamas rizomáticas de *P. andinum*). También pueden encontrarse pelos glandulares asociados al borde de la escama (*P.*

andinum y *P. pycnolepis*), o bien sobre la superficie (*P. chilense*, *P. mohrioides* y *P. tetragonum*), o en ambos (*P. montevidense*). Generalmente las escamas se insertan en la epidermis mediante un corto pedicelo.

La lámina de las especies examinadas (excepto *Polystichum tetragonum*) presenta el mesofilo heterogéneo, con diferenciación en parénquima clorofiliano en empalizada y clorofiliano braciforme, similar a lo informado para otras especies del género (Ogura, 1972). La presencia de parénquima con células braciformes también ha sido reportado en géneros de Pteridaceae (Graçano *et al.*, 2001). El espesor del mesofilo puede variar ligeramente entre las especies, así *P. mohrioides* exhibe el mayor grosor (~460,73 µm), especialmente porque presenta mayor número de capas de parénquima en empalizada y, *P. multifidum* caracterizado por su lámina membranácea, es el que posee el mesofilo más delgado (~133,13 µm).

La variación en los patrones de la estela de los pecíolos es un carácter taxonómico importante en *Polystichum* (Lin & DeVol, 1977, 1978; Hernández-Hernández *et al.*, 2012; Pittermann *et al.*, 2015). La estructura estelar de los rizomas y ejes foliares en las especies de *Polystichum* estudiadas, es una dictiostela, patrón ya mencionado para todos los géneros de Dryopteridáceas (Ogura, 1972; Pittermann *et al.*, 2015). En los taxones examinados, se reconocieron de 2 a 7 (raramente ocho) meristelas en transcortes de la base del pecíolo. Datos previos para otros miembros del género fueron similares al rango obtenido para las especies estudiadas, se reportaron hasta nueve hacecillos en *P. biaristatum* y escasamente dos en *P. obliquum* (Khullar & Gupta, 1979). El número de meristelas en la base del pecíolo, permite distinguir a *P. andinum* y *P. mohrioides* del resto de las especies, pues se observan dos hacecillos en el primero y tres en el segundo; en las restantes especies la cantidad varía entre 4-8, siendo *P. multifidum* y *P. chilense* los taxones con el mayor número de hacecillos (6-8). Cabe destacar que se pudo determinar una correlación positiva entre el número de meristelas de la dictiostela y el tamaño de las plantas, correspondiendo a las especies con individuos más grandes, las estelas con hacecillos más numerosos, probablemente por necesitar éstos últimos un mayor aprovisionamiento y distribución de nutrientes. Asimismo, en relación a la evolución de las dictiostelas en helechos, resulta interesante

destacar el trabajo de Pittermann *et al.* (2015). Según estos autores, los patrones de vascularización con varios hacecillos de conducción, como las dictiostelas, están presentes en los linajes de helechos más derivados como es el caso de Dryopteridaceae (Schneider *et al.*, 2004; Schuettelpelz & Pryer, 2009; Liu *et al.*, 2014), sugiriendo que la estructura del xilema (especialmente el aumento del número de cordones xilemáticos) estuvo bajo una fuerte presión de selección para resistir la sequía, durante la diversificación de los helechos Eupoliploides en el Cenozoico. Según Lin & DeVol (1977) el tipo más frecuente de configuración del cordón del xilema en las dictiostelas es el “hipocampo”, término acuñado por Ogura (1972) en alusión a la forma típica del xilema con los dos extremos curvados (semejante a un caballito de mar) en transcorte; otros autores (Hernández *et al.*, 2006; Pitterman *et al.*, 2015) han aplicado el mismo término para *Dryopteris* y *Polystichum*, pero en estos géneros el xilema adopta una forma diferente, con un solo extremo delgado y curvo y el opuesto ancho y recto, por ello es denominado en este trabajo forma de “kitasato” (Fig. 3G). En todas las especies estudiadas, el xilema de las dos meristelas mayores presenta la configuración en “kitasato”, con excepción de *P. andinum*, que tiene el xilema en forma deltoide en sus dos únicas meristelas.

Todas las especies analizadas de *Polystichum* presentan un estereoma hipodermal en los pecíolos. El estereoma está ampliamente difundido entre los helechos. Según Mahley *et al.* (2018), la presencia del estereoma, específicamente su posición periférica dentro del pecíolo y la elasticidad del esclerénquima, permite el desarrollo de pecíolos más fuertes y resistentes a las tensiones de tracción y compresión. En concordancia con los autores mencionados, observamos que el espesor absoluto (en números de capas) del estereoma, varía proporcionalmente con el diámetro del pecíolo y el tamaño de la hoja, por lo que es un atributo útil para discriminar las especies o grupos de especies de *Polystichum*.

Otro atributo vascular polimórfico de importancia taxonómica y filogenética es la banda circumendodermal en la zona basal del pecíolo. Se halla presente en todas las especies estudiadas, salvo en los especímenes analizados de *Polystichum chilense* y *P. multifidum*. Por lo tanto, este carácter no permitiría diferenciar a los *Polystichum* del grupo Sudamericano Austral de las especies Andinas;

sin embargo, resultó especialmente útil para distinguir a *P. tetragonum* pues es el único taxón con una banda circumdodermal discontinua y con engrosamientos que ocluyen el lumen celular. La función de la banda circumdodermal aún no se conoce con claridad (Hernández-Hernández *et al.*, 2012) y podría atribuírsele una función protectora pues la presencia de compuestos fenólicos serviría de barrera contra patógenos; además, proporcionaría una mayor rigidez y resistencia mecánica a las frondes. La exclusiva presencia de esta banda en la mayoría de las familias más derivadas de helechos soporta la hipótesis de un origen evolutivo único de la banda circumdodermal, correlacionado con la evolución de las dictiostelas (Hernández-Hernández *et al.*, 2012).

Estudios morfo-anatómicos de *Polystichum* (Chandra & Nayar, 1982; Mayer & Mesler, 1993; Roux & Van Wyk, 2000) y la información aportada por diversas floras y trabajos florísticos (Barrington, 1995; Roux, 2000, 2001, 2004; Brownsey & Smith-Dodsworth, 2000; Barrington, 2011; Zhang & Barrington, 2013), muestran que la mayoría de las especies presentan dos tipos básicos de rizomas: erectos y decumbentes. El tipo erecto es corto y generalmente no ramificado con un largo número de frondes originadas en la región apical, mientras que el tipo decumbente es usualmente largo y ramificado, naciendo las hojas a lo largo del mismo. Ambas formas están presentes en las especies de *Polystichum* estudiadas, siendo la primera de ellas la más frecuente. Sin embargo, en *P. tetragonum* y *P. plicatum*, los rizomas de las plantas grandes suelen inclinarse lateralmente (rizomas ascendentes). Sólo en una especie del clado Sudamericano Austral, *P. andinum*, los rizomas son decumbentes, naciendo apretadamente varias plantas a lo largo de él. Según Roux y Van Wyk (2000), las especies con este tipo de rizoma a menudo se encuentran en hábitats más expuestos creciendo en densos clones, como es precisamente el caso de *P. andinum*, que habita gregariamente en los intersticios rocosos de ambientes de alta montaña. En contraste con el tipo de rizoma decumbente, el rizoma erecto del resto de las especies analizadas, se presenta generalmente en individuos que viven aislados y raramente forman agrupamientos densos. En cuanto a los caracteres anatómicos del rizoma, se observó que son histológicamente muy similares en todas las especies estudiadas.

Caracteres morfométricos en la delimitación de las especies de Polystichum del clado Sudamericano Austral

La longitud de las pinnas basales, el número de pares de pinnas de la lámina y la cantidad de ellas con soros, fueron los caracteres más importantes que permitieron diferenciar los taxones del clado Sudamericano Austral. En líneas generales, se pueden diferenciar tres grandes grupos; por un lado, *Polystichum andinum*, *P. mohrioides* y *P. plicatum* con pinnas basales menores, que oscilan entre 5-20 mm de largo, en el extremo opuesto, *P. tetragonum* y *P. multifidum* cuyas pinnas alcanzan un rango de 65-140 mm; entre ambos, con fenotipos intermedios, se encuentra el tercer grupo integrado por: *P. chilense* var. *chilense*, *P. chilense* var. *dusenii* y *P. subintegerrimum*. Dentro del primer grupo es posible la separación de *P. plicatum* pues mostró el mayor número de pares de pinnas (20-33) y el menor número de pinnas fértiles (8-17); valores considerablemente menores para el número de pares de pinnas exhiben en conjunto *P. andinum* y *P. mohrioides* (10-23 pares de pinnas). Asimismo, en el segundo grupo, la combinación de mayor número de pares de pinnas, menos pinnas soríferas y escamas del peciolo más anchas distingue a *P. multifidum* de *P. tetragonum*. Finalmente, *P. subintegerrimum* y ambas variedades de *P. chilense*, taxones muy similares a campo, pueden diferenciarse por presentar el primero, menor cantidad de pinnas y, a la vez, menor número de pinnas fértiles.

Es importante destacar que en el caso de *Polystichum chilense*, los especímenes de la variedad típica y los de la var. *dusenii* muestran solapamiento en ambos ejes canónicos y una elevada tasa de error de clasificación, sugiriendo que no es posible diferenciarlos entre sí, con base en los caracteres morfométricos analizados. Tampoco se han encontrado diferencias sustanciales al comparar caracteres cualitativos, tanto anatómicos como exomorfológicos. Históricamente, la var. *dusenii* ha causado confusión en su circunscripción e identificación (Christensen, 1910; Looser, 1968; Rodríguez Ríos, 1987, 1989); consecuentemente, teniendo en cuenta el conjunto de evidencias morfológicas y citológicas (ambas variedades son tetraploides), se refuerza lo propuesto por Morero *et al.* (2016) al considerar la var. *dusenii* como un sinónimo de *P. chilense*.

Las evidencias morfológicas sugieren que no hay un único carácter que permita separar los taxones estudiados, más bien es necesario una combinación de varios caracteres para su correcta identificación. Esta conclusión resulta consistente con la extrema labilidad morfológica que presentan las especies *Polystichum* (Barrington, 2011).

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

REM y MAG recolectaron los especímenes a campo, REM identificó los especímenes, efectuó las mediciones de los ejemplares, realizó y analizó los preparados, tomó las fotomicrografías, y confeccionó las láminas. MG realizó el análisis estadístico de los datos. REM redactó el manuscrito con la participación de MG y GEB.

AGRADECIMIENTOS

Las autoras agradecen al Herbario del Museo Botánico (CORD), especialmente a P. Hick, J. Ponce y P. Wiemer por su asistencia permanente durante el desarrollo de este trabajo. Asimismo, hacemos extensivo nuestro reconocimiento a los curadores de los herbarios BA, BCRU, CONC, LIL, LP, MCNS, SGO, SI y VT por facilitarnos sus colecciones de *Polystichum* para los estudios morfométricos. Agradecemos también a la Biól. Adriana Pérez por su constante colaboración en el laboratorio y al guardaparque Félix Vidoz (Parque Nacional Lago Puelo, provincia de Chubut) por proveer fotografías y material de varias especies. Asimismo, hacemos extensivo nuestro agradecimiento a la Editora y los revisores anónimos por los valiosos comentarios y sugerencias que permitieron mejorar sustancialmente este trabajo. Este estudio fue financiado por la Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba (SeCyT-UNC, Res. 203/14, 2014-2015).

BIBLIOGRAFÍA

AKHTER, A., M. I. S. SAGGOO & I. A. NAWCHOO. 2018. Meiosis and distribution pattern of cytotypes (2x, 4x) of Maidenhair Spleenwort: *Asplenium trichomanes* L. from Kashmir, India. *Cytologia* 83: 369-374. <https://doi.org/10.1508/cytologia.83.369>

- BARRINGTON, D. S. 1985. The morphology and origin of a new *Polystichum* hybrid from Costa Rica. *Syst. Bot.* 10: 199–204. <https://doi.org/10.2307/2418346>
- BARRINGTON, D. S. 1990. Hybridization and allopolyploidy in Central American *Polystichum*: Cytological and isozyme documentation. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 77: 297-305. <https://doi.org/10.2307/2399544>
- BARRINGTON, D. S. 1995. *Polystichum*. In: MORAN, R. C. & R. RIBA. (eds. Pteridofitas), *Flora Mesoamericana*, vol. 1, pp. 218-225. Universidad Nacional Autónoma de México, México. Missouri Botanical Garden & The Natural History Museum, London, U.K.
- BARRINGTON, D. S. 2003. *Polystichum lilianae* sp. nov. (Dryopteridaceae) and its relationships to *P. fournieri* and *P. turrialbae*. *Brittonia* 55: 317-325. <https://www.jstor.org/stable/3218371>
- BARRINGTON, D. S. 2011. The fern genus *Polystichum* (Dryopteridaceae) in Costa Rica. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 98: 431–446. <https://doi.org/10.3417/2011051>
- BARRINGTON, D. S., C. A. PARÍS & T. A. RANKER. 1986. Systematic inferences from spore and stomata size in the ferns. *Am. Fern J.* 76: 149–159. <https://doi.org/10.2307/1547723>
- BROWNSEY, P. J. & J. C. SMITH-DODSWORTH. 2000. *New Zealand ferns and allied plants*. David Bateman Ltd., Auckland, New Zealand.
- CHANDRA, P. 1977. Epidermal studies in some species of *Polystichum* Roth. *New Botanist* 4: 101–107.
- CHANDRA, P. & B. K. NAYAR. 1982. Morphology of some polystichoid ferns. II. The sporophyte of *Arachniodes*, *Cyrtomium* and *Polystichum*. *J. Indian Bot. Soc.* 61: 391–403.
- CHRISTENSEN, C. 1910. On some species of ferns collected by Dr. Carl Skottsberg in temperate South America. *Ark. Bot.* 10: 1–32.
- CONDACK, J. P. S. 2015. *Polystichum*. In Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro [online]. Disponible en: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB90988> [Acceso: 20 noviembre 2021].
- DAIGOBO, S. 1972. Taxonomical studies on the fern genus *Polystichum* in Japan, Ryukyu, and Taiwan. *Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daigaku. sect. B.* 15: 57–80.
- D'AMBROGIO DE ARGÜESO, A. 1986. *Manual de técnicas en histología vegetal*. Hemisferio Sur. S.A. Buenos Aires.
- DERZHAVINA, N. M. 2020. Ecological morphology of proto-epiphyte fern *Lemmaphyllum microphyllum* C.

- Presl and its relation to the adaptogenesis. *Contemp. Probl. Ecol.* 13: 205-213.
<https://doi.org/10.1134/S1995425520030051>
- DI RIENZO, J. A., F. CASANOVES, M. G. BALZARINI, L. GONZÁLEZ, M. TABLADA & C. W. ROBLEDO. 2011. Software InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>
- DRISCOLL, H. E. & D. S. BARRINGTON. 2007. Origin of Hawaiian *Polystichum* (Dryopteridaceae) in the context of a world phylogeny. *Am. J. Bot.* 94: 1413–1424. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.8.1413>
- FRASER-JENKINS, C. R. 1997. *Himalayan Ferns (A Guide to Polystichum)*. International Booksellers, Dehra Dun, India.
- GRAÇANO, D., A. ALVES-AZEVEDO & J. PRADO. 2001. Anatomia foliar das espécies de Pteridaceae do Parque Estadual do Rio Doce (PERD) MG. *Rev. Bras. Bot.* 24: 333–347.
<https://doi.org/10.1590/s0102-33061997000200031>
- HAN, M.-Q., Y. LIU & L.-B. ZHANG. 2016. Seven new species of *Polystichum* (subg. Haplopolystichum; Dryopteridaceae) from southern China. *Phytotaxa* 280: 201–221. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.280.3.1>
- HERNÁNDEZ, V., T. TERRAZAS & G. ANGELES. 2006. Anatomía de seis especies de helechos del género *Dryopteris* (Dryopteridaceae) de México. *Rev. Biol. Trop.* 54: 1157–1169.
<https://doi.org/10.15517/rbt.v54i4.3093>
- HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, V., T. TERRAZAS, K. MEHLTRETER & G. ANGELES. 2012. Studies of petiolar anatomy in ferns: structural diversity and systematic significance of the circumendodermal band. *Bot. J. Linn. Soc.* 169: 596–610.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01236.x>
- KESSLER, M., A. R. SMITH & M. SUNDUE. 2005. Notes on the genus *Polystichum* (Dryopteridaceae) in Bolivia, with descriptions of ten new species. *Brittonia* 57: 205–227. [http://dx.doi.org/10.1663/0007-196X\(2005\)057%5B0205:NOTGPD%5D2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1663/0007-196X(2005)057%5B0205:NOTGPD%5D2.0.CO;2)
- KHULLAR, S. P. & S. C. GUPTA. 1979. Morphological studies of some Himalayan *Polystichums*. *Nova Hedwig. Beih.* 63: 41–58.
- KONDO, T. 1962. A contribution to the study of fern stomata (II) with special reference to their structure and development. *Res. Bull. Faculty of Education of Shizuoka University* 13: 239–261.
- KRAUS, J. E., H. C. DE SOUSA, M. H. REZENDE, N. M. CASTRO, C. VECCHI & R. LUQUE, 1998. Astra blue and basic fuchsin double staining of plant materials. *Biotech. & Histochem.* 73: 235-243.
- LELLINGER, D. B. 2002. A modern multilingual glossary of taxonomic Pteridology. *Pteridologia* 2: 1–263.
- LE PÉCHON, T., H. HE, L. ZHANG, X.-M. ZHOU, X.-F. GAO & L.-B. ZHANG. 2016. Using a multilocus phylogeny to test morphology-based classifications of *Polystichum* (Dryopteridaceae), one of the largest fern genera. *BMC Evol. Biol.* 16: 55.
<https://doi.org/10.1186/s12862-016-0626-z>
- LI, C.-X., S.-G. LU & D. S. BARRINGTON. 2008. Phylogeny of Chinese *Polystichum* (Dryopteridaceae) based on chloroplast DNA sequence data (trnL-F and rps4-trnS). *J. Plant Res.* 121: 19–26.
<https://doi.org/10.1007/s10265-007-0120-1>
- LIN, B.-L. & C. E. DEVOL. 1977. The use of stipe characters in fern taxonomy I. *Taiwania* 22: 91–99.
- LIN, B.-L. & C. E. DEVOL. 1978. The use of stipe characters in fern taxonomy II. *Taiwania* 23: 77–95.
- LITTLE, D. P. & D. S. BARRINGTON. 2003. Major evolutionary events in the origin and diversification of the fern genus *Polystichum* (Dryopteridaceae). *Am. J. Bot.* 90: 508–514.
<http://dx.doi.org/10.3732/ajb.90.3.508>
- LIU, H.-M., L.-J. HE & H. SCHNEIDER. 2014. Towards the natural classification of Tectarioid ferns: confirming the phylogenetic relationships of *Pleocnemia* and *Pteridrys* (Eupolypods I). *J. Syst. Evol.* 52: 161–174. <https://doi.org/10.1111/jse.12073>
- LOOSER, G. 1968. Los helechos del género *Polystichum* Roth en Chile. Notas preliminares. *An. Mus. Hist. Nat. Valpo.* 1: 49–58.
- LU, J.-M., D. S. BARRINGTON & D.-Z. LI. 2007. Molecular phylogeny of the Polystichoid ferns in Asia based on *rbcL* sequences. *Syst. Bot.* 32: 26–34.
<https://doi.org/10.1600/036364407780360193>
- MAHLEY, J.N., J. PITTERMANN, N. ROWE, A. BAER, J. E. WATKINS, E. SCHUETTELPELZ, J. K. WHEELER, K. MEHLTRETER, M. WINDHAM, W. TESTO & J. BECK. 2018. Geometry, allometry and biomechanics of fern leaf petioles: their significance for the evolution of functional and ecological diversity within the Pteridaceae. *Front. Plant Sci.* 9: 197.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00197>
- MAYER, M. S. & M. R. MESLER. 1993. Morphometric evidence of hybrid swarms in mixed populations of *Polystichum munitum* and *P. imbricans* (Dryopteridaceae). *Syst. Bot.* 18: 248–260. <http://www.jstor.org/stable/2419401>

R. E. Morero *et al.* - Anatomía comparada y análisis morfométrico en *Polystichum*

- MCHENRY, M. A. & D. S. BARRINGTON. 2014. Phylogeny and biogeography of exindusiate Andean *Polystichum* (Dryopteridaceae). *Am. J. Bot.* 101: 365–375. <https://doi.org/10.3732/ajb.1300191>
- MEHRA, P. N. & S. L. SONI. 1983. Stomatal patterns in Pteridophytes-An evolutionary approach. *Proc. Indian Natl. Sci. Acad., B* 49: 155–203.
- MORAN, R. C. 1982. The *Asplenium trichomanes* complex in the United States and adjacent Canada. *Am. Fern J.* 72: 5-11. <https://doi.org/10.2307/1547078>
- MORERO, R. E. 2016. *Polystichum*. In: ZULOAGA, F. O. & M. J. BELGRANO (eds.), *Flora vascular de la República Argentina*, vol. 2, Licofitas, Helechos y Gymnospermae. pp. 156-165. Instituto de Botánica Darwinion, CONICET, San Isidro, Buenos Aires.
- MORERO, R. E., F. CHIARINI, G. E. BARBOZA, J. URDAMPILLETA & D. S. BARRINGTON. 2015. Cytological study of *Polystichum* (Dryopteridaceae) species from southern South America. *Aust. J. Bot.* 63: 403–414. <https://doi.org/10.1071/bt14287>
- MORERO, R. E., R. DEANNA, G. E. BARBOZA & D. S. BARRINGTON. 2019. Historical biogeography of the fern genus *Polystichum* (Dryopteridaceae) in Austral South America. *Mol. Phylogenet. Evol.* 137: 168-189. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.05.004>
- MORERO, R. E., D. S. BARRINGTON, M. A. MCHENRY, J. P. S. CONDACK & G. E. BARBOZA. 2016. Typifications and synonymy in *Polystichum* (Dryopteridaceae) from Chile and Argentina. *PhytoKeys* 65: 91–105. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.65.8620>
- MORERO, R. E., M. A. GIORGIS & G. E. BARBOZA. 2021. IAPT Chromosome data 35/01. In: MARHOLD K. & J. KUCERA (eds.). IAPT Chromosome Data 35. *Taxon* 70: 1402-1411. <https://doi.org/10.1002/tax.12638>
- OGURA, Y. 1972. Comparative anatomy of vegetative organs of the Pteridophytes. In: LINSBAUER, K., G. TISCHLER & A. PASCHER (eds.), *Encyclopedia of Plant Anatomy*, vol. 7, pp. 1-502. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- PITTERMANN, J., J. E. WATKINS, K. L. CARY, E. SCHUETTELPELZ, C. BRODERSEN, A. R. SMITH & A. BAER. 2015. The structure and function of xylem in seed free vascular plants: an evolutionary perspective. In: HACKE, U. (ed.), *Functional and Ecological Xylem Anatomy*, 1–37 pp. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-15783-2_1
- PPG, I. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *J. Syst. Evol.* 54: 563–603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- RODRÍGUEZ RÍOS, R. 1987. Notas taxonómicas sobre el género *Polystichum* Roth (Aspidiaceae-Filicidae) en Chile. *Gayana Bot.* 44: 45–53.
- RODRÍGUEZ RÍOS, R. 1989. Phytogeographical and taxonomical comments on Chilean Pteridophyta. *Gayana Bot.* 46: 199–208.
- RODRÍGUEZ, R., C. MARTICORENA, D. ALARCÓN, C. BAEZA, L. CAVIERES, V. L. FINOT, N. FUENTES, A. KIESSLING, M. MIHOC, A. PAUCHARD, E. RUIZ, P. SANCHEZ & A. MARTICORENA. 2018. Catálogo de las plantas vasculares de Chile. *Gayana Bot.* 75: 1-430. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432018000100001>
- ROUX, J. P. 1997. A new species of *Polystichum* (Pteridophyta: Dryopteridaceae) from South Africa. *Bot. J. Linn. Soc.* 125: 35–43.
- ROUX, J. P. 2000. The genus *Polystichum* (Dryopteridaceae) in Africa. *Bull. Nat. Hist. Mus., Bot. ser.* 30: 33–79.
- ROUX, J. P. 2001. A review of the fern genus *Polystichum* (Pteropsida: Dryopteridaceae) in Madagascar and the Mascarene Region. *Adansonia* 23: 265-287.
- ROUX, J. P. 2004. The fern genus *Polystichum* (Pteropsida: Dryopteridaceae) in Macaronesia. *Syst. Biodivers.* 2: 147-161. <http://dx.doi.org/10.1017/S147720000400146X>
- ROUX, J. P. 2012. A revision of the fern genus *Dryopteris* (Dryopteridaceae) in sub-Saharan Africa. *Phytotaxa*, 70: 1-118. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.70.1.1>
- ROUX, J. P. & A. E. VAN WYK. 2000. Morphology and anatomy of the rhizome and frond in the African species of *Polystichum* (Pteropsida: Dryopteridaceae). *Bothalia* 30: 57–68. <http://dx.doi.org/10.4102/abc.v30i1.542>
- SANDOVAL ZAPOTITLA, E. 2005. *Técnicas aplicadas al estudio de la anatomía vegetal*. Cuadernos 38. Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México. UNAM, México D.F.
- SCHNEIDER, C. A., W. S. RASBAND & K. W. ELICEIRI. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature, Meth.* 9: 671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- SCHNEIDER, H., E. SCHUETTELPELZ, K. M. PRYER, R. CRANFILL, S. MAGALLON & R. LUPIA. 2004. Ferns diversified in the shadow of angiosperms. *Nature* 428: 553–557. <http://dx.doi.org/10.1038/nature02361>
- SCHNELLER, J. J. 1974. Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der *Dryopteris*

- felix-mas*-Gruppe 1. Teil. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 84: 195–217.
- SCHUETTPELZ, E. & K. M. PRYER. 2009. Evidence for a Cenozoic radiation of ferns in an angiosperm dominated canopy. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. PNAS* 106: 11200–11205.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0811136106>
- SHAH, S. N., M. AHMAD, M. ZAFAR, F. HADI, M. N. KHAN, A. NOOR, K. MALIK, N. RASHID, A. KAMAL, M. IQBAL & M. HUSSAIN. 2021. Application of spore morphology to solve identification problems in certain species of family Dryopteridaceae from Malakand Division, Pakistan. *Microsc. Res. Tech.* 84:1897-1910.
<https://doi.org/10.1002/jemt.23746>
- SHAH, S. N., M. AHMAD, M. ZAFAR, K. MALIK, N. RASHID, F. ULLAH, W. ZAMAN & M. ALI. 2018. A light and scanning electron microscopic diagnosis of leaf epidermal morphology and its systematic implications in Dryopteridaceae: Investigating 12 Pakistani taxa. *Micron.* 111: 36–49.
<https://doi.org/10.1016/j.micron.2018.05.008>
- SMITH, A. R., B. LEÓN, H. TUOMISTO, H. VAN DER WERFF, R. C. MORAN, M. LEHNERT & M. KESSLER. 2005. New records of pteridophytes for the flora of Peru. *SIDA, Contrib. Bot.* 21: 2321–2342.
<https://www.jstor.org/stable/41968530>
- SOCOLSKY, C., M. A. HERNÁNDEZ & A. BARDÓN. 2012. Fern acylphloroglucinols: structure, location, and biological effects studies. In: ATTA-UR-Rahman (ed.), *Natural products chemistry*, vol.5, pp. 105–157. Elsevier, Amsterdam.
- SOLTIS, P. S., D. E. SOLTIS & E. R. ALVERSON. 1987. Electrophoretic and morphological confirmation of interspecific hybridization between *Polystichum kruckebergii* and *P. munitum*. *Am. Fern J.* 77: 42–49.
<http://dx.doi.org/10.2307/1547439>
- TRYON, R. M. & R. G. STOLZE. 1991. Pteridophyta of Peru. Part. IV. 17. Dryopteridaceae. *Fieldiana, Bot., n.s.* 27: 1–176.
- VAN COTTHEM, W. R. J. 1970a. Comparative morphological study of the fem stomata in the Filicopsida. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 40: 81–239.
- VAN COTTHEM, W. R. J. 1970b. A classification of stomatal types. *Bot. J. Linn. Soc.* 63: 235–246.
- VAN COTTHEM, W. R. J. 1973. Stomatal types and systematics. In: CRABBE, J. A. & B. A. THOMAS (eds.). *The phylogeny and classification of the ferns*, pp. 59–71. Academic, Nueva York, 1973.
- VASHEKA, O., G. PUGLIELLI, M. F. CRESCENTE, L. VARONE & L. GRATANI. 2017. Anatomical and morphological leaf traits of three evergreen ferns (*Polystichum setiferum*, *Polypodium interjectum* and *Asplenium scolopendrium*). *Am. Fern J.* 106: 258–268. <https://doi.org/10.1640/0002-8444-106.4.258>
- WAGNER, D. H. 1979. Systematics of *Polystichum* in western North America and north of Mexico. *Pteridología* 1: 1–64.
- ZARLAVSKY, G. E. 2014. *Histología Vegetal. Técnicas simples y complejas*. Sociedad Argentina de Botánica. Buenos Aires.
- ZHANG, L. B. 1996. Study on foliar epidermis of Chinese sect. *Metapolystichum* Tagawa and sect. *Neopolystichum* Ching (*Polystichum* Roth). *Chin. J. Appl. Environ. Biol.* 2: 361–368.
- ZHANG, L. B. & D. S. BARRINGTON. 2013. *Polystichum*. WU, Z.-Y., P. H. RAVEN & D.-Y. HONG (eds.), *Flora of China*, vol. 2–3, pp. 629–713. Science Press & Missouri Botanical Garden Press, Beijing.
- ZHANG, L. B. & H. HE. 2010. *Polystichum speluncicola* sp. nov. (sect. Haplopolystichum, Dryopteridaceae) based on morphological, palynological, and molecular evidence with reference to the non-monophyly of *Cyrtogonellum*. *Syst. Bot.* 35: 13–19.
<https://doi.org/10.1600/036364410790ff862605>
- ZHANG, L. B. & H. HE. 2011. *Polystichum fengshanense*, sp. nov. (sect. Haplopolystichum, Dryopteridaceae) from karst caves in Guangxi, China based on morphological, palynological, and molecular evidence. *Syst. Bot.* 36: 854–861.
<https://doi.org/10.1600/036364411x60487>



BIOLOGIA DA POLINIZAÇÃO DE ESPÉCIE ARBÓREA DE *CUPANIA*: DICOGAMIA SINCRONIZADA, FENÓTIPO GENERALISTA E PREDOMINÂNCIA DE ABELHAS SEM FERRÃO

POLLINATION BIOLOGY OF A TREE SPECIES OF *CUPANIA*: SYNCHRONOUS DICHO GAMY, GENERALIST PHENOTYPE AND PREDOMINANCE OF STINGLESS BEES

Alexandre Tomaz da Fonseca¹ & Leandro Freitas^{1*} 


SUMMARY

1. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rua Pacheco Leão 915, 22460-030, Rio de Janeiro – RJ, Brasil.

*leandro@jbrj.gov.br

Citar este artículo

TOMAZ DA FONSECA, A. & L. FREITAS. 2022. Biología da polinização de espécie arbórea de *Cupania*: dicogamia sincronizada, fenótipo generalista e predominância de abelhas sem ferrão. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 209-224.

 DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n2.35857>

Background and aims: We know little about the pollination biology of tropical tree species associated with the pollination system by diverse insects (DI). We studied the floral biology, breeding system, and floral visitors of *Cupania oblongifolia*.

M&M: Experiments and observations were carried out in an area of the Atlantic Forest. **Results:** The flowers are small and greenish and produce little nectar. The species is diclinous-monoecious but the anthesis of female and male flowers is temporally separated into the inflorescences, with little or no overlap (*i.e.*, synchronized dichogamy). Fruit set did not differ after cross- and self-pollinations and natural conditions, indicating the absence of both self-incompatibility and pollen limitation. Flowers of *C. oblongifolia* were visited by 87 species of Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera, and Coleoptera. Male flowers were more visited and 20 species visited the two morphs. Floral visitors were mostly rare and about 80% of the visits were made by Hymenoptera, mainly stingless bees. Two species of *Scaptotrigona* were eudominant.

Conclusions: The floral phenotype fits on the description of DI systems. Many species of insects were recorded but stingless bees predominated. Meliponini constitutes the most abundant anthophilous group in Neotropical forests, thus pollination systems associated with them are expected. Based on our results, it is possible to forecast that some species classified as DI based on floral phenotype and visitor richness may be strongly associated with a certain group of pollinators, denoting a lower degree of generalization.

KEY WORDS

Bees, ecological generalization, Meliponini, monoecious, plant- pollinator interactions, reproductive success, Sapindaceae.

RESUMO

Introdução e objetivos: Pouco sabemos acerca da biologia da polinização de espécies arbóreas tropicais com sistema de polinização por diversos insetos (DI). Estudamos a biologia floral, o sistema reprodutivo e os visitantes florais de *Cupania oblongifolia*.

M&M: Experimentos e observações foram feitos em uma área de Mata Atlântica.

Resultados: As flores são pequenas e esverdeadas e secretam pouco néctar. A espécie é díclina-monóica, mas a antese das flores femininas e masculinas é separada temporalmente nas inflorescências, com pouca ou sem sobreposição (*i.e.*, dicogamia sincronizada). A produção de frutos não diferiu após polinização cruzada, autopolinização e condições naturais, indicando não haver autoincompatibilidade nem limitação polínica. A espécie foi visitada por 87 espécies de Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera e Coleoptera. Flores masculinas foram mais visitadas e 20 espécies visitaram os dois morfos florais. A maioria dos visitantes florais foi rara e cerca de 80% das visitas foram de Hymenoptera, em particular abelhas sem ferrão. Duas espécies de *Scaptotrigona* foram eudominantes.

Conclusões: O fenótipo floral se encaixa na descrição do sistema DI. Muitos insetos foram registrados, mas abelhas sem ferrão predominaram. Meliponini constitui o grupo antófilo mais abundante nas florestas neotropicais, portanto, sistemas de polinização associados a elas são esperados. A partir de nossos resultados se pode projetar que parte das espécies classificadas como DI com base no fenótipo floral e riqueza de visitantes podem estar fortemente associadas a um grupo específico de polinizadores, o que denotaria um menor grau de generalização.


PALAVRAS CHAVE

Abelhas, generalização ecológica, interações planta-polinizador, Meliponini, monoecia, sucesso reprodutivo, Sapindaceae.

Recibido: 6 Dic 2021

Accepted: 23 May 2022

Publicado impreso: 30 Jun 2022

Editor: Gabriel Bernardello 

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

INTRODUÇÃO

Os sistemas de polinização das angiospermas têm sido interpretados sob diferentes pontos de vista em relação à evolução das interações entre plantas e polinizadores e o grau de especialização-generalização (Faegri & van der Pijl, 1979; Waser *et al.*, 1996; Fenster *et al.*, 2004; Ollerton *et al.*, 2007; Rosas-Guerreiro *et al.*, 2014; Armbruster, 2017; Martins *et al.*, 2022). Em virtude das diferenças morfológicas, fisiológicas e comportamentais entre visitantes florais é esperado que as pressões seletivas que estes exercem sobre os atributos florais de certa espécie sejam distintas, prevalecendo no sistema os polinizadores mais efetivos. Essa ideia é a base do “princípio do polinizador mais efetivo” (Stebbins, 1970) e encontra correspondência no conceito de síndromes de polinização (Faegri & van der Pijl, 1979), que implicitamente assume evolução em direção a sistemas de polinização especializados (Ávila Jr. & Freitas, 2011). Contudo, muitas espécies são polinizadas por uma ampla gama de espécies de visitantes, pertencentes a diferentes grupos taxonômicos, ou seja, constituem sistemas generalistas (Waser *et al.*, 1996). O predomínio de sistemas de polinização especialistas ou generalistas nas comunidades e a validade do conceito de síndromes estiveram na base dos principais debates na literatura internacional neste campo de estudo nas últimas décadas (e.g. Rosas-Guerreiro *et al.*, 2014; Armbruster, 2017; Dellinger, 2020). Apesar das divergências e lacunas, existe uma razoável concordância em torno de que as interações estão distribuídas em um gradiente entre extremos de especialização e generalização e que existem diferentes formas de se definir os sistemas de polinização como especializados e generalistas (Fenster *et al.*, 2004; Ollerton *et al.*, 2007; Armbruster, 2017).

Muitas espécies arbóreas nas florestas tropicais, com flores pequenas a inconspícuas, coloração pálida e com néctar em pequena quantidade e facilmente acessível, têm sido associadas a um sistema generalista de polinização por diversos pequenos insetos (Wardhaugh, 2015), ou sistema de polinização por diversos insetos (DI) (*sensu* Moreira & Freitas, 2020). Apesar de ter sido proposto há quase quatro décadas para espécies de árvores de uma comunidade de floresta tropical na Costa Rica (Bawa *et al.*, 1985; Bawa, 1990), foram realizados

muito poucos estudos de biologia da polinização de plantas com atributos florais do sistema DI (Moreira & Freitas, 2020). Plantas classificadas neste sistema são visitadas por insetos de diversos grupos (e.g., abelhas, besouros, borboletas, moscas e vespas) e têm características florais semelhantes às plantas classificadas em um sistema de polinização por abelhas pequenas, principalmente abelhas sem ferrão, proposto por Bawa & Opler (1975) para árvores tropicais com sistema sexual dióico. A diferenciação entre esses dois sistemas de polinização (i.e., DI e abelhas pequenas) tem como base a frequência de visitas dos polinizadores (Bawa *et al.*, 1985; Bawa, 1990), embora seja difícil se reconhecer os respectivos fenótipos florais, além de dificuldades para delimitação conceitual dos dois sistemas (Moreira & Freitas, 2020). Na verdade, o conjunto de espécies apontadas como polinizadas por diversos insetos pode de fato não constituir um único sistema de polinização e sim uma gama ampla de sistemas generalistas (*q.v.*, Martins *et al.*, 2022).

Abelhas sem ferrão (Apidae: Meliponini) constituem uma parcela importante dos visitantes florais em florestas tropicais, porém sua importância na polinização tem sido questionada (Janzen, 1975; Inouye *et al.*, 1980; Renner & Feil, 1993; Murphy & Breed, 2008). Embora espécies de Meliponini são capazes de percorrer distâncias em torno de 2 km em busca de alimento (Roubik & Aluja, 1983), essa capacidade não reflete necessariamente as distâncias usuais de forrageio, influenciada por outras variáveis, tais como localização e abundância de recursos alimentares, formas de orientação e marcação de trilhas de forrageamento e disponibilidade de locais de nidificação (Araujo *et al.*, 2004). Abelhas sem ferrão tendem a permanecer um longo tempo forrageando em apenas um indivíduo e por isso têm sido consideradas ineficientes quanto à movimentação intraespecífica de pólen, o que caracterizaria as interações como antagonistas (Janzen, 1975). Além disso, têm sido registradas obtendo recursos florais de modo inapropriado (pilhadores e ladrões de néctar e pólen, *sensu* Freitas, 2018), em flores com tamanho e morfologia adequadas para polinização por outros grupos (Murphy & Breed, 2008; Alves-dos-Santos *et al.*, 2016). Em contraste, outros trabalhos têm apontado que estas abelhas desempenhariam papel importante na polinização do dossel de florestas

tropicais, mesmo que promovendo mais autogamia e geitonogamia de que polinização cruzada (Bawa, 1977, 1980, 1990; Momose *et al.*, 1998; Ramalho, 2004; Pires & Freitas, 2008; Monteiro & Ramalho, 2010).

Sapindaceae possui cerca de 150 gêneros e 2000 espécies distribuídas em regiões tropicais e subtropicais, em sua maioria com flores díclinas (Somner *et al.*, 2015). *Cupania* é um dos maiores gêneros na família, com espécies que possuem inflorescências paniculadas terminais, com flores actinomorfas de coloração branca a amarelada e tamanho reduzido (Somner *et al.*, 2009). As flores femininas e masculinas apresentam, respectivamente, estaminódios e pistilódios bem desenvolvidos, dificultando a distinção dos morfos feminino e masculino (Stevens 2001). Espécies do gênero têm sido indicadas como tendo sistemas de polinização generalistas, devido ao fenótipo floral e ao registro de diversos insetos como visitantes florais, embora tenha sido registrada polinização principalmente por abelhas nas duas espécies neotropicais estudadas em detalhe (Bawa 1977; Ferreira 2009). Neste trabalho estudamos a biologia floral, sistema reprodutivo, sucesso reprodutivo e a composição dos visitantes florais de *Cupania oblongifolia* Mart. Os dados foram obtidos com o intuito de caracterizar o sistema de polinização da espécie e explorar aspectos da morfologia floral e da biologia reprodutiva que se relacionam aos visitantes florais.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo e espécie estudada

O trabalho foi realizado no Parque Nacional de Itatiaia (PNI) (em torno de 22° 27'44''S; 44° 36'15''W). O PNI está localizado a oeste do estado do Rio de Janeiro e ao sul de Minas Gerais, no Maciço de Itatiaia, um dos principais remanescentes de Mata Atlântica da Serra da Mantiqueira. Com uma área de aproximadamente 30.000 ha, a vegetação do PNI na faixa de 500-1500 m amsl (acima do nível médio do mar) de altitude é descrita como Floresta Ombrófila Densa Montana. O clima do Itatiaia é dividido em seis diferentes níveis altitudinais, sendo as cotas de 500 a 1000 m amsl caracterizadas, segundo a classificação de Köppen, como Cwa e Cfb com períodos frios

apresentando baixa pluviosidade e períodos quentes com alta pluviosidade (Segadas-Vianna & Dau, 1965).

Cupania oblongifolia é uma espécie arbórea heliófita de até 20 m de altura (Somner *et al.*, 2009), que ocorre predominantemente em formações florestais em estágios iniciais de sucessão secundária (Lorenzi, 1998). É endêmica do território brasileiro, sendo encontrada nas regiões Norte, Nordeste, Sul e Sudeste, nos domínios da Floresta Amazônica, Cerrado e Mata Atlântica (Somner *et al.*, 2015). Foi registrada na faixa altitudinal de 500 a 800 m amsl na floresta montana no PNI e em áreas limítrofes adjacentes. Em estudo sobre a composição florística e a estrutura de vegetação na floresta montana do PNI com árvores de DAP > 10 cm, esta espécie apresentou 7 indivíduos ha⁻¹ (Guedes-Bruni, 1998), embora sua abundância nas florestas do Itatiaia seja maior em áreas expostas a efeitos de borda (A.T. Fonseca, obs. pess.). O fruto é do tipo cápsula, trigono-piriforme apresentando três sementes com arilo alaranjado (Somner *et al.*, 2009). Material testemunho foi depositado no herbário do JBRJ (A.T. Fonseca, 05 - RB707038 e A.T. Fonseca, 06 - RB707040).

Biologia floral e polinizadores

A biologia floral foi estudada em campo e no laboratório, a partir de material coletado e armazenado em FAA 70%. A presença de osmóforos foi verificada por meio do teste do vermelho neutro (Dafni *et al.*, 2005). A viabilidade polínica foi estimada através do corante carmim acético (Dafni *et al.*, 2005), em grãos de pólen de anteras de flores estaminadas e pistiladas. A receptividade estigmática foi testada em campo pela reação com peróxido de hidrogênio a 3% (adaptado de Kearns & Inouye, 1995). Os testes foram feitos em diferentes fases ao longo da vida das flores, sendo associados à turgidez e coloração do estigma para posterior avaliação de duração da antese. Para determinar a longevidade e os recursos florais, flores pistiladas e estaminadas foram marcadas e ensacadas no início da antese e observadas até a senescência. Devido ao porte da espécie, andaimes de construção foram montados para acesso às flores.

Os polinizadores foram estudados durante o dia, através de observação direta e registradas por meio de câmera digital (Dafni *et al.*, 2005). O comportamento de forrageio foi registrado em

flores pistiladas e estaminadas e os visitantes que entraram em contato com os órgãos reprodutivos das flores dos dois morfos foram considerados polinizadores potenciais. A composição dos visitantes foi determinada primeiramente por meio de observações aleatórias e amostragens-piloto em diferentes plantas e horários do dia, totalizando 14 horas. Para registro da frequência dos visitantes florais foram realizadas sessões de coleta focal. Foram marcados oito indivíduos em pontos próximos a trilhas do Parque. Nas sessões de coleta focal, todos os visitantes de cinco ramos florais por indivíduo foram coletados com puçá. Foram realizadas oito sessões de coleta focal para cada morfo floral de 30 min cada, entre 10:00h e 14:00h, em dias sem chuva ao longo dos meses de abril, maio e junho. As espécies de visitantes florais coletados foram identificadas em laboratório com auxílio de literatura e consulta a especialistas. A dominância das espécies foi calculada para ambos os morfos pela fórmula $D\% = (i/t) \times 100$, sendo i o total de indivíduos de uma espécie e t o total de indivíduos coletados. A dominância foi categorizada em eudominante ($D \geq 10\%$), dominante ($5\% \leq D < 10\%$), subdominante ($2\% \leq D < 5\%$), recessiva ($1\% \leq D < 2\%$) e rara ($< 1\%$) (Friebe, 1983 *apud* Ferreira, 2009). Os visitantes florais coletados em ambos os morfos florais e com frequência superior a 5% foram observados sob microscópio estereoscópico para verificar a presença e localização de grãos de pólen (cabeça, tórax e pernas). Foi construída uma curva de acumulação de espécies (Legendre & Legendre, 1998) a partir do número de indivíduos coletados por espécie, a qual não alcançou a assíntota, indicando maior riqueza de espécies de visitantes florais do que o amostrado.

Sistema Reprodutivo

Para determinar o sistema reprodutivo foram realizados testes controlados de polinização manual. Foram selecionados quatro indivíduos nos quais inflorescências com botões foram isoladas com sacos de “voile”. Os cruzamentos foram realizados no primeiro dia de receptividade estigmática. Todos os tratamentos foram aplicados em cada um dos quatro indivíduos amostrados. As flores foram submetidas aos seguintes tratamentos: 1. flores não-manipuladas, flores pistiladas foram previamente ensacadas e deixadas intactas para

aferir a formação de frutos sem fertilização (*i.e.*, teste para apomixia); 2. autopolinização manual (pólen de flores masculinas), flores pistiladas foram polinizadas com o pólen de flores estaminadas do mesmo indivíduo (*i.e.*, geitonogamia); 3. autopolinização (pólen de flores femininas), flores pistiladas foram polinizadas com o pólen retirado dos estaminódios de flores pistiladas do mesmo indivíduo; 4. polinização cruzada (pólen de flores masculinas), flores pistiladas receberam pólen de flores masculinas de outro indivíduo a pelo menos 50 m de distância; 5. Polinização cruzada (pólen de flores femininas), flores pistiladas receberam pólen retirado dos estaminódios de flores pistiladas de outro indivíduo, a pelo menos 50 m de distância; e 6. Polinização natural, flores não-ensacadas foram marcadas e acompanhadas para observação da polinização em condições naturais. O sucesso de polinização em cada tratamento foi estimado pela “fruit set” em cada tratamento, por meio da contagem de frutos, aproximadamente cinco semanas após a antese. Os frutos estavam bem desenvolvidos após este período, mas ainda imaturos, o que foi feito com intuito de evitar efeito da intensa predação de sementes por larvas de lepidópteros na estimativa de fecundidade. A diferença na frutificação dos tratamentos foi analisada através do teste Qui-quadrado (χ^2) (Zar, 1999). A produção de frutos após polinização cruzada manual e em condições naturais foi comparada para cálculo do índice de limitação polínica ($I_{LP} = 1 - (F_c / F_{pc})$), sendo F_c a quantidade de frutos produzidos sob condições naturais e F_{pc} a quantidade de frutos produzidos sob polinização cruzada manual (Larson & Barrett, 2000).

RESULTADOS

Durante o período de estudo, *C. oblongifolia* floresceu de abril a julho e frutificou de agosto a outubro. A espécie apresentou dinâmica de floração alternada num mesmo indivíduo, com inflorescências bissexuadas contendo flores pistiladas separadas temporalmente das flores estaminadas, com pouca ou nenhuma sobreposição entre as fases sexuais (*i.e.*, dicogamia sincronizada). A quantidade de botões por inflorescência e de inflorescências por ramos florais foi de $357,6 \pm 284,9$ ($n = 20$) e $3,5 \pm 1,4$ ($n = 26$), respectivamente

(média \pm d.p., aqui em todo o texto). As flores são pentâmeras e possuem tamanho pequeno, com 3-4 mm de diâmetro e 4-6 mm de comprimento. As flores estaminadas apresentam um pistilo não funcional (i.e., pistilódio) com três óvulos vestigiais e um gineceu reduzido circundado por oito estames com anteras de coloração variando de alvaceata a vinácea e deiscência rimosa (Figura 1A). As flores pistiladas apresentam um pistilo bem desenvolvido com ovário contendo três óvulos de placentação axial (Figura 1B). O ovário é circundado por oito estaminódios, de mesma coloração que nas flores estaminadas, os quais produziram pólen, porém as anteras permaneceram fechadas durante toda antese. Alta porcentagem de grãos de pólen de ambos os morfos coraram com carmim acético, especificamente $97,8 \pm 0,29\%$ ($n = 3$) nas flores estaminadas e $98,4 \pm 0,90\%$ ($n = 3$) nas pistiladas. Em ambos os morfos, um nectário extrastaminal em forma de anel ocorre na base das flores, circundando os estames ou os estaminódios. As flores apresentaram um cheiro adocicado durante toda a antese. Os filetes e as anteras dos estames e estaminódios, o nectário e as pétalas de ambos os morfos reagiram ao teste de vermelho neutro, indicando a ocorrência de osmóforos. A antese das flores estaminadas durou em torno de seis dias, com o erguimento gradual de um a três estames por dia, seguido da abertura das anteras ($n = 15$ flores, 3 plantas). Não foi observado um horário específico de início da antese. Após a senescência das flores estaminadas, as flores pistiladas iniciavam a antese, com o erguimento completo do estigma em dois a quatro dias, permanecendo receptivas por cerca de três dias, quando ocorre a mudança de coloração e perda de turgidez do estigma ($n = 15$, 3 plantas). A produção de néctar em ambos os morfos não foi medida, mas sua presença foi constatada pela presença de gotículas ou filme brilhante sobre o nectário e inferida pela observação de insetos sorvendo a secreção.

Cupania oblongifolia depende de polinizadores pois não é apomítica, mas é autocompatível, frutificando após cruzamento autogâmico e geitonogâmico (Tabela 1), embora isso é limitado naturalmente pela dicogamia sincronizada. A frutificação não diferiu entre os tratamentos, exceto pelo sucesso menor após autopolinização manual realizada com pólen dos estaminódios das flores femininas (Tabela 1, $\chi^2 = 23,06$; $p = 0,05$; $n = 496$ e

5). Apesar desta diferença, houve frutificação após cruzamentos de autopolinização e de polinização cruzada utilizando pólen retirado dos estaminódios (Tabela 1).

Foram coletados 438 indivíduos de visitantes florais pertencentes a 87 morfoespécies de insetos de quatro ordens (Tabela 2, Figuras 2, 3). Maioria das visitas foi em flores masculinas, com 302 indivíduos (68,8%) de 62 espécies, enquanto que nas flores femininas foram 136 indivíduos (31,2%) de 45 espécies. Os morfos florais compartilharam 20 espécies (22,9%), sendo 13 de Hymenoptera, quatro de Diptera e três de Lepidoptera. Espécies de Hymenoptera tiveram maior abundância, com 79% do total de indivíduos coletados. Espécies de Diptera e Lepidoptera apresentaram abundâncias semelhantes, com 11% e 10% dos indivíduos, respectivamente (Tabela 2). A tribo Meliponini respondeu por mais de 70% dos indivíduos de espécies de Hymenoptera (Figura 4), sendo *Scaptotrigona bipunctata* (Figura 4A, B) a única espécie eudominante nas flores femininas e masculinas. Outra espécie que desempenhou papel importante na polinização foi *Scaptotrigona* sp.1, apresentando eudominância em flores masculinas e dominância em flores femininas. *Apis mellifera* (Figura 4C, D) apresentou subdominância para os dois morfos florais. Já *Paratrigona subnuda* (Hymenoptera: Meliponini) (Figura 4E, F) e *Urbanus dorantes dorantes* (Lepidoptera: HesperIIDae) tiveram dominância nas flores masculinas e femininas, respectivamente, embora tenham sido apenas recessiva e rara, respectivamente, nos morfos florais opostos. O restante dos visitantes florais foi considerado recessivo ou raro, com exceção de *Ornidia obesa* (Figura 3B), a qual apresentou dominância em flores femininas.

Os visitantes começavam as visitas às flores por volta das 7:00h, com maior frequência e riqueza de visitantes entre 10:00h e 14:00h. A partir deste horário, as visitas começavam a declinar, até não serem mais observadas por volta das 17:30h. Apenas espécies de Hymenoptera foram observadas buscando tanto pólen como néctar como recurso floral. Nestes casos, a coleta de pólen ocorreu preferencialmente na parte da manhã junto com a coleta do néctar, enquanto na parte da tarde, néctar foi o principal recurso explorado. A unidade de polinização foi a flor, com os insetos pousando

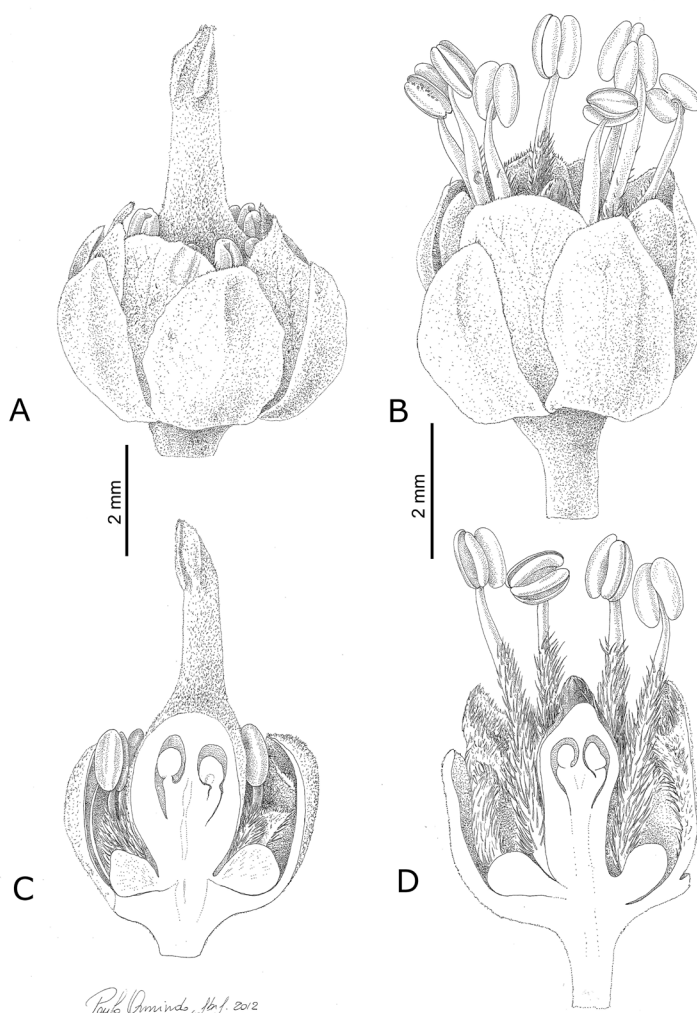


Fig. 1. Diferentes morfos florais de *Cupania oblongifolia*. **A.** Flor feminina (pistilada) apresentando pistilo desenvolvido e oito estaminódios com filetes reduzidos e anteras parcialmente encobertas pelos verticilos florais. **B.** Flor masculina (estaminada) apresentando estames desenvolvidos e um pistilódio com estilete pouco desenvolvido. **C.** Corte longitudinal da flor feminina mostrando o ovário e os óvulos desenvolvidos, e os estaminódios ao redor do ovário circundados pelo nectário. **D.** Corte longitudinal da flor masculina mostrando o ovário e óvulos pouco desenvolvidos, e os estames ao redor do ovário circundado pelo nectário.

diretamente sobre estas, embora muitas vezes se locomoviam pela inflorescência tocando mais de uma flor por visita. Os visitantes tocavam as estruturas reprodutivas das flores com a cabeça, tórax, abdômen, pernas ou asas (borboletas neste caso). Os insetos usualmente visitavam várias flores por inflorescência e várias inflorescências por indivíduo, permanecendo em cada inflorescência desde alguns segundos até cerca de 2 minutos, no

caso de alguns indivíduos de Meliponini. Pudemos observar indivíduos das espécies de *Scaptotrigona* e *Melipona* se movimentando entre indivíduos próximos de *C. oblongifolia* (i.e., menos que 10 m de distância entre eles) durante a realização das visitas às flores.

Mais de 90% de 47 indivíduos de *S. bipunctata* coletados em flores femininas apresentavam pólen de *C. oblongifolia* aderido ao corpo (Tabela 3). Nos

Tabela 1. Produção de frutos de *Cupania oblongifolia* após diferentes tratamentos de polinização na Mata Atlântica montana do Itatiaia, sudeste do Brasil. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) após comparação por teste Qui-quadrado (χ^2).

Tratamentos	Nº de flores	Nº de frutos (%)
Flores não-manipuladas (apomixia)	32	0
Geitonogamia manual (pólen de flores masculinas)	169	67 (40) ^a
Autopolinização manual (pólen de flores femininas)	82	14 (17) ^b
Polinização cruzada (pólen de flores masculinas)	63	28 (44) ^a
Polinização cruzada (pólen de flores femininas)	36	13 (36) ^a
Condições naturais	147	43 (29) ^a

Tabela 2. Frequências absolutas de visitantes florais de *Cupania oblongifolia*, coletados em flores femininas e masculinas, de abril a junho de 2011, na Mata Atlântica montana no Itatiaia, sudeste do Brasil. Abreviaturas: Ni = número de indivíduos, Dom = categoria de dominância, Eu = eudominante, D = dominante, Sd = subdominante, R = recessiva, Rr = rara; N = néctar; P = pólen; ? = incerto.

Táxon	Flores ♀		Flores ♂		Total	Recurso coletado
	Ni	Dom	Ni	Dom		
HYMENOPTERA						
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	7	Sd	10	Sd	17	N, P
<i>Augochloropsis</i> sp.1	1	R	0	Rr	1	N
<i>Augochloropsis</i> sp.2	0	Rr	1	Rr	1	N
<i>Augochloropsis</i> sp.3	1	R	0	Rr	1	N
<i>Bombus morio</i> Swederus, 1787	0	Rr	2	R	2	N
<i>Cephalotrigona captata</i> Smith, 1854	2	R	6	R	8	N, P
<i>Exomalopsis analis</i> Spinola, 1853	0	Rr	3	R	3	
<i>Melipona quadrfaciata</i> Lepeletier, 1836	1	R	1	Rr	2	N
<i>Melipona</i> cf. <i>rufiventris</i> Lepeletier, 1836	5	Sd	2	R	7	N, P
<i>Melipona</i> sp. 1	6	Sd	2	R	8	N, P
<i>Melipona</i> sp. 2	0	Rr	1	Rr	1	N, P
<i>Nanotrigona testaceicornis</i> Lepeletier, 1836	2	R	1	Rr	3	N, P
<i>Partamona</i> sp. 1	4	Sd	9	Sd	13	N, P
<i>Paratrigona subnuda</i> Moure, 1947	2	R	27	D	29	N, P
<i>Paratrigona</i> sp. 1	0	Rr	3	R	3	?
<i>Paratrigona</i> sp. 2	0	Rr	11	Sd	11	?
<i>Scaptotrigona bipunctata</i> Lepeletier, 1836	51	Eu	74	Eu	125	N, P
<i>Scaptotrigona xanthotricha</i> Moure, 1950	1	R	7	R	8	N, P
<i>Scaptotrigona</i> sp. 1	8	D	55	Eu	63	N, P
<i>Scaptotrigona</i> sp. 2	1	R	0	Rr	1	?
<i>Schwarziana quadripunctata</i> Lepeletier, 1836	1	R	15	Sd	16	N, P
<i>Trigona braueri</i> Friese, 1900	3	R	2	R	5	N, P
<i>Trigona spinipes</i> Fabricius, 1793	0	Rr	6	R	6	N, P
<i>Augochlorini</i> sp. 1	1	R	0	Rr	1	N

Táxon	Flores ♀		Flores ♂		Total	Recurso coletado
	Ni	Dom	Ni	Dom		
Augochlorini sp. 2	1	R	0	Rr	1	N
Augochlorini sp. 3	0	Rr	1	Rr	1	N
Hymenoptera sp. 1	1	R	0	Rr	1	N
Hymenoptera sp. 2	0	Rr	1	Rr	1	N
Hymenoptera sp. 3	0	Rr	1	Rr	1	N
Hymenoptera sp. 4	0	Rr	1	Rr	1	N
Hymenoptera sp. 5	0	Rr	1	Rr	1	N
Hymenoptera sp. 6	0	Rr	1	Rr	1	N
Hymenoptera sp. 7	0	Rr	1	Rr	1	N
Hymenoptera sp. 8	1	R	0	Rr	1	N
Hymenoptera sp. 9	1	R	0	Rr	1	N
DIPTERA						
<i>Copestylum</i> sp.1	1	Rr	3	Rr	4	?
<i>Eristalis</i> sp.1	0	Rr	1	Rr	1	?
<i>Limnophora</i> sp.1	0	R	1	Rr	1	?
<i>Microdon</i> sp.1	0	Rr	1	Rr	1	?
<i>Ormidia obesa</i> Fabricius, 1775	2	Rr	7	R	9	N, P?
<i>Palpada</i> sp. 1	0	Rr	8	R	8	N, P?
<i>Palpada</i> sp. 2	2	R	3	R	5	N, P?
<i>Palpada</i> sp. 3	0	Rr	2	Rr	2	N, P?
<i>Toxomerus</i> sp. 1	0	Rr	1	Rr	1	?
<i>Toxomerus</i> sp. 2	0	Rr	1	Rr	1	?
Stratiomyidae sp. 1	0	Rr	1	Rr	1	?
Syrphidae sp. 1	0	Rr	1	Rr	1	N, P?
Syrphidae sp. 2	0	Rr	1	Rr	1	N, P?
Tachinidae sp. 1	0	R	1	R	1	?
Tachinidae sp. 2	0	Rr	1	Rr	1	?
Tachinidae sp. 3	0	R	1	Rr	1	?
Tachinidae sp. 4	1	R	0	R	1	?
Tachinidae sp. 5	0	Rr	1	R	1	?
Tachinidae sp. 6	0	R	1	R	1	?
Diptera sp. 1	0	Rr	2	Rr	2	?
Diptera sp. 2	1	Rr	2	Rr	3	?
Diptera sp. 3	0	Rr	1	Rr	1	?
LEPIDOPTERA						
<i>Actinote equatoria</i> (H. Bates, 1864)	3	R	1	Rr	4	N
<i>Actinote melanisans</i> Oberthür, 1917	1	R	0	Rr	1	N
<i>Adelpha</i> sp. 1	0	Rr	1	Rr	1	N
<i>Episcada</i> sp. 1	0	Rr	1	Rr	1	N
<i>Episcada</i> sp. 2	0	Rr	1	Rr	1	N
<i>Eurema</i> sp. 1	0	Rr	1	Rr	1	N
<i>Pereute</i> sp. 1	1	R	0	Rr	1	N
<i>Phaleochlaena lampra</i> Prout, 1918	1	R	0	Rr	1	N
<i>Placidula eurnassa</i> (C. Felder & R. Felder, 1860)	0	Rr	3	R	3	N
<i>Urbanus dorantes dorantes</i> (Stoll, 1790)	8	D	1	Rr	9	N
<i>Urbanus proteus</i> (Linnaeus, 1758)	1	R	0	Rr	1	N

Táxon	Flores ♀		Flores ♂		Total	Recurso
	Ni	Dom	Ni	Dom		
Nymphalidae sp. 1	0	Rr	1	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 1	1	R	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 2	1	R	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 3	1	R	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 4	1	R	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 5	1	R	1	Rr	2	N
Lepidoptera sp. 6	1	R	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 7	1	R	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 8	1	R	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 9	0	Rr	1	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 10	1	R	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 11	0	Rr	1	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 12	1	R	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 13	1	R	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 14	1	Rr	0	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 15	0	R	1	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 16	0	Rr	1	Rr	1	N
Lepidoptera sp. 17	1	R	0	Rr	1	N
COLEOPTERA						
Cantharidae sp. 1	0	Rr	1	Rr	1	?
Total de Indivíduos	136		302		438	
Total de Espécies	45		62		87	

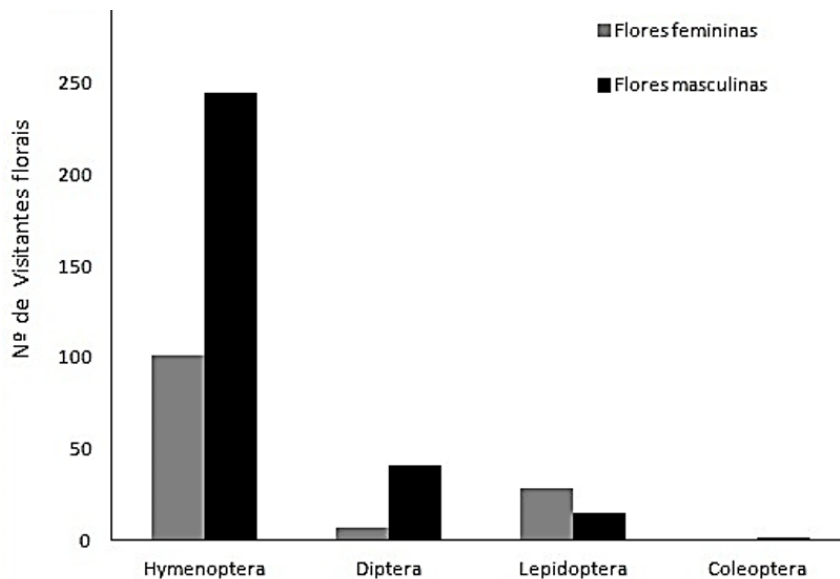


Fig. 2. Frequência acumulada de indivíduos de visitantes florais de espécies de Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera e Coleoptera, coletados em flores masculinas e femininas de *Cupania oblongifolia*, na Mata Atlântica montana do Itatiaia, sudeste do Brasil.



Fig. 3. Exemplo de visitantes florais das diferentes ordens de insetos registradas em flores masculinas de *Cupania oblongifolia* na Mata Atlântica montana do Itatiaia, sudeste do Brasil. **A:** Hymenoptera: *Melipona* cf. *rufiventris* (Meliponini, Apidae). **B:** Diptera: *Ornidia obesa* (Syrphidae). **C:** Lepidoptera: *Placidula euryanassa* **D:** Coleoptera: Cantharidae sp.

Tabela 3. Frequência de indivíduos (%) com pólen aderido a diferentes partes do corpo para os principais visitantes (categorias de dominância) coletados em flores femininas de *Cupania oblongifolia* em Mata Atlântica montana. Abreviaturas: N = número de indivíduos analisados; Dom = categoria de dominância da espécie; Eu = eudominante; D = dominante; Sd = subdominante; R = recessiva.

Táxon	Categoria de dominância e tamanho amostral (indivíduos)		Porcentagem de indivíduos com presença de pólen (partes do corpo)		
	Dom	N	Cabeça	Tórax	Pernas
HYMENOPTERA					
<i>Scaptotrigona bipunctata</i>	Eu	47	93	91	94
<i>Scaptotrigona</i> sp. 1	D	7	100	100	85
<i>Melipona</i> cf. <i>rufiventris</i>	Sd	4	100	75	75
<i>Partamona</i> sp. 1	Sd	4	100	75	50
<i>Melipona</i> sp. 1	Sd	3	100	100	100
<i>Trigona braueri</i>	R	1	100	100	100
LEPIDOPTERA					
<i>Urbanos dorantes</i>	D	8	0	0	12



Fig. 4. Abelhas sociais coletando néctar em flores de *Cupania oblongifolia* na Mata Atlântica montana do Itatiaia, sudeste do Brasil. O principal polinizador da espécie, *Scaptotrigona bipunctata* em flor feminina (A) e masculina (B). Note pólen depositado na cabeça. A espécie exótica *Apis mellifera*, um polinizador de importância secundária, visitando flores femininas (C) e masculinas (D). *Paratrigona subnuda*, cuja importância na polinização é reduzida, pois visitam raramente as flores femininas (E), apesar de muito frequentes em flores masculinas (F). Apesar do tamanho reduzido, durante as visitas caminham sobre as flores e tocam o estigma ou as anteras com as pernas e porção ventral do corpo.

demais meliponíneos analisados sob microscópio estereoscópico, todos os indivíduos amostrados tinham presença de pólen de *C. oblongifolia*, ao menos na cabeça. Somente 12% dos indivíduos de *U. dorantes* (n = 8) apresentaram pólen aderido ao corpo, sendo apenas nas pernas e em pequena quantidade em comparação com as abelhas.

DISCUSSÃO

O sistema de polinização de *C. oblongifolia* abarca aspectos de generalização, mas pode ser enquadrado como um caso de especialização em grupo funcional (*sensu* Ollerton *et al.*, 2007; Armbruster 2017). Isso porque, embora uma alta riqueza de espécies de polinizadores de diferentes ordens tenha sido registrada nas flores desta espécie, abelhas Meliponini foram responsáveis pela maioria das visitas em ambos os morfos. Mais que isso, foi possível identificar uma espécie como polinizador principal, já que *Scaptotrigona bipunctata* respondeu por quase metade da frequência de visitas de polinizadores em flores femininas. Esses resultados se assemelham aos de outros sistemas de polinização em que ocorre especialização funcional em situação de generalização ecológica (Ollerton *et al.*, 2007; Narbona & Dirzo, 2010; Niemirski & Zych, 2011; Bartoš *et al.*, 2015; Martins & Freitas 2018).

Elevada frequência abelhas Meliponini foi observada em outras espécies de *Cupania* (Bawa 1977; Ferreira 2009). Em *C. guatemalensis* (Turcz.) Radlk. na América Central, os polinizadores observados foram predominantemente espécies de *Trigona* (Bawa 1977), enquanto que em *C. vernalis* Cambess. no sul do Brasil, o principal polinizador foi *S. bipunctata* (Ferreira 2009), tal como em *C. oblongifolia* no Itatiaia (ver também Ramalho, 1990 para *C. cinerea* Poepp. & Endl.). Variações espaço-temporais na fauna antófila são um componente importante dos sistemas de polinização, em particular nas flores com fenótipo floral generalista. Entretanto, os resultados dos estudos realizados em *Cupania* indicam que a polinização por abelhas sem ferrão é uma característica disseminada no gênero.

Apesar da elevada frequência de visitas a flores, abelhas sem ferrão supostamente têm pouca movimentação entre plantas coespecíficas e por isso têm sido consideradas como promotoras de autogamia e geitonogamia, conferindo pouco ou nenhuma

polinização cruzada (Janzen 1975; Ramalho, 2004; Monteiro & Ramalho 2010). Isso seria crítico para a reprodução sexual de uma espécie como *C. oblongifolia*, que requer transferência de pólen entre indivíduos, apesar da autocompatibilidade. Porém, observamos a presença de pólen na maioria das abelhas sem ferrão que coletamos nas flores femininas. Além disso, não encontramos diferenças na frutificação após cruzamentos cruzados e em condições naturais (*i.e.*, ausência de limitação polínica), indicando que os polinizadores realizaram movimento de pólen entre coespecíficos, em níveis no mínimo no limiar de capacidade de produção de frutos da espécie. A efetividade dos polinizadores pode ser otimizada pela alta densidade de indivíduos de *C. oblongifolia* na área de estudo (Fonseca & Freitas, dados não publ.). Uma explicação alternativa seria contribuição do vento na polinização (e.g. Zamudio *et al.*, 2021), o que não foi avaliado.

O papel das abelhas sem ferrão na polinização é um tema ambivalente. Por um lado, tendem a forragear próximo ao ninho, recrutam outros indivíduos com grande eficiência, umedecem cargas de pólen com néctar para adesão na corbícula e podem danificar partes florais em busca de recursos (exemplos em Roubik, 1989; Thorp, 2000; Nieh, 2004; León *et al.*, 2015; Leonhardt, 2017). Entretanto, o comportamento de forrageio de abelhas sem ferrão é muito variável, dependendo de características da espécie e das suas interações com outras abelhas, bem como da comunidade de plantas e de atributos da paisagem (Biesmeijer & Slaa, 2004). A fecundidade de *C. oblongifolia* no Itatiaia indica que a polinização por abelhas sem ferrão foi efetiva. Isso pode refletir a combinação de dois aspectos, primeiro a intensidade de floração de *C. oblongifolia*, já que floração massiva foi associada a maior chance de polinização por abelhas sem ferrão (Ramalho, 2004).

Além disso, as flores pistiladas de *C. oblongifolia* ocorrem separadas temporalmente das flores estaminadas num mesmo indivíduo ao longo da floração, ou seja, ocorrência de dicogamia sincronizada (Lloyd & Webb, 1986; ou dioícia funcional, Cruden, 1988). Floração em sequência sincronizada da qual ocorre pouca ou nenhuma sobreposição entre as fases pistilada e estaminada é conhecida para várias espécies de Sapindaceae (Cruden, 1988; Lima *et al.*, 2016), inclusive em *Cupania* (Bawa, 1977; Ferreira, 2009). Essa alternância entre as funções sexuais da planta impede

ou pelo menos minimiza as chances de autogamia e geitonogamia, enquanto aumenta as chances da polinização cruzada (Bawa, 1977; Cruden, 1988). Assim, a floração massiva acarretaria em alta visitação e a dicogamia sincronizada favoreceria o fluxo de pólen entre indivíduos de *C. oblongifolia*. Em suma, nossos resultados se somam a outros estudos que indicam que Meliponini constitui importante grupo de polinizadores de espécies arbóreas na região Neotropical (Roubik, 1989; Pires & Freitas, 2008; Moreira & Freitas, 2020; Bueno *et al.*, 2021).

A ausência de sistema de incompatibilidade era esperada em *C. oblongifolia*. Existe uma estreita associação entre dicogamia sincronizada e autocompatibilidade, com poucas exceções (Cruden, 1988). A dicogamia sincronizada promove a polinização cruzada impedindo ou pelo menos diminuindo as chances de ocorrerem autogamia ou geitonogamia (Bawa, 1977; Cruden, 1988). As autopolinizações manuais com pólen retirado dos estaminódios (i.e. de anteras fechadas) das flores femininas apresentaram formação de frutos, indicando sua viabilidade. Em *Cupania guianensis* Miq. (= *Cupania scrobiculata* Rich.) os grãos de pólen retirados de estaminódios também se apresentaram viáveis quando corados, embora tratamentos de polinização manual não tenham sido realizados (Bawa, 1977). A produção de pólen nos estaminódios das flores femininas de *Cupania* é difícil de explicar em uma perspectiva de custo energético, podendo refletir peculiaridades da ontogenia floral, tais como efeitos de pleiotropia.

O fato dos estaminódios das flores femininas de *C. oblongifolia* não sofrerem deiscência, mesmo possuindo grãos de pólen viáveis, pode refletir pressões seletivas contra a autofertilização e para atratividade das flores femininas. Essas características das flores de *C. oblongifolia* sugerem haver mimetismo de flores masculinas por flores femininas, o que tem sido apontado na literatura como responsável pela atração e aumento da frequência nas flores femininas de agentes polinizadores em busca dos recursos oferecidos pelas flores masculinas (e.g., Baker 1976; Ågren *et al.*, 1986; Castillo *et al.*, 2012; Yadav *et al.*, 2020). Tal mimetismo é amplamente distribuído em plantas monoicas e dioicas e é apontado como resultante de competição intraespecífica por polinizadores (Dafni, 1984).

CONCLUSÃO

Nossos resultados se somam a outros estudos, os quais têm mostrado que espécies com flores pequenas de simetria radial e néctar acessível, usualmente apontadas como generalistas associadas a insetos de diversos grupos, podem na verdade apresentar sistemas de polinização com certo grau de especialização. Abordagens que descrevam a efetividade dos polinizadores permitem melhor compreensão acerca destes sistemas de polinização e, embora não seja o ideal, medidas de frequência já fornecem um avanço em relação à riqueza de espécies de visitantes isoladamente (Martins *et al.*, 2022). O agrupamento de espécies em um sistema de polinização por diversos insetos (*sensu* Bawa, 1990) não diferencia possíveis graus de especialização em certas espécies de polinizadores ou mesmo em um grupo funcional (*q.v.*, Moreira & Freitas, 2020). Neste sentido, uma questão fundamental para o entendimento da ecologia e evolução dos sistemas de polinização, particularmente em florestas tropicais, é se a polinização por diversos insetos representa um sistema convergente, ou seja, uma unidade definida nas comunidades, ou se trata de diversos conjuntos de atributos florais que determinam sistemas de polinização distintos, tanto em termos do grau de generalização, como dos principais grupos de polinizadores.

CONTRIBUIÇÃO DOS AUTORES

Os dois autores propuseram os objetivos, definiram os procedimentos de coleta, realizaram coletas, redigiram o manuscrito e formataram a submissão, com maior contribuição de ATF, o qual também realizou análises estatísticas e laboratoriais e formatou as figuras.

AGRADECIMENTOS

A Maria Cristina Gaglianone (UENF) pelo auxílio na identificação das abelhas; Marcia Couri (MN-UFRJ) pela identificação das moscas; a Pedro Acevedo-Rodríguez (Smithsonian Institute) e Genise Somner (UFRRJ) pela confirmação da identificação de *C. oblongifolia* e discussões

acerca do gênero; a Anna Karla da Venda pelo auxílio nas coletas de campo; a Carolina Saad pela ajuda nas análises laboratoriais; Alexandre Christo (*in memoriam*) pela ajuda nas análises estatísticas; aos proprietários do sítio Rancho Fundo pela permissão de estudo e receptividade; ao ICMBio e à equipe do PNI pela autorização de pesquisa e apoio logístico ao estudo; ao Projeto Biodiversidade do Bioma Mata Atlântica - PROBIO II/MCT/JBRJ pelo apoio financeiro parcial; à CAPES pela concessão de bolsa de mestrado a ATF; ao CNPq e FAPERJ pelas bolsas de Produtividade em Pesquisa e Cientista do Nosso Estado, respectivamente, a LF. Este trabalho faz parte da Dissertação de Mestrado de ATF, apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica do Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

BIBLIOGRAFÍA

- ÂGREN, J., T. ELMQVIST & A. TUNLID. 1986. Pollination by deceit, floral sex ratios and seed set in dioecious *Rubus chamaemorus* L. *Oecologia* 70: 332-338. <https://doi.org/10.1007/BF00379493>
- ALVES-DOS-SANTOS, I., C. I. SILVA, M. PINHEIRO & A. M. P. KLEINERT. 2016. Quando um visitante floral é um polinizador? *Rodriguésia* 67: 295-307. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201667202>
- ARAÚJO, E. D., M. COSTA, J. CHAUD-NETTO & H. G. FOWLER. 2004. Body size and flight distance in stingless bees (Hymenoptera: Meliponini): inference of flight range and possible ecological implications. *Braz. J. Biol.* 64: 563-568. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842004000400003>
- ARMBRUSTER, W. S. 2017. The specialization continuum in pollination systems: diversity of concepts and implications for ecology, evolution and conservation. *Funct. Ecol.* 31: 88-100. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12783>
- ÁVILA JR, R. S. & L. FREITAS. 2011. Frequency of visits and efficiency of pollination by diurnal and nocturnal lepidopterans for the dioecious tree *Randia itatiaiae* (Rubiaceae). *Aust. J. Bot.* 59: 176-184. <https://doi.org/10.1071/BT10280>
- BAKER, H. G. 1976. "Mistake pollination" as a reproductive system with special reference to the Caricaceae. In: BURLEY, J. & B. T. STYLES (eds.), *Tropical tree: variation, breeding and conservation*, pp. 161-169. Academic Press, London.
- BARTOŠ, M., R. TROPEK, L. SPITZER, E. PADYŠÁKOVÁ, P. JANŠTA, J. STRAKA, M. TKOČ & Š. JANEČEK. 2015. Specialization of pollination systems of two co-flowering phenotypically generalized *Hypericum* species (Hypericaceae) in Cameroon. *Arthropod-Plant Interact.* 9: 241-252. <https://doi.org/10.1007/s11829-015-9378-8>
- BAWA, K. S. 1977. The reproductive biology of *Cupania guatemalensis* Radlk. (Sapindaceae). *Evolution* 31: 52-63. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1977.tb00981.x>
- BAWA, K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 15-39. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.000311>
- BAWA, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21: 399-422. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.21.110190.002151>
- BAWA, K. S. & P. A. OPLER. 1975. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* 29: 167-179. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1975.tb00824.x>
- BAWA, K. S., S. H. BULLOCK, D. R. PERRY, R. E. COVILLE & M. H. GRAYUM. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *Amer. J. Bot.* 72: 346-356. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1985.tb05358.x>
- BIESMEIJER, J. C. & E. J. SLAA. 2004. Information flow and organization of stingless bee foraging. *Apidologie* 35: 143-157. <https://doi.org/10.1051/apido:2004003>
- BUENO, F. G. B., L. KENDALL, D. A. ALVES, M. L. TAMARA, T. HEARD, T. LATTY & R. GLOAG. 2021. Stingless bee floral visitation in the global tropics and subtropics. *bioRxiv* 2021.2004.2026.440550. <https://doi.org/10.1101/2021.04.26.440550>
- CASTILLO, R. A., H. CABALLERO, K. BOEGE, J. FORNONI & C. A. DOMÍNGUEZ. 2012. How to cheat when you cannot lie? Deceit pollination in *Begonia gracilis*. *Oecologia* 169: 773-782. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2250-y>
- CRUDEN, R. W. 1988. Temporal dioecism: systematic breadth, associated traits, and temporal patterns. *Bot. Gaz.* 149: 1-15. <https://doi.org/10.1086/337684>
- DAFNI, A. 1984. Mimicry and deception in pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 259-278. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.001355>
- DAFNI, A., P. G. KEVAN & B. C. HUSBAND. 2005. *Practical pollination biology*. Cambridge, Ontario.

- DELLINGER, A. S. 2020. Pollination syndromes in the 21st century: where do we stand and where may we go? *New Phytol.* 228: 1193-1213. <https://doi.org/10.1111/nph.16793>
- FAEGRI, K. & L. van der PIJL. 1979. *The principles of pollination ecology*. 3a ed. Pergamon Press, Oxford. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-023160-0.50020-7>
- FENSTER, C. B., W. S. ARMBRUSTER, P. WILSON, M. R. DUDASH & J. D. THOMSON. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Ann. Rev. Ecol., Evol., Syst.* 35: 375-403. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347>
- FERREIRA, D. L. 2009. *Interações entre Cupania vernalis Camb. (Sapindaceae) e insetos antófilos em fragmentos florestais no sul do Brasil*. Tese de Doutorado, Pontifícia Universidade Católica, Porto Alegre.
- FREITAS L. 2018. Precisamos falar sobre o uso impróprio de recursos florais. *Rodriguésia* 69: 2223-2238. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201869446>
- GUEDES-BRUNI, R. R. 1998. *Composição, estrutura e similaridade florística de dossel em seis unidades fisionômicas de Mata Atlântica no Rio de Janeiro*. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- INOUE, R. S., G. S. BYERS & J. H. BROWN. 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology* 61: 1344-1351. <https://doi.org/10.2307/1939043>
- JANZEN, D. H. 1975. *Ecology of plants in the tropics*. Studies in Biology 58. Edward Arnold, Londres.
- KEARNS, C. A. & R. S. INOUE. 1995. *Techniques for pollination biologists*. Univ. Press Colorado, Niwot.
- LARSON, B. M., S. C. BARRETT. 2000. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biol. J. Linn. Soc.* 69: 503-520. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb01221.x>
- LEGENDRE, P. & L. LEGENDRE. 1998. *Numerical ecology*. 2a ed. Elsevier, Amsterdam.
- LEÓN, A., C. ARIAS-CASTRO, M. A. RODRÍGUEZ-MENDIOLA, R. MEZA-GORDILLO, F. A. GUTIÉRREZ-MICELI, & J. C. NIEH. 2015. Colony foraging allocation is finely tuned to food distance and sweetness even close to a bee colony. *Entomol. Exp. Appl.* 155: 47-53. <https://doi.org/10.1111/eea.12283>
- LEONHARDT, S.D. 2017. Chemical ecology of stingless bees. *J. Chem. Ecol.* 43: 385-402. <https://doi.org/10.1007/s10886-017-0837-9>
- LIMA, H., G. SOMNER & A. GIULIETTI. 2016. Duodichogamy and sex lability in Sapindaceae: the case of *Paullinia weinmannifolia*. *Pl. Syst. Evol.* 302: 109-120. <https://doi.org/10.1007/s00606-015-1247-5>
- LLOYD, D. G. & C. J. WEBB. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. *New Zeal. J. Bot.* 24: 135-162. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1986.10409725>
- LORENZI, H. 1998. *Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas*. Instituto Plantarum, Nova Odessa.
- MARTINS, C. & L. FREITAS. 2018. Functional specialization and phenotypic generalization in the pollination system of an epiphytic cactus. *Acta Bot. Bras.* 32: 359-366. <https://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0335>
- MARTINS, C., M. REGINATO, J. M. GÓMEZ & L. FREITAS. 2022. Phylogenetic conservation and shifts of pollination niche in generalist epiphytic cacti. *Persp. Pl. Ecol. Evol. Syst.* 54: 125650. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2021.125650>
- MOMOSE K., T. YUMOTO, T. NAGAMITSU, M. KATO, H. NAGAMASU, S. SAKAI, R. HARRISON, T. ITIOKA, A. HAMID & T. INOUE. 1998. Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. *Amer. J. Bot.* 85:1477-1501. <https://doi.org/10.2307/2446404>
- MONTEIRO, D. & M. RAMALHO. 2010. Abelhas generalistas (Meliponina) e o sucesso reprodutivo de *Stryphnodendron pulcherrimum* (Fabales: Mimosaceae) com florada em massa na Mata Atlântica, BA. *Neotrop. Entomol.* 39: 519-526. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2010000400009>
- MOREIRA, M. M. & L. FREITAS. 2020. Review of the pollination system by small diverse insects. *Neotrop. Entomol.* 49: 472-481. <https://doi.org/10.1007/s13744-020-00779-6>
- MURPHY, C. M. & M. D. BREED. 2008. Nectar and resin robbing in stingless bees. *Amer. Entomol.* 54: 36-44. <https://doi.org/10.1093/ae/54.1.36>
- NARBONA, E. & R. DIRZO. 2010. A reassessment of the function of floral nectar in *Croton suberosus* (Euphorbiaceae): a reward for plant defenders and pollinators. *Amer. J. Bot.* 97: 672 - 679. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900259>

- NIEH, J. 2004 Recruitment communication in stingless bees (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). *Apidologie* 35: 159-182. <https://doi.org/10.1051/apido:2004007>
- NIEMIRSKI, R. & M. ZYCH. 2011. Fly pollination of dichogamous *Angelica sylvestris* (Apiaceae): how (functionally) specialized can a (morphologically) generalized plant be? *Pl. Syst. Evol.* 294: 147-158. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0454-y>
- OLLERTON, J., A. KILLICK, E. LAMBORN, S. WATTS, & M. WHISTON. 2007. Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower. *Taxon* 56: 717-728. <https://doi.org/10.2307/25065855>
- PIRES, J. P. A. & L. FREITAS. 2008. Reproductive biology of two tree species of Leguminosae in Montane Rain Forest in southeastern Brazil. *Flora* 203: 491-498. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2007.10.002>
- RAMALHO, M. 1990. Foraging by stingless bees of the genus *Scaptotrigona* (Apidae, Meliponinae). *J. Apic. Res.* 29: 61-67. <https://doi.org/10.1080/00218839.1990.11101198>
- RAMALHO, M. 2004. Stingless bees and mass flowering trees in the canopy of Atlantic Forest: a tight relationship. *Acta Bot. Bras.* 18: 37-47. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062004000100005>
- RENNER, S. S. & J. P. FEIL. 1993. Pollinators of tropical dioecious angiosperms. *Amer. J. Bot.* 80: 1100-1107. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1993.tb15337.x>
- ROSAS-GUERRERO, V., R. AGUILAR, S. MARTÉN-RODRÍGUEZ, L. ASHWORTH, M. LOPEZARAIZA-MIKEL, J. M. BASTIDA & M. QUESADA. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecol. Lett.* 17: 388-400. <https://doi.org/10.1111/ele.12224>
- ROUBIK, D. W. 1989. *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge Tropical Biology Series. Cambridge Univ. Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511574641>
- ROUBIK, D. W. & M. ALUJA. 1983. Flight ranges of *Melipona* and *Trigona* in tropical forest. *J. Kansas Entomol. Soc.* 56: 217-222.
- SEGADAS-VIANNA, F. & L. DAU. 1965. Ecology of Itatiaia range, southeastern Brazil. II. Climates and altitudinal climatic zonation. *Arq. Mus. Nac. (Rio de J.)* 53: 31-53.
- SOMNER, G. & M. S. FERRUCCI. 2009. Sapindaceae. In: WANDERLEY, M. G. L., G. J. SHEPHERD, T. S. MELHEM, A. M. GIULIETTI & S. E. MARTINS (eds.), *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*, vol. 6, pp. 195-256. Instituto de Botânica, São Paulo.
- SOMNER, G.V., M. S. FERRUCCI, P. ACEVEDO-RODRÍGUEZ, R. O. PERDIZ, R. L. G. COELHO & H. MEDEIROS. 2015. *Sapindaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil*. [online]. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB216>. [Acesso: 05 Novembro 2019].
- STEBBINS, G. L. 1970. Adaptative radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: Pollination mechanisms. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 307-326. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.01.110170.001515>
- STEVENS, P. F. 2001 (onwards). *Angiosperm Phylogeny Website - Version 14* [online]. Disponível em: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> [Acesso: 20 Outubro 2021].
- THORP, R. W. 2000. The collection of pollen by bees. *Pl. Syst. Evol.* 222: 211-223. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6306-1_11
- WARDHAUGH C. W. 2015. How many species of arthropods visit flowers? *Arthropod-Plant Interact.* 9: 547-565. <https://doi.org/10.1007/s11829-015-9398-4>
- WASER, N. M., L. CHITTKA, M. V. PRICE, N. M. WILLIAMS & J. OLLERTON. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060. <https://doi.org/10.2307/2265575>
- YADAV, N., A. K. PANDEY & A. K. BHATNAGAR. 2020. Pollination biology and breeding system of maple species *Acer oblongum* Wall. ex DC. (Sapindaceae) showing mixed syndromes of wind and insect pollination. *Proc. Natl. Acad. Sci., India, Section B* 90: 489-500. <https://doi.org/10.1007/s40011-019-01120-x>
- ZAMUDIO, F., M. GATTI, N. I. HILGERT, L. J. ÁLVAREZ, P. MULIERI, R. AGUILAR & L. ASHWORTH. 2021. Insects or Wind? New findings on the pollination system of *Euterpe edulis* (Arecaceae). *Arthropod Plant Interact.* 15: 503-516. <https://doi.org/10.1007/s11829-021-09836-2>
- ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. 3ª ed. Prentice-Hall, New Jersey.



HIDROGEL Y PROTECCIÓN CONTRA MAMÍFEROS EN PLANTACIONES DE RESTAURACIÓN ECOLÓGICA EN TIERRAS SECAS: UNA EVALUACIÓN EN *PROSOPIS DENUDANS* VAR. *DENUDANS*

HIDROGEL AND PROTECTION AGAINST MAMMALS FOR ECOLOGICAL RESTORATION OUTPLANTINGS IN DRYLANDS: AN EVALUATION IN *PROSOPIS DENUDANS* VAR. *DENUDANS*

Daniel R. Pérez^{1*}, Mario Díaz², Candela Duarte Baschini¹ y Guillermo Sabino³

SUMMARY

1. Laboratorio de Rehabilitación y Restauración de Ecosistemas Áridos y Semiáridos (LARREA). Facultad de Ciencias del Ambiente y la Salud. Universidad Nacional del Comahue, Argentina.

2. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. Zapala. Neuquén, Argentina.

3. Facultad de Economía y Administración. Universidad Nacional del Comahue, Argentina.

*danielrneuquen@gmail.com

Citar este artículo

PÉREZ, D. R., M. DÍAZ, C. DUARTE BASCHINI & G. SABINO. 2022. Hidrogel y protección contra mamíferos en plantaciones de restauración ecológica en tierras secas: una evaluación en *Prosopis denudans* var. *denudans*. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 225-235.


DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n2.34107>

Recibido: 23 Jul 2021

Aceptado: 2 Mar 2022

Publicado en línea: 13 Abr 2022

Publicado impreso: 30 Jun 2022

Editora: Melisa Adriana Giorgis 

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

Background and aims: The practice of restoration is a source of valuable experience that, analyzed and disseminated, contributes to the improvement of interventions for the recovery of degraded areas. From this conception, in this work we evaluate an outplanting of *Prosopis denudans* var. *denudans* in an arid zone located at Auca Mahuida Protected Area (Neuquén, Argentina). The objectives were: to analyze the effect of hydrogel applications after 11 months after planting; and determine the incidence of predation of herbivorous vertebrates in the same period.

M&M: A total of 651 nursery seedlings were planted distributed in two abandoned quarries. We apply the treatments ½ l of hydrogel; 1 l of hydrogel and control (without hydrogel), and protection vs. no protection of metal mesh to evaluate survival and predation. The results were analyzed with generalized linear models.

Results: The survival was significantly higher and statistically different for seedlings with ½ l of hydrogel and metal mesh protection. The protected plants were not predated, and survival in no protected plants was reduced 50% approximately.

Conclusions: The results show that the chances of survival may be greater with protectors against herbivorous mammals and hydrogel in restoration plantations. However, it is necessary to increase studies on the relationships between root growth and hydrogel doses in different edaphic conditions, particularly in species that can be the framework for the recovery of degraded areas.

KEY WORDS

Degraded areas, herbívoros, hidrogel, native species, Payunia, outplanting, restoration.

RESUMEN

Introducción y objetivos: La práctica de la restauración es una fuente de valiosa experiencia que, analizada y difundida, contribuye a la mejora de las intervenciones de recuperación de espacios degradados. Desde esta concepción, en este trabajo evaluamos una plantación de *Prosopis denudans* var. *denudans* en una zona árida ubicada en el Área Protegida Auca Mahuida (Neuquén, Argentina). Los objetivos fueron: analizar el efecto de las aplicaciones de hidrogel a los 11 meses de la siembra y determinar la incidencia de depredación de vertebrados herbívoros en el mismo período.

M&M: Se plantaron un total de 651 plántulas de vivero distribuidos en dos canchales abandonadas. Aplicamos los tratamientos ½ l de hidrogel; 1 l de hidrogel y control (sin hidrogel) y protección vs no protección de malla metálica para evaluar supervivencia y depredación. Los resultados fueron analizados con modelos lineales generalizados.

Resultados: La supervivencia fue significativamente mayor y estadísticamente diferente para plántulas con ½ l de hidrogel y malla metálica de protección. Las plantas protegidas no fueron depredadas, y la supervivencia en plantas no protegidas se redujo en un 50% aproximadamente.

Conclusiones: Los resultados muestran que las probabilidades de supervivencia pueden ser mayores con protectores frente a mamíferos herbívoros e hidrogel, en plantaciones de restauración. Sin embargo, es necesario incrementar los estudios sobre las relaciones entre el crecimiento radicular y dosis de hidrogeles en diferentes condiciones edáficas, particularmente en especies que pueden ser marco o fundantes para la recuperación de áreas degradadas.

PALABRAS CLAVE

Áreas degradadas, especies nativas, herbívoros, hidrogel, Payunia, plantaciones, restauración ecológica.

INTRODUCCIÓN

En las “tierras secas” (denominación que incluye a las zonas áridas, semiáridas o subhúmedas), el establecimiento de plántulas es difícil de alcanzar para la mayoría de las especies, y constituye un desafío para la restauración ecológica (James *et al.*, 2013; Pérez *et al.* 2019 a, b; Lewandrowski *et al.*, 2021). Esto se debe a que las bajas, aleatorias y discontinuas precipitaciones, las muy variables temperaturas, los suelos compactados y/o salinizados, así como el ataque a las semillas por hongos patógenos y predadores, hacen que las probabilidades de germinación y sobrevivencia en los primeros estadios del desarrollo sean bajas (Noi Meyr, 1973; Hardegree *et al.*, 2003; James *et al.*, 2013; Pérez *et al.*, 2020). Los disturbios antrópicos suman factores que afectan a la ya dificultosa regeneración natural de la vegetación en las tierras secas (Walck *et al.*, 2011; Williams & Dumroese, 2013; Huang, 2017). Cuando los impactos humanos son severos y existe consenso social para recuperar tierras secas degradadas, dañadas o destruidas, se pueden aplicar alternativas de restauración, con variados niveles de intervención y costos. La gama de opciones incluye escarificado o surcado del suelo, colocación de ramas o barreras, agregado de suelo superficial o “topsoil”, siembra de directa y plantación de especies nativas (Bainbridge, 2007; Dalmasso, 2010; Torres *et al.* 2015; Pérez *et al.*, 2020).

La plantación es la forma de recuperar zonas degradadas más demandante en términos de tiempo, esfuerzo humano y costos, aunque cuenta con los resultados comprobados más efectivos hasta el momento (Torres *et al.*, 2015; Busso & Pérez, 2018; Pérez *et al.*, 2020; Dalmasso & Carretero, 2021). Sin embargo, el éxito de las plantaciones en contextos de muy escasas precipitaciones y alta evapotranspiración en zonas áridas, solo es posible cuando se consideran conjuntamente numerosos aspectos como la procedencia de las semillas, la calidad del plantín de vivero, la apropiada ventana temporal de plantación, la adecuada técnica de trabajo en campo, los factores limitantes del sitio de plantación, entre otros (Bainbridge, 2007; Pérez *et al.*, 2010, 2019b; 2020).

En este trabajo abordamos dos aspectos considerados determinantes en los resultados de supervivencia en campo de las plantaciones:

el filtro abiótico de la falta de agua y el filtro biótico de la predación (Commander *et al.* 2020; Koutchin Reis *et al.*, 2020). Para resolver el problema de la falta de agua en el suelo, y/o la limitada capacidad de retención de la misma en sitios degradados, frecuentemente se recurre al uso de acondicionadores de suelo, en particular la poliacrilamida (PAM), conocida como “hidrogel” (Landis & Hasse, 2012; Abdallah, 2019). La PAM es un polímero reticulado sintético que se administra en el hoyo de plantación en forma sólida o hidratada. Los cristales de PAM se degradan a una tasa lenta que se ha registrado en valores de 0,12 a 0,24 % cada seis meses, y logran retener por cada gramo entre 400 a 1500 g de agua, con capacidad de recarga (Bai *et al.*, 2010; Wilske *et al.*, 2014).

El hidrogel puede funcionar de manera similar a los mucílagos poliméricos naturales de la raíz, que debilitan la caída en el potencial hídrico en la interfaz raíz-suelo, y disminuyen la energía necesaria para que ocurra flujo de agua hacia las raíces (Sarvaš *et al.*, 2007). Se ha informado que además de este beneficio, las redes de hidrogel mejoran propiedades físicas del suelo como la compactación, agregación y porosidad (Agaba *et al.*, 2010; Carminati & Moradi, 2010; Landis & Haase, 2012; Yu *et al.*, 2015). Su efectividad variaría según la textura, ya que mediciones controladas han mostrado que puede aumentar el agua disponible 1,8 veces para suelo arcilloso, 2,2 veces para suelo franco y 3,2 veces para suelo franco arenoso en comparación con el control no enmendado (Abedi-Koupai *et al.*, 2008; Agaba *et al.*, 2010; Abdallah, 2019).

Si bien las posibilidades para el establecimiento en campo de plantines de vivero pueden potencialmente mejorarse con el acondicionamiento del suelo, la herbivoría puede afectar gravemente las plantaciones de restauración ecológica (Leverkus *et al.*, 2013; Cross *et al.*, 2019; Arriaga *et al.* 2021). Las plántulas recién establecidas son a menudo las más suculentas disponibles y su consumo por parte de los herbívoros puede resultar fatal para ejemplares jóvenes, a menos que se les brinde la protección adecuada (Bonino & Cortés, 2007; Renison *et al.*, 2015; Arriaga *et al.*, 2021). Entre los vertebrados, las liebres europeas (*Lepus europaeus*), los conejos (*Oryctolagus cuniculus*), roedores y ganado doméstico han sido reportados como los principales causantes de predación en plantaciones

en restauración de zonas áridas (Bainbridge, 2007; Dalmasso, 2010).

Para proteger las plántulas de mamíferos herbívoros, se utilizan sustancias químicas repelentes, protectores individuales o cercos perimetrales (Bonino & Cortés, 2007; Bainbridge, 2007; Koutchin Reis *et al.*, 2020). Algunas de las formas de protección de ejemplares (e.g. tubos conocidos comercialmente como “*tree shelters*”) tienen amplio uso en la práctica de la restauración y su beneficio ha sido detalladamente investigado (Oliet, 2021). Sin embargo, en zonas áridas, la importancia del uso de protectores contra herbívoros ha sido poco analizada (Bainbridge, 2007; Dick, 2015). En este contexto, nuestra hipótesis fue que el agregado de hidrogel y el uso de protectores metálicos contra herbívoros pueden mejorar la supervivencia de ejemplares en el primer año post-plantación. Los objetivos fueron: (1) analizar el efecto de la aplicación de hidrogel luego del primer periodo de verano, y etapa de establecimiento inicial de plantines en campo (11 meses); (2) determinar la incidencia de la predación de herbívoros vertebrados en ejemplares protegidos y no protegidos por mallas contra herbívoros en ese mismo periodo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Los sitios de estudio fueron dos canteras abandonadas con una superficie total de aproximadamente 1 hectárea cada una (de aquí en más C1 y C2), desprovistas totalmente de vegetación. Las mismas fueron utilizadas para extracción de sustrato destinado a construcción de explanadas petroleras y tuvieron 3 años de abandono al inicio del estudio. Se ubicaron en el Volcán Auca Mahuida, Provincia de Neuquén (C1: 37° 40' 18,22”S, 68° 48' 4,19” O y C2: 37° 41' 0,89” S, 68° 48' 57,51” O, ver Fig. 1). En el Volcán Auca Mahuida se interdigitan especies pertenecientes a provincias biogeográficas de Monte, Payunia y Altoandina (Oyarzabal, 2018). Se ha mencionado que a grandes rasgos las tres provincias pueden identificarse de acuerdo a la altitud, aunque las mismas pueden variar de acuerdo a la exposición de las laderas y geofomas del lugar (Fiori & Zalba, 2000). Si bien no se cuenta con estudios de

vegetación detallados, se estima que por debajo de los 1100 a 1200 msnm, la comunidad vegetal típica correspondería al Monte. A esta altura aproximada se encuentra el ecotono entre Monte y Payunia, y desde los 1200 msnm comenzaría predominar la vegetación típica de Payunia (Martínez Carretero, 2004). A los 1600 msnm aparecerían elementos de la provincia de Altoandina. Revisiones bibliográficas efectuadas para la elaboración del plan de manejo en la Reserva Auca Mahuida reportan la presencia de 14 especies endémicas.

En áreas de Monte y Payunia la precipitación media anual es de 140-160 mm (Martínez Carretero, 2004), y los valores de evapotranspiración potencial oscilan entre 700 y 750 mm, con un déficit hídrico anual entre 560-590 mm. Las precipitaciones ocurren mayormente en invierno, y frecuentemente se producen nevadas que se presentan irregularmente, debido al relieve en el que se suceden planicies separadas por cerros y profundos cañadones. Los vientos fuertes son frecuentes y pueden alcanzar velocidades de 80 km / h (Morello *et al.*, 2012).

Prosopis denudans var. *denudans* Benth. (Fabaceae): *importancia de conservación y características de la especie*

Es una especie arbustiva espinosa, endémica de la Patagonia, muy xerófila (Burkart, 1984). Está ubicada en la categoría 2 en la lista de especies endémicas de la Argentina (PlanEar; <http://www.lista-planear.org>), lo que indica que se encuentra presente sólo en una de las grandes unidades fitogeográficas del país. Si bien se presume que esta especie podría actuar como facilitadora y fijadora de Nitrógeno como ocurre en otras especies del género *Prosopis* (Villagra, 2000), aún no se cuenta con estudios que permitan confirmarlo. Tiene valor potencial para cultivo como especie forrajera y es apta para alimentación humana por los valores de proteínas (principalmente en semillas), carbohidratos y fibras (principalmente en vaina) (Ciampagna *et al.*, 2019).

Colecta y procesamiento de semillas, análisis de suelos y plantación

La recolección de semillas se realizó en proximidades a las canteras C1 y C2 desde febrero hasta abril de 2008 siguiendo protocolos de restauración ecológica, lo que implica la cosecha

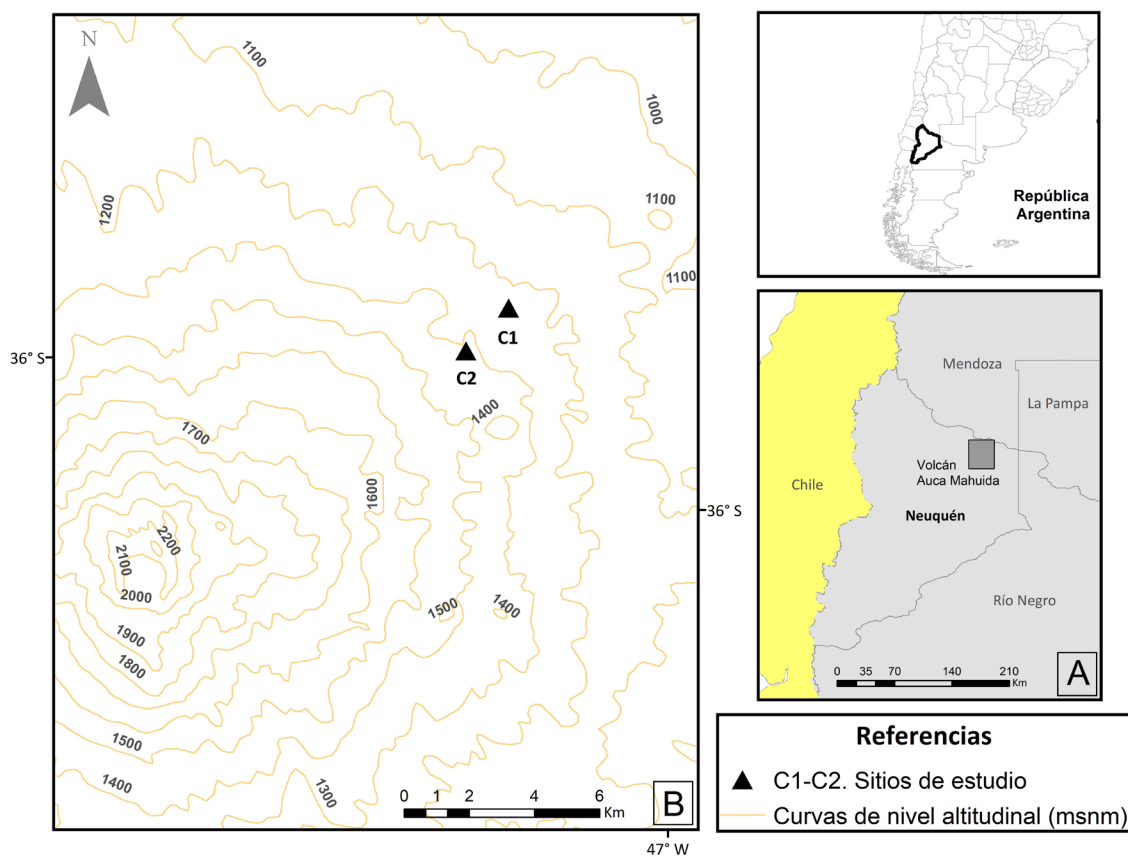


Fig. 1. A: Ubicación de la Provincia de Neuquén en Argentina. **B:** Sitios de estudio y su ubicación en relación a las curvas de nivel en el Volcán Aca Mahuida. Neuquén, Argentina. C1: Cantera 1; C2: Cantera 2.

de semillas de 30 a 50 plantas sin superar el 20% de las semillas disponibles por planta (Pedrini & Dixon, 2020). En las fechas de colecta, se pudieron observar abundantes frutos que fueron decreciendo en ese periodo por herbivoría de guanacos (*Lama guanicoe*).

Después de la recolección, las semillas se secaron al aire a temperatura ambiente en un espacio ventilado, se limpiaron manualmente para eliminar las impurezas y luego se almacenaron a 4 °C.

Para superar la dormancia de las semillas se utilizó escarificación, una técnica de probada efectividad para esta especie (Araujo *et al.*, 2017). Para este fin se procedió al raspaje de la cubierta seminal con lija. Posteriormente las semillas fueron sembradas el 06 de agosto del 2008 y las plántulas cuidadas en vivero siguiendo procedimientos de viverización de especies de zonas áridas (Beider, 2012). Previo a la plantación en campo, los

plantines presentaban una altura promedio de 7,41 ($\pm 0,9$) cm, y un diámetro a la altura del cotiledón 1,5 ($\pm 0,2$) mm. Para la plantación se siguieron procedimientos efectuados en experiencias exitosas para el mismo género (Pérez *et al.*, 2010). Se efectuaron hoyos con una máquina de acción manual (Seery Modelo HT10®) con 40 cm de profundidad y 20 cm de diámetro.

La textura se analizó en una muestra compuesta de cinco submuestras para cada cantera. En cambio, las propiedades químicas (pH, materia orgánica, conductividad eléctrica y sodicidad) se analizaron separadamente en material extraído de cinco hoyos elegidos aleatoriamente.

El hidrogel utilizado fue poliacrilamida (GELFOREST®) hidratado previamente y en dosis que variaron de acuerdo al tratamiento experimental. No se realizó riego con agua líquida. Una parte de las plantas (ver diseño experimental)

fueron protegidas rodeándolas con una malla de alambre de construcción, con enrejado de 1,5 cm y 30 cm de altura (Fig. 2).

Diseño de plantación en campo y análisis estadístico

Plantamos 651 ejemplares durante el otoño (última semana de marzo y primera de abril) de



Fig. 2. A: Frutos de *P. denudans*. B: Plantines de *P. denudans* en vivero. C: Tareas de plantación en cantera 1 (C1) en Auca Mahuida. D: Hoyado y colocación de hidrogel antes de la plantación. E: Vista superior de plantín rodeado de malla metálica protectora individual contra herbívoros.

2009 en dos canteras (Tabla 1). El menor número de plantines utilizados en la cantera 2 se debió a predación de *Lama guanicoe* (guanaco) en momentos previos la colocación de los protectores.

La sobrevivencia fue registrada a los 11 meses post-plantación, luego de transcurrido el primer verano. La muerte por deshidratación se registró como tal, cuando se observó cambio de color a ocre-marrón del ejemplar, tallo quebradizo, y ausencia de hojas u hojas secas. La toma de datos de predación fue efectuada en ejemplares vivos. Los signos de diagnóstico de consumo por parte de herbívoros que se consideraron fueron cortes en tallos y hojas (Van Lerberghe, 2014)

Los datos de suelo se analizaron estadísticamente mediante Prueba T. Para el análisis de supervivencia y

predación usamos Modelos Lineales Generalizados con asunción de distribución binomial, con función de enlace logit. Consideramos como variables de respuesta a la supervivencia (vivo=1; muerto=0) y predación (predado=1; no predado=0). Como variable predictora categórica utilizamos la protección malla metálica (con dos niveles: con malla; sin malla) y el tratamiento hidrogel con tres niveles: control, ½ l, 1 l. Como el porcentaje de predación con malla fue cero, solo se evaluaron las interacciones dobles para variable supervivencia. Realizamos las comparaciones entre tratamientos mediante la prueba “a posteriori” de Bonferroni. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa Infostat, versión 2020 (Di Rienzo *et al.*, 2020).

Tabla 1. Cantidad de plantines según cantera y tratamiento. Total de ejemplares plantados: 651.

	Cantera 1 con malla anti-herbívoro	Cantera 1 sin malla anti-herbívoro	Cantera 2 con malla anti-herbívoro	Cantera 2 sin malla anti-herbívoro
C: sin hidrogel	74	76	42	41
1/2 l de hidrogel	75	75	40	40
1 l de hidrogel	53	54	37	44
Totales parciales	202	205	119	125

RESULTADOS

Suelos

En ambas muestras compuestas de cada cantera se presentó moderada pedregosidad con clastos de basalto de tamaños muy variados (2 a 25 cm). La textura de la única muestra compuesta de C1 tuvo una composición de 4,7 de arcilla; 5,0 de limo y 44,3 de arena. En C2 los valores de granulometría fueron 7,8 de arcilla, 52,5 de limo y 39,6 de arena. Los datos de variables químicas de los suelos se presentan en la Tabla 2. No hubo diferencias en los parámetros analizados salvo en RAS. El pH en ambas canteras fue levemente alcalino, y el contenido de materia orgánica muy bajo a bajo.

Sobrevivencia según tratamiento de hidrogel

La supervivencia con diferentes tratamientos de hidrogel en ejemplares con malla protectora fue mayor (entre el 31 y 57%), que para los no protegidos

(20 y 25%) (Fig. 3). La interacción hidrogel-malla resultó significativa ($p= 0,05$) indicando que la supervivencia de los plantines siguió un patrón diferente según si tenía o no protección. Puntualmente, la supervivencia con ½ l de hidrogel fue mayor en los plantines protegidos ($57 \pm 5\%$) que sin protección ($25 \pm 4\%$), pero no se encontraron diferencias significativas cuando se utilizó un litro de hidrogel ($51 \pm 5\%$ con malla y $20 \pm 4\%$ sin malla), ni en el control ($31 \pm 4\%$ con malla y $21 \pm 4\%$ sin malla; prueba a posteriori de Bonferroni).

Predación con y sin mallas protectoras

Cuando los ejemplares plantados estuvieron protegidos, no se observó ninguna planta predada. La predación observada en plantines no protegidos fue del $76 \pm 7,9\%$, $70 \pm 10\%$ y $48 \pm 10\%$ para los tratamientos de ½ l de hidrogel, 1 l de hidrogel y control, respectivamente, entre los cuales no se evidenciaron diferencias significativas ($p= 0,49$).

Tabla 2. Media y error estándar de los parámetros químicos de suelos en los sitios de plantación llamados cantera 1 (C1) y cantera 2 (C2). MO: Materia orgánica, CE: Conductividad eléctrica. RAS: relación de absorción de sodio. Se incluye p-valor para Prueba T, en muestras independientes.

Variable	n	Media(C1)	Media(C2)	p-valor
pH	5	7,55±0,06	7,43±0,06	0,112
CE	5	5,23±1,08	11,42±4,12	0,110
RAS	5	0,89±0,13	5,62±1,78	0,029
MO	5	0,62±0,10	0,76±0,09	0,163

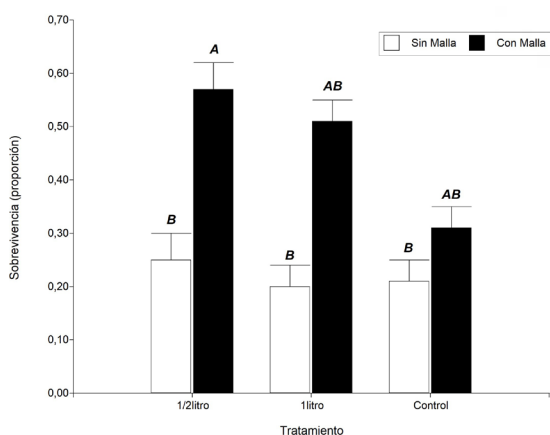


Fig. 3. Sobrevivencia de *P. denudans* var. *denudans* según efecto hidrogel en ejemplares protegidos sin mallas contra mamíferos herbívoros y con mallas, luego de 11 meses, en Volcán Auca Mahuida, Neuquén, Argentina. Las barras indican error estándar.

DISCUSIÓN

La aplicación de hidrogel y protectores contra herbívoros a menudo se efectúa como práctica por “default”, sin análisis de resultados y asumiendo su efectividad (Bainbridge, 2007; Bonino & Cortés, 2007; Minnick & Alward, 2012). En este trabajo podemos mostrar cuantitativamente que las probabilidades de supervivencia de *P. denudans* con aplicación de hidrogel y protectores en suelos degradados, pueden mejorar significativamente.

En este trabajo encontramos que la dosis de ½ l de PAM y 1 l fueron efectivas. Sin embargo, debido a la complejidad de interacciones raíz-suelo-hidrogel, nuestros resultados no pueden ser extrapolables a otros tipos de suelos (Crous, 2017; Landis & Hasse, 2012). Debe tenerse en cuenta que diferentes propiedades físico-químicas de los sustratos pueden incidir en la efectividad del hidrogel (Durovic *et al.*, 2007; Agaba *et al.*, 2011; Paim *et al.*, 2020). Se ha reportado que altas dosis de PAM compiten con la raíz por la captura el agua superficial en la zona del hoyo de plantación o puede impedir la rápida llegada de un pulso de precipitación a las raíces (Sarvaš *et al.*, 2007; Padilla & Pugnaire, 2007; Pérez *et al.*, 2020). Por otra parte, variaciones microclimáticas debidas a altitud y exposición de las laderas (y/o de ecotono entre distritos biogeográficos como en este caso) podrían originar importantes diferencias de condiciones ambientales, y resultados

En el presente trabajo se consideraron conjuntamente y en un mismo análisis los efectos del hidrogel en plantas protegidas y no protegidas por mallas. La pérdida de partes de la planta por predación pudo ser recurrente en ejemplares expuestos a herbívoros, y en conjunto con el *stress* propio de sitios de zonas áridas degradadas originar muerte de plantines. Esta interpretación es concordante con resultados de estudios de predación de Bonino & Cortés (2007) y en zonas áridas de Dalmasso (2010). Este último investigador adjudica la mortalidad en plantaciones de especies nativas, a la predación por lagomorfos y roedores, entre ellos la liebre europea (*Lepus europaeus*) y tuco tucos (*Ctenomys spp.*). Todo lo anterior implica que los análisis estadísticos pueden brindar diferentes resultados según se decida o no analizar conjuntamente ejemplares con y sin mallas protectoras y las interacciones posibles con las dosis de hidrogel, o se considera el efecto hidrogel solo para ejemplares que no pueden ser predados. En caso de que se excluyera a los ejemplares no protegidos por mallas (como se observa gráficamente en la Fig.3), es probable que se siga verificando estadísticamente el beneficio del uso del hidrogel y resulte más evidente la precaución en el uso de dosis altas del mismo.

Si la decisión en la práctica de la plantación fuera utilizar tanto hidrogel como mallas contra

herbívoros, los costos sumados estimados para una especie afín (*Prosopis flexuosa* var. *depressa*) serían del 7% respecto al costo total, lo que consideramos es un valor bajo en relación a la efectividad (ver: Pérez *et al.*, 2022). Una alternativa de protección consiste en efectuar cierres perimetrales con alambrados. Planteamos que esta última opción no es recomendable, ya que resulta difícil aislar un área grande de grandes y pequeños mamíferos nativos y exóticos, y probablemente más costoso. La inconveniencia puede no ser solo operativa y económica, sino ecológica, ya que los animales no son inherentemente negativos, sino por el contrario pueden actuar como impulsores de procesos de restauración a través del control de la competencia entre plantas, la generación de microsítios para el establecimiento de nuevas plántulas, y aportar frutos y semillas nativas con las heces (Mc Alpine *et al.* 2016; Cross *et al.*, 2019).

CONCLUSIONES

En el presente trabajo hemos encontrado que la utilización de hidrogel y mallas protectoras individuales contra mamíferos herbívoros puede favorecer el establecimiento de plantines en zonas áridas severamente degradadas. Nuevos estudios deben avanzar en el conocimiento de las relaciones ecofisiológicas de las especies con las propiedades del suelo y el añadido de hidrogeles, aspectos claves para la determinación del rango de parámetros ambientales en los que diferentes dosis de hidrogel pueden ser efectivas. Esta información es importante para avanzar en la elección de especies que obtengan altas supervivencias, y puedan ser por lo tanto fundantes o marco (*framework species*) en procesos de sucesión ecológica asistida para la restauración de ecosistemas degradados.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

DRP y MD realizaron la colecta de semillas, producción de plantas en vivero, la plantación en campo y la toma de datos. CD contribuyó en el armado de la primera versión del manuscrito. GS y DRP analizaron los datos. DRP, MD y GS discutieron los resultados y editaron el manuscrito.

AGRADECIMIENTOS

DRP y MD agradecen a Javier Contreras, Daniel Coila y Juana Lagos por su valiosa ayuda en el duro trabajo en campo en condiciones climáticas extremas que se presentaron en las plantaciones, al Guardaparque del Parque Provincial Auca Mahuida Sergio Goitia por su acompañamiento en la colecta de semillas y apoyo logístico y cordialidad para compartir su vivienda en el área protegida y a Joaquín Pérez Carrió por apoyo en cartografía. DRP agradece a la Dra. Norma Vischi y Adriana Rovere por un largo camino que condujo a este artículo. Al Proyecto 04-U021 y a YPF por el financiamiento. A la Fundación de la Universidad Nacional del Comahue para el Desarrollo Regional (FUNYDER) por su gestión administrativa. A los revisores y en particular a Melisa Giorgis por su gran apoyo para mejorar la calidad del texto.

BIBLIOGRAFÍA

- ABDALLAH, A. M. 2019. The effect of hydrogel particle size on water retention properties and availability under water stress. *International soil and water conservation research* 7: 275-285. <https://doi.org/10.1016/j.iswcr.2019.05.001>
- ABEDI-KOUPAI, J., F. SOHRAB & G. SWARBRICK. 2008. Evaluation of hydrogel application on soil water retention characteristics. *J. Plant Nutr.* 31: 317-331. <https://doi.org/10.1080/01904160701853928>
- AGABA, H., L. J. BAGUMA ORIKIRIZA, J. F. OSOTO ESEGU, J. OBUA, J. D. KABASA & A. HÜTTERMANN. 2010. Effects of hydrogel amendment to different soils on plant available water and survival of trees under drought conditions. *Clean-Soil, Air, Water* 38: 328-335. <https://doi.org/10.1002/clen.200900245>
- AGABA, H., L. J. ORIKIRIZA, J. OBUA, J. D. KABASA, M. WORBES & A. HÜTTERMANN. 2011. Hydrogel amendment to sandy soil reduces irrigation frequency and improves the biomass of *Agrostis stolonifera*. *Agricultural Sciences* 2: 544. <https://doi.org/10.4236/as.2011.24071>
- ARAUJO, M. E. R., D. R. PÉREZ & G. L. BONVISSUTO. 2017. Seed germination of five *Prosopis* shrub species (Fabaceae-Mimosoideae) from the Monte and Patagonia phytogeographic provinces of Argentina. *J. Arid Environ.* 147: 159-162. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.07.019>

- 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 de las Sierras de Córdoba (Argentina) en zonas con hormigas cortadoras. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 56: 1-13.
<https://doi.org/10.31055/1851.2372.v56.n2.32100>
- BAI, W., H. ZHANG, B. LIU, Y. WU & J.Q. SONG. 2010. Effects of superabsorbent polymers on the physical and chemical properties of soil following different wetting and drying cycles. *Soil Use and Management* 26:253 – 260.
<https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2010.00271.x>
- BAINBRIDGE, D.A. 2007. *A guide for desert and dryland restoration: new hope for arid lands*. Island Press. Washington, DC.USA. 416 pp.
- BEIDER, A. 2012. Viverización de especies nativas de zonas áridas. *Experimentia* 2: 39-40. Mendoza. Argentina
- BONINO, N. & G. CORTÉS. 2007. Prevención del daño ocasionado por algunas especies de fauna silvestre y ganado doméstico en plantaciones forestales. *Fauna* 144:1-5.
- BURKART, A. 1984. *Prosopis*, en M. N. Correa (ed.), Flora Patagónica. *Colecc. Ci. Instituto. Nacional de Tecnología. Agropecuaria* 8: 257-267
- BUSSO, C. A. & D. R. PÉREZ. 2018. Opportunities, limitations and gaps in the ecological restoration of drylands in Argentina. *Annals of Arid Zone* 57:191-200.
- CARMINATI, A. & A. MORADI. 2010. *How the soil-root interface affects water availability to plants*. In EGU General Assembly Conference Abstracts (p. 10677).
- CIAMPAGNA M. L., E. HOFFMANN, C. PUPPO & CAPPARELLI. 2019. Mediciones nutricionales de *Prosopis denudans*: revalorización alimenticia de un fruto con historia. XXI Congreso Latinoamericano y del Caribe de Ciencia y Tecnología de Alimentos y XVII Congreso Argentino de Ciencia y Tecnología de Alimentos - CyTAL®-ALACCTA 2019 (Buenos Aires, 20 al 22 de noviembre de 2019) <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/121566>
- COMMANDER L. E., MERINO-MARTÍN L., ELLIOTT C.P., MILLER B.P., K DIXON & JASON STEVENS. 2020. Demographic, seed and microsite limitations to seedling recruitment in semi-arid mine site restoration. *Plant and Soil* 457: 113-129.
<https://doi.org/10.1007/s11104-019-04081-2>
- CROSS, S. L., S. TOMLINSON, M. D. CRAIG, K. W. DIXON & P. W. BATEMAN. 2019. Overlooked and undervalued: the neglected role of fauna and a global bias in ecological restoration assessments. *Pac. Conservat. Biol.* 25: 331-341.
<https://doi.org/10.1071/PC18079>
- CROUS, J. W. 2017. Use of hydrogels in the planting of industrial wood plantations, Southern Forests. *J. Forest Sci.* 79: 197-213.
<https://doi.org/10.2989/20702620.2016.1221698>
- DALMASSO, A. D. 2010. *Revegetación de áreas degradadas con especies nativas*. Editorial IADIZA. Mendoza. Argentina.
- DALMASSO, A. & E. MARTINEZ CARRETERO. 2021. Restauración de ambientes degradados: aspectos teóricos y prácticos en tierras secas de Argentina. *Multequina*. 30: 1 – 17.
- DICK, K. N. 2015. *Restoring semi-arid thornscrub forests: seeding growth and survival in response to shelter tubes, grass-specific herbicide, and herbivore exclosures*. UTB/UTPA Electronic Theses and Dissertations. 59. https://scholarworks.utrgv.edu/leg_etd/59
- DI RIENZO, J.A., F. CASANOVES, M.G. BALZARINI, L. GONZALEZ, M. TABLADA, & C.W. ROBLEDO. InfoStat versión 2020. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- ĐUROVIC, N., R. PIVIC & V. POCUCA. 2007. Effects of the application of a hydrogel in different soils. *Poljoprivreda i Sumarstvo*. 53: 25.
- HARDEGREE, S.P., G. N. FLERCHINGER & S. S. VAN VACTOR. 2003. Hydrothermal germination response and the development of probabilistic germination profiles. *Ecol. Model.* 167: 305–322.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(03\)00192-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00192-3)
- FIORI, S.M. & S.M. ZALBA. 2000. *Plan de manejo de la Reserva Provincial Auca Mahuida. Neuquén. Volumen I. Provincia del Neuquén. Secretaría de Estado del COPADE*. Consejo Federal de Inversiones. https://www.anp.gov.ar/pdf/auca_voll_01.pdf
- HUANG, J. 2017. Dryland climate change: Recent progress and challenges. *Rev. Geophys.* 55: 719–778. <https://doi.org/10.1002/2016RG000550>
- JAMES, J. J., R. L. SHELEY, T. ERICKSON, K. S. ROLLINS, M. H. TAYLOR & K. W. DIXON. 2013. A systems approach to restoring degraded drylands. *J. Appl. Ecol.* 50: 730-739.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.12090>





- KOUTCHIN REIS, L., G. DAMASCENO-JUNIOR & L. BATTAGLIA. 2020. Can transplanting seedlings with protection against herbivory be a cost-effective restoration strategy for seasonally flooded environments? *Forest Ecol. Manag.* 483: 118742. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118742>
- LANDIS, T. D., & D. L. HAASE. 2012. Applications of hydrogels in the nursery and during outplanting. In: HAASE, DL; PINTO, JR; RILEY, LE, (Tech. Coords.) *National Proceedings: Forest and Conservation Nursery Associations-2011*. Proc. RMRS-P-68. Fort Collins, CO: USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station. p. 53-58, 68, 53-58.
- LEVERKUS, A., J. CASTRO, C. PUERTA-PIÑERO & J.M. REY BENAYAS. 2013. Suitability of the management of habitat complexity, acorn burial depth, and a chemical repellent for post-fire reforestation of oaks. *Ecol. Eng.* 53:15–22. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.01.003>
- LEWANDROWSKI, W., J.C. STEVENS, B.L. WEBBER, E.L. DALZIELL, M.S. TRUDGEN, A.M. BATEMAN & T.E. ERICKSON. 2021. Global change impacts on arid zone ecosystems: Seedling establishment processes are threatened by temperature and water stress. *Ecology and Evolution* 11: 8071-8084. <https://doi.org/10.1002/ece3.7638>
- MARTINEZ CARRETERO, E. E. 2004. La provincia fitogeográfica de la Payunia. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 39: 195-226.
- MCALPINE, C., C. P. CATTERALL, R. M. NALLY, D. LINDENMAYER, J. L. REID & K. D. HOLL. 2016. Integrating plant-and animal-based perspectives for more effective restoration of biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment* 14: 37-45. <https://doi.org/10.1002/16-0108.1>
- MINNICK, T. J. & R. D. ALWARD. 2012. Soil moisture enhancement techniques aid shrub transplant success in an arid shrubland restoration. *Rangeland Ecology & Management* 65: 232-240. <https://doi.org/10.2111/REM-D-10-00133.1>
- MORELLO, J., S. D. MATTEUCCI, A. F. RODRIGUEZ & M. E. SILVA. 2012. *Ecorregiones y complejos Ecosistémicos de Argentina*. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires.
- NOY-MEIR, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annu. Rev. Ecol. Systemat.* 4: 25–51. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000325>
- OLIET, J.A., J. PUÉRTOLAS, P. VALENZUELA & A. VÁZQUEZ DE CASTRO. 2021. Light transmissivity of tree shelters interacts with site environment and species ecophysiology to determine outplanting performance in mediterranean climates. *Land* 10: 753. <https://doi.org/10.3390/land10070753>
- 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. *Ecología austral* 28: 40-63. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>
- PADILLA, F. M. & F. I. PUGNAIRE. 2007. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology* 21: 489-495. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01267.x>
- PAIM, L. P., E. D. AVRELLA, E. M. DE FREITAS & C. S. FIOR. 2020. Revegetation of sandblasted soil with *Butia lallemantii* in the southwestern state of Rio Grande do Sul, Brazil. *BOSQUE* 41: 35-43. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002020000100035>
- PEDRINI S. & K. W. DIXON. 2020. International principles and standards for native seeds in ecological restoration. *Restoration Ecology* 28: S286–S303. <https://doi.org/10.1111/rec.13155>
- PÉREZ, D., A. ROVERE & F. FARINACCIO. 2010. *Rehabilitación en el desierto. Ensayos con plantas nativas en Aguada Pichana, Neuquén, Argentina*. Ed. Vázquez Mazzini. 80 p.
- PÉREZ D.R., F. FARINACCIO & J. ARONSON. 2019a. Towards a drylands framework species approach, and other tools for ecological restoration of severely degraded drylands. Research in progress in Argentinean Patagonia. *J. Arid Environ.* 61: 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2018.09.001>
- PÉREZ D. R., F. M. GONZÁLEZ, C. CEBALLOS, M. E. ONETO & J. ARONSON. 2019b. Direct seeding and outplantings in drylands of Argentinean Patagonia: estimated costs, and prospects for large-scale restoration and rehabilitation. *Restoration Ecology* 27:1105-1116. <https://doi.org/10.1111/rec.12961>
- PÉREZ D. R., C. PILUSTRELLI, F. M. FARINACCIO, G. SABINO & J. ARONSON. 2020. Evaluating success of various restorative interventions through drone-and field-collected data, using six putative framework species in Argentinian Patagonia. *Restoration Ecology* 28: A44-A53. <https://doi.org/10.1111/rec.13025>
- PÉREZ D.R., CEBALLOS C. & ONETO, M.E. 2022. Costos de plantación y siembra directa de *Prosopis*

- flexuosa* var. *depressa* (Fabaceae) para restauración ecológica. *Acta Botánica Mexicana* 129: e1888. <https://doi.org/10.21829/abm129.2022.1888>
- 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>
- SARVAŠ, M., P. PAVLENDÁ & E. TAKÁČOVÁ. 2007. Effect of hydrogel application on survival and growth of pine seedlings in reclamations. *J. Forest Sci.* 53: 204-209. <https://doi.org/10.17221/2178-JFS>
- TORRES, R., M. GIORGIS, C. TRILLO, L. VOLKMANN, P. DEMAIO, J. HEREDIA & D. RENISON. 2015. Supervivencia y crecimiento de especies con distinta estrategia de vida en plantaciones de áreas quemadas y no quemadas: un estudio de caso con dos especies leñosas en el Chaco Serrano, Argentina. *Ecología austral* 25: 135-143. <https://doi.org/10.25260/EA.15.25.2.0.158>
- VILLAGRA P. E. 2000. Aspectos ecológicos de los algarrobales argentinos. *Multequina.* 9: 35-51
- WALCK, J. L., S. N. HIDAYATI, K. W. DIXON, K. E. N. THOMPSON & P. POSCHLOD. 2011. Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biol.* 17: 2145-2161. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02368.x>
- WILLIAMS, M. I. & R. K. DUMROESE. 2013. Preparing for climate change: forestry and assisted migration. *Journal of Forestry* 111: 287-297. <http://dx.doi.org/10.5849/jof.13-016>
- WILSKE, B., M. BAI, B. LINDENSTRUTH, M. BACH, Z. REZAIE, H.G. FREDE & L. BREUER. 2014. Biodegradability of a polyacrylate superabsorbent in agricultural soil. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 21: 9453-9460. <https://doi.org/10.1007/s11356-013-2103-1>
- YU, Z., Q. XU, C. DONG, S.S. LEE, L. GAO, Y. LI & J. WU. 2015. Self-assembling peptide nanofibrous hydrogel as a versatile drug delivery platform. *Current Pharmaceutical Design* 21: 4342-4354. <https://doi.org/10.2174/1381612821666150901104821>



CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DE LA FLORA VASCULAR DE ALTA MONTAÑA DE LA SIERRA DE AMBATO (CATAMARCA, ARGENTINA)

CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF HIGH MOUNTAIN VASCULAR FLORA OF THE SIERRA DE AMBATO (CATAMARCA, ARGENTINA)

Pablo H. Demaio^{1*}, Gabriel Reinoso Franchino¹, Edgardo I. Palanca² y Oscar A. Arellano³

SUMMARY

1. Área de Botánica – Facultad de Ciencias Agrarias – Universidad Nacional de Catamarca, Argentina.
2. Cátedra de Producción de plantas florales y ornamentales, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Catamarca, Argentina.
3. Cátedra de Riego y Drenaje, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Catamarca, Argentina.

*pdemaio@agrararias.unca.edu.ar

Citar este artículo

DEMAIO, P. H., G. REINOSO FRANCHINO, E. I. PALANCA & O. A. ARELLANO. 2022. Contribución al conocimiento de la flora vascular de alta montaña de la Sierra de Ambato (Catamarca, Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 237-254.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n2.35429>

Background and aims: Sierras de Ambato is a mountain range located in the province of Catamarca, Argentina. It has about 450 km² occupied by high mountain plant communities, which do not have exhaustive studies. In order to contribute to the knowledge of plant diversity of these environments, an updated list of vascular plants is presented and their possible biogeographic connections are discussed.

M&M: There were four expeditions to the study area. Specimens were collected from 3000 masl to the summit. Specimens were identified following conventional procedures and remain deposited in the National University of Catamarca Herbarium (UNCAT). The floristic information already published about the area and that available online were considered to complete the list.

Results & Conclusions: 687 herbarium specimens were collected. Combining information obtained in expeditions, bibliographic review and online databases, we obtained a list of 260 taxa for the altitude floor surveyed, corresponding to 138 genera and 50 families. Two new records for the Catamarca flora and 15 new records for the study area are included. Data suggest that this area, like the summits of other similar mountain ranges of the Sierras Pampeanas, should be included in the phytogeographic provinces of Puna and Altos Andes. High mountain plant communities of tropical and subtropical South America are vulnerable to the increase in global average temperature, which justifies the importance of the permanent record and monitoring of their diversity.

KEY WORDS

High mountains, phytogeography. Sierras de Ambato, vascular flora.

RESUMEN

Introducción y objetivos: Las sierras de Ambato son un cordón montañoso situado en la provincia de Catamarca, Argentina. Cuentan con unos 450 km² ocupados por comunidades vegetales de alta montaña, que no tienen estudios exhaustivos. Con el objetivo de contribuir al conocimiento de la diversidad vegetal de estos ambientes, se presenta un listado de plantas vasculares actualizado y se discuten sus posibles conexiones biogeográficas.

M&M: Se realizaron cuatro expediciones al área de estudio. Se colectaron ejemplares desde los 3000 msnm hasta la cumbre. El material se identificó siguiendo los procedimientos convencionales y permanece depositado en el Herbario de la Universidad Nacional de Catamarca (UNCAT). Se consideró la información florística ya publicada de la zona y la disponible on line para completar el listado.

Resultados & Conclusiones: Se colectaron 687 ejemplares de herbario. De la combinación de la información obtenida en las expediciones, la revisión bibliográfica y bases de datos on line se obtuvo un listado de 260 especies para el piso altitudinal relevado, correspondientes a 138 géneros y 50 familias. Se incluyen 2 nuevos registros para la flora de Catamarca y 15 nuevos registros para el área de estudio. Los datos hacen suponer que el área, al igual que las cumbres de otros cordones similares de las Sierras Pampeanas, debería incluirse en las provincias fitogeográficas puneña y altoandina. Las comunidades vegetales de alta montaña de Sudamérica tropical y subtropical son vulnerables al aumento de la temperatura media global, lo que justifica la importancia del registro y monitoreo permanente de su diversidad.


PALABRAS CLAVE

Alta montaña, fitogeografía, flora vascular, Sierra de Ambato.

Recibido: 3 Nov 2021

Aceptado: 8 Abr 2022

Publicado impreso: 30 Jun 2022

Editor: Franco Ezequiel Chiarini¹

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

INTRODUCCIÓN

Bajo la denominación genérica de ecosistemas alpinos - a los que, en el contexto geográfico sudamericano, es apropiado denominar andinos- se incluye usualmente a los ambientes desarrollados en hábitats de montaña, por encima del límite de la vegetación arbórea. Presentes en todos los continentes y latitudes del planeta, las condiciones ambientales exigentes y la compleja diferenciación de microhábitats facilitada por la orografía han impulsado la evolución de biotas características, ricas en endemismos, con valores de diversidad que a menudo justifican su inclusión en los listados de sitios globales de biodiversidad. Sumado a su importancia estrictamente biológica, los ambientes alpinos abastecen de agua dulce a más de la mitad de la población humana, ubicados como están en las cabeceras de la mayoría de las cuencas hídricas de la Tierra (Testolin *et al.*, 2020).

Las sierras de Ambato son un cordón montañoso situado en la provincia de Catamarca, Argentina. Se extienden en dirección Norte – Sur desde el paralelo 27° 43' hasta el paralelo 29°, a lo largo de unos 170 km, siendo su ancho máximo de unos 40 km. Como la mayor parte de las Sierras Pampeanas, su ladera oriental es relativamente suave y regular y mira hacia el valle central de Catamarca. La vertiente occidental, en cambio, es abrupta y desciende rápidamente hacia el bolsón de Pípanaco. Su altura máxima corresponde al cerro El Manchao, de 4500 msnm (Gonzalez Bonorino, 1958) (Fig. 1).

Al igual que en otros cordones montañosos, la vegetación de las sierras de Ambato se organiza en pisos altitudinales, determinados por el descenso en las temperaturas, el aumento en la radiación directa, el descenso de la radiación difusa y cambios en las precipitaciones a medida que aumenta la elevación. Los límites entre estos pisos altitudinales distan de ser netos, tratándose más bien de transiciones entre las comunidades (Cabrera, 1957; Simpson, 1983; Chiapella & Demaio, 2015). En los faldeos orientales del sistema, que reciben los vientos húmedos del Este, se desarrollan comunidades vegetales asignadas tradicionalmente al distrito Serrano de la provincia fitogeográfica Chaqueña y a los Bosques Montanos y Pastizales Montanos o de neblina de la provincia fitogeográfica de las

Yungas (Morlans, 1995) (Fig. 2). La vertiente occidental, en cambio, es considerablemente más seca y comprende comunidades asignadas a la provincia fitogeográfica del Monte (Cabrera, 1971; Cabrera & Willink, 1973; Morlans, 1995; Martín, 2019). Por encima de los 3000 msnm, el cordón cuenta con una superficie de aproximadamente 450 km² (45000 ha), en su mayoría orientada al Este, con comunidades vegetales de alta montaña que algunos autores han asignado a las provincias fitogeográficas de la Puna y Altoandina (Cabrera & Willink, 1973; Morlans, 1995) (Fig. 2). Si bien no existen registros de temperatura y precipitaciones para las cumbres de Ambato, datos obtenidos en el extremo sur de la cadena de Aconquija (Fig. 1), a altitudes similares, pueden servir de referencia para estimar las condiciones climáticas de la región: temperaturas medias de unos 10°C, con máximas absolutas de unos 27°C y mínimas absolutas de unos -15°C; y precipitaciones anuales que rondan los 450 mm (Lavilla & González, 1999).

Las expediciones botánicas a estos parajes, aunque meticolosas, han sido esporádicas y de reducida extensión geográfica (Chiarini *et al.*, 2018), ya que la total ausencia de infraestructura vial hace muy difícil el acceso. Un relevamiento geográfico y estacionalmente más amplio de la diversidad vegetal de la región es un requisito indispensable para completar su estudio florístico y establecer con precisión sus conexiones biogeográficas. Este trabajo se propone contribuir al conocimiento de la diversidad vegetal de los ambientes de alta montaña de las sierras de Ambato, presentando un listado de plantas vasculares actualizado del área por encima de los 3000 msnm y discutiendo sus posibles conexiones biogeográficas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Expediciones

Entre noviembre de 2018 y diciembre de 2019 se realizaron cuatro expediciones botánicas al área de estudio: dos por la transecta El Rodeo - El Manchao (Departamento Ambato), de 40 km de extensión y una altura máxima de 4500 msnm; una por la transecta Los Ángeles-Altos de Arena (Departamento Capayán), de 36,9 km de extensión y una altura máxima de 4100 msnm; y una por la transecta Concepción - Pomán (Departamentos

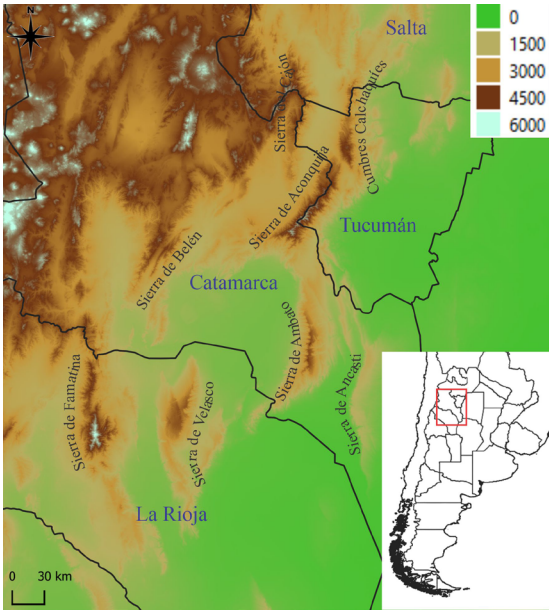


Fig. 1. Área de estudio en el contexto de los cordones montañosos similares del Noroeste de Argentina.

Capayán y Pomán), de 48,3 km de extensión y una altura máxima de 3100 msnm (Fig. 3). Se colectó material a partir de los 3000 msnm, en todo el gradiente altitudinal hasta la cumbre, en todos los sitios con fisonomías diferentes detectados: estepas herbáceas, “ucutucuales” (superficies ocupadas por madrigueras de roedores de la familia Ctenomyidae), vegas, orillas de arroyos y afloramientos rocosos y pedregales (Fig. 4). El material colectado se procesó e identificó siguiendo los procedimientos botánicos convencionales y permanece depositado en el Herbario de la Universidad Nacional de Catamarca (UNCAT).

Se consideró la información florística ya publicada de la zona (Chiarini *et al.*, 2018) y se consultaron las bases de datos on line Florae Australis (www2.darwin.edu.ar) y Global Biodiversity Information Facility (gbif.org) para completar el listado florístico con colecciones previas en el área de estudio.

La nomenclatura, distribución altitudinal, estatus y forma de vida de cada especie se ajustan a la Flora del Conosur (www2.darwin.edu.ar).

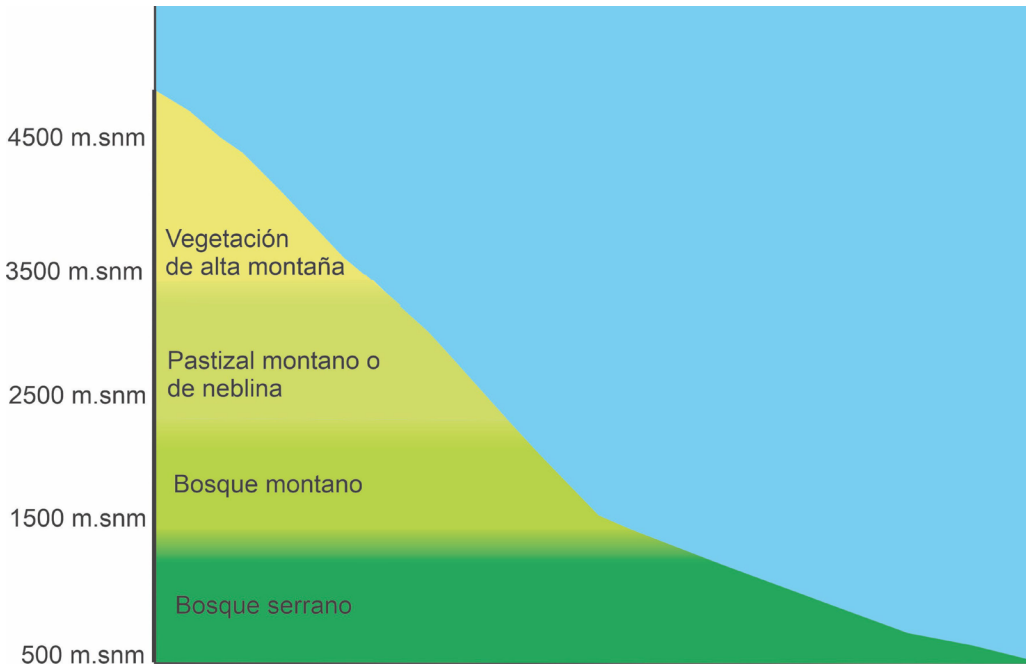


Fig.2. Perfil altitudinal de la ladera oriental de la sierra de Ambato, indicando la distribución aproximada de sus pisos de vegetación.

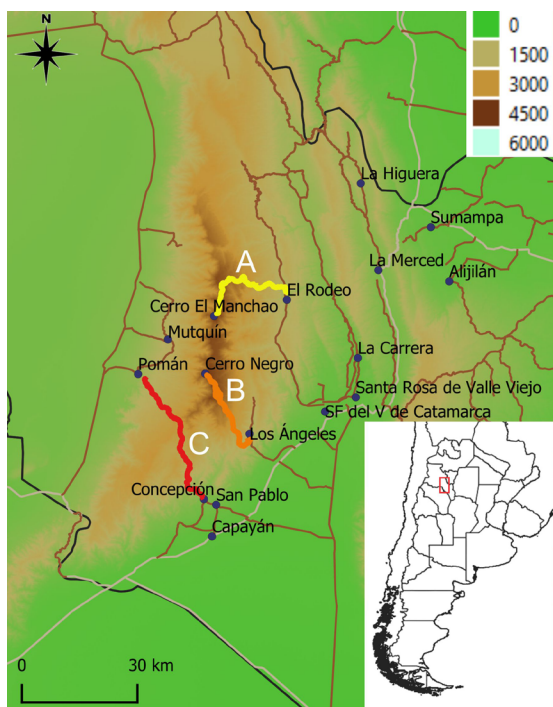


Fig. 3. Detalle de las transectas relevadas en el área de estudio. **A:** Transecta El Rodeo - Cerro El Manchao. **B:** Transecta Los Ángeles - Cerro Negro. **C:** Transecta Concepción - Pomán.

RESULTADOS

Las cuatro expediciones realizadas al área de estudio permitieron la colección de 687 ejemplares de herbario. De la combinación de la información obtenida en las expediciones y de la revisión bibliográfica y de bases de datos *on line* se obtuvo un listado de 260 especies para el piso altitudinal relevado, correspondientes a 138 géneros y 50 familias (Tabla 1).

Las familias botánicas más representadas fueron Asteraceae, con 71 especies (26,89%); Poaceae, con 48 especies (18,18%); Brassicaceae, con 14 especies (5,3%); Fabaceae, con 14 especies (5,3%) y Caryophyllaceae, con 10 especies (3,79%). Estas 5 familias dan cuenta del 60% de la riqueza de especies del área, mientras que el 40% restante se reparte en 45 familias (Tabla 1). Los géneros con mayor número de especies fueron *Senecio* (11 spp.), *Poa* (9 spp.), *Cinnagrostis* (8 spp.) y *Nasella* (8 spp.) (Tabla 1). La forma de vida predominante fue la de hierba perenne

(173 especies), seguida por arbustos (24 especies) y hierbas anuales (21 especies), representando estos tres grupos más del 80% de las especies (Tabla 1). 80 especies (30%) resultaron exclusivas del piso altitudinal considerado en este estudio, mientras que las 180 especies restantes (70%) tienen rangos de distribución altitudinal más amplios (Tablas 1 y 2).

Novedades taxonómicas

Novedades para la flora de la provincia de Catamarca:

Bowlesia venturii Math. & Const., Univ. Calif. Publ. Bot. 38: 23-25. 1965.

Material de referencia: *Demaio 494*, Prov. Catamarca, Depto. Ambato, Las Tinajas, camino al cerro El Manchao, 28° 10' 17.21" S, 65° 58' 11.87" W, 3052,10 msnm (UNCAT)

Noticastrum jujuyense Cabrera, Bol. Soc. Argent. Bot. 15 (4): 328. 1974

Material de referencia: *Demaio 574*, Prov. Catamarca, Depto. Ambato, Camino entre Primer Campo y Las Tinajas, 28° 10' 8.69" S, 65° 58' 26.08" W, 3307,70 msnm (UNCAT)

Novedades para el área de estudio:

Adesmia occulta (R. E. Fr.) Burkart, Darwiniana 3(2): 327. 1939.

Material de referencia: *Demaio 617*, Prov. Catamarca, Depto. Ambato, Sierra de Ambato, Base del cerro El Manchao, 28° 14' 26.14" S, 66° 1' 46.19" W, 4092,10 msnm (UNCAT); *Demaio 739*, Prov. Catamarca, Depto. Capayán, Cerro Negro-Altos de Arena, 28° 27' 15.57" S, 66° 1' 41.64" W, 3731.7 msnm (UNCAT)

Astragalus crypticus I. M. Johnst., J. Arnold Arbor. 28 (3): 365. 1947.

Material de referencia: *Demaio 713*, Prov. Catamarca, Depto. Capayán, Cerro Negro-Altos de Arena, 28° 24' 51.41" S, 66° 2' 40.69" W, 4013.9 msnm (UNCAT)

Cheilanthes squamosa Gillies ex Hook. & Grev., Icon. Filic., pl 151. 1829.

Material de referencia: *Demaio 575*, Prov. Catamarca, Depto. Ambato, Camino entre Primer Campo y Las Tinajas, 28° 10' 6.67" S, 65° 58' 24.80" W, 3307,60 msnm (UNCAT)

Chloraea castillonii Hauman, Anales Soc. Ci. Argent. 2: 6. 1921.

Material de referencia: *Demaio 782*, Prov. Catamarca, Capayán, Camino entre Campo de la



Fig. 4. Sitios característicos del área de estudio: **A:** estepas herbáceas. **B:** “ucutucales”. **C:** vegas. **D:** orillas de arroyos. **E:** afloramientos rocosos y pedregales.

Ciénaga y Casa de Piedra, 28° 29' 26.93" S, 66° 0' 26.23" W, 3035.8 msnm (UNCAT)

Deschampsia eminens (J. Presl) Saarela var. *eminens*, PhytoKeys 87: 89. 2017.

Material de referencia: *Demaio* 590, Prov.

Catamarca, Depto. Ambato, Sierra de Ambato, Pampa del Manchao, 28° 13' 44.34" S, 66° 1' 47.90" W, 4036,80 msnm (UNCAT)

Jarava hystricina (Speg.) Peñailillo, Contr. U. S. Natl. Herb. 48: 405. 2003.

Tabla 1. Listado de taxones presentes en el área de estudio (>3000 msnm).

Familia	Especie	Rango Altitudinal	Estatus	Forma de Vida
Alstroemeriaceae	<i>Bomarea macrocephala</i> Pax	1800-3100	Nativa	hierba perenne
	<i>Alstroemeria pygmaea</i> Herb.	3000-4400	Nativa	hierba perenne
Amaranthaceae	<i>Gomphrena meyeniana</i> Walp.	2000-4500	Nativa	hierba perenne
Amaryllidaceae	<i>Hieronymiella marginata</i> (Pax) Hunz.	1500-4000	Nativa	hierba perenne
	<i>Nothoscordum andicola</i> Kunth	2900-4100	Nativa	hierba perenne
Apiaceae	<i>Azorella compacta</i> Phil.	3500-5200	Nativa	arbusto
	<i>Azorella cryptantha</i> (Clos) Reiche	2500-4300	Nativa	subarbusto
	<i>Bowlesia lobata</i> Ruiz & Pav.	1300-4600	Nativa	hierba perenne
	<i>Bowlesia tropaeolifolia</i> Gillies & Hook.	100-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Bowlesia venturii</i> Math. & Const.	3200-3800	Nativa	hierba perenne
Asteraceae	<i>Achyrocline hyperchlora</i> S. F. Blake	500-3100	Nativa	hierba perenne
	<i>Achyrocline rupestris</i> Cabrera	2900-4700	Nativa	hierba perenne
	<i>Ageratina lorentzii</i> (Hieron.) R. M. King & H. Rob.	2000-3400	Nativa	hierba perenne
	<i>Baccharis lilloi</i> Heering	2000-3200	Nativa	arbusto
	<i>Baccharis neorupestris</i> Deble & A. S. Oliveira	3000-4500	Nativa	arbusto
	<i>Baccharis tucumanensis</i> Hook. & Arn. var. <i>myrtilloides</i> (Griseb.) Cabrera	3000-4000	Nativa	arbusto
	<i>Bidens triplinervia</i> Kunth var. <i>macrantha</i> (Wedd.) Sherff	1000-4000	Nativa	hierba perenne
	<i>Chersodoma argentina</i> Cabrera	2000-4500	Nativa	arbusto
	<i>Chersodoma glabriuscula</i> (Cabrera) M. O. Dillon & Sagást.	3200-5000	Nativa	subarbusto
	<i>Chevreulia sarmentosa</i> (Pers.) S. F. Blake	0-3500	Nativa	hierba perenne
	<i>Chiliotrichiopsis keidelii</i> Cabrera	2200-4300	Nativa	arbusto
	<i>Chuiraga calchaquina</i> Cabrera	2300-3500	Nativa	arbusto
	<i>Chuiraga longiflora</i> (Griseb.) Hieron.	2500-3900	Nativa	arbusto
	<i>Conyza deserticola</i> Phil.	2000-4700	Nativa	hierba perenne
	<i>Conyza spiciformis</i> (Griseb.) Zardini	2000-3500	Nativa	hierba anual
	<i>Facelis lasiocarpa</i> (Griseb.) Cabrera	1800-3700	Nativa	hierba anual
	<i>Galinsoga mandonii</i> Sch. Bip.	2000-4000	Nativa	hierba anual
	<i>Gamochaeta americana</i> (Mill.) Wedd.	0-4000	Nativa	Hierba bianual o perenne
	<i>Gamochaeta calviceps</i> (Fernald) Cabrera	0-3000	Nativa	hierba anual o perenne
	<i>Gamochaeta falcata</i> (Lam.) Cabrera	0-3600	Nativa	hierba perenne
	<i>Gutierrezia mandonii</i> (Sch. Bip.) Solbrig	1000-4100	Nativa	arbusto
	<i>Gutierrezia repens</i> Griseb.	2500-4000	Nativa	arbusto
	<i>Hieracium catamarcense</i> Sleumer	2000-3100	Nativa	hierba perenne
<i>Hieracium lorentzianum</i> Zahn	2000-3000	Nativa	hierba perenne	
<i>Hieracium mandonii</i> (Sch. Bip.) Arv.-Touv.	2000-4000	Nativa	hierba perenne	
<i>Hieracium sordidum</i> Griseb.	2400-3300	Nativa	hierba perenne	
<i>Hypochaeris eremophila</i> Cabrera	2800-4700	Nativa	hierba perenne	
<i>Hypochaeris meyeniana</i> (Walp.) Benth. & Hook. f. ex Griseb.	1700-4000	Nativa	hierba perenne	
<i>Hypochaeris taraxacoides</i> Ball	2600-5000	Nativa	hierba perenne	
<i>Hysterionica pulchella</i> Cabrera	2500-4400	Nativa	hierba perenne	
<i>Leucheria pteropogon</i> (Griseb.) Cabrera	3500-4500	Nativa	hierba perenne	
<i>Mniodes santanica</i> (Cabrera) S. E. Freire, Chemisquy, Anderb. & Urtubey	3100-3600	Nativa	hierba perenne	
<i>Mniodes schultzii</i> (Wedd.) S. E. Freire, Chemisquy, Anderb. & Urtubey	3900-5000	Nativa	hierba perenne	

P. H. Demaio *et al.* - Flora alta montaña Sierra de Ambato

Familia	Especie	Rango Altitudinal	Estatus	Forma de Vida
Asteraceae	<i>Mniodes subspicata</i> (Cabrera) S. E. Freire, Chemisquy, Anderb. & Urtubey	3000-4900	Nativa	hierba perenne
	<i>Nassauvia axillaris</i> (Lag. ex Lindl.) D. Don	1000-4600	Nativa	arbusto
	<i>Noticastrum argenteum</i> Cabrera	1500-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Noticastrum jujuyense</i> Cabrera	1500-3500	Nativa	hierba perenne
	<i>Noticastrum marginatum</i> (Kunth) Cuatrec.	0-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Ophryosporus charua</i> (Griseb.) Hieron.	500-3700	Nativa	arbusto
	<i>Oriastrum pulvinatum</i> Phil.	2800-4500	Nativa	hierba anual
	<i>Parastrephia lucida</i> (Meyen) Cabrera	2900-5000	Nativa	arbusto
	<i>Perezia multiflora</i> (Humb. & Bonpl.) Less. ssp. <i>multiflora</i>	1100-9400	Nativa	hierba perenne
	<i>Perezia pinnatifida</i> (Humb. & Bonpl.) Wedd.	3300-5000	Nativa	hierba perenne
	<i>Perezia pungens</i> (Humb. & Bonpl.) Less.	2000-5000	Nativa	hierba perenne
	<i>Pseudognaphalium dysodes</i> (Spreng.) S. E. Freire, Bayón & C. Monti	3000-4300	Nativa	hierba perenne
	<i>Pseudognaphalium glanduliferum</i> (Griseb.) C. Monti, Bayón & S. E. Freire	2000-4000	Nativa	subarbusto
	<i>Pseudognaphalium lacteum</i> (Meyen & Walp.) Anderb.	2500-4600	Nativa	hierba perenne
	<i>Pseudognaphalium psilophyllum</i> (Meyen & Walp.) Anderb.	800-4600	Nativa	hierba perenne
	<i>Senecio ambatensis</i> Cabrera	2900-3650	Nativa	arbusto
	<i>Senecio anconquijae</i> Cabrera	3300-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Senecio breviscapus</i> DC.	2500-4900	Nativa	hierba perenne
	<i>Senecio burkartii</i> Cabrera	3800-4000	Nativa	hierba perenne
	<i>Senecio candollei</i> Wedd.	3500-5000	Nativa	hierba perenne
	<i>Senecio clivicola</i> Wedd. var. <i>pampae</i> (Lingelsh.) Cabrera	3000-4000	Nativa	arbusto
	<i>Senecio deferens</i> Griseb.	400-3000	Nativa	hierba anual
	<i>Senecio jarae</i> Phil.	2400-5000	Nativa	hierba perenne
	<i>Senecio nutans</i> Sch. Bip.	3100-5000	Nativa	arbusto
	<i>Senecio otopterus</i> Griseb.	1700-3200	Nativa	hierba perenne
	<i>Senecio pseudotites</i> Griseb.	2500-3600	Nativa	hierba perenne
	<i>Stevia alpina</i> Griseb.	1700-3000	Nativa	subarbusto
	<i>Stevia breviaristata</i> Hook. et Arn.	300-3000	Nativa	hierba perenne
	<i>Stevia chamaedrys</i> Griseb. var. <i>glandulifera</i> Ariza & Cerana	2900-3100	Nativa	hierba perenne
	<i>Stevia minor</i> Griseb.	3100-4300	Nativa	hierba perenne
	<i>Stevia vaga</i> Griseb. var. <i>effusa</i> (Hieron.) Ariza & Cerana	300-3100	Nativa	subarbusto
	<i>Tagetes campanulata</i> Griseb.	2500-3500	Nativa	subarbusto
	<i>Tagetes filifolia</i> Lag.	1000-4400	Nativa	hierba anual
<i>Tagetes terniflora</i> Kunth	700-3500	Nativa	hierba anual	
<i>Trichocline auriculata</i> (Wedd.) Hieron. var. <i>auriculata</i>	3300-4600	Nativa	hierba perenne	
<i>Trichocline exscapa</i> Griseb.	2200-4300	Nativa	hierba perenne	
<i>Werneria pygmaea</i> var. <i>apiculata</i> (Sch. Bip.) Wedd.	2900-4500	Nativa	hierba perenne	
<i>Xenophyllum incisum</i> (Phil.) V. A. Funk var. <i>pubescens</i> (Rockh.) Cabrera & S. E. Freire	3900-5000	Nativa	subarbusto	
Begoniaceae	<i>Begonia micranthera</i> Griseb.	700-3500	Nativa	hierba perenne
	<i>Begonia tafiensis</i> Lillo	2700-4000	Nativa	hierba perenne
Berberidaceae	<i>Berberis argentinensis</i> Hosseus	1000-3500	Nativa	arbusto
	<i>Hackelia revoluta</i> (Ruiz & Pav.) I. M. Johnst.	1500-3600	Nativa	hierba
Boraginaceae	<i>Phacelia pinnatifida</i> Griseb. ex Wedd.	1000-4600	Nativa	hierba perenne
	<i>Phacelia secunda</i> J. F. Gmel. var. <i>secunda</i>	0-4000	Nativa	hierba perenne

Familia	Especie	Rango Altitudinal	Estatus	Forma de Vida
Brassicaceae	<i>Brayopsis calycina</i> (Desv.) Gilg & Muschl.	3500-4900	Nativa	hierba perenne
	<i>Descurainia depressa</i> (Phil.) Reiche	3500-5000	Nativa	hierba bianual o perenne
	<i>Descurainia erodiifolia</i> (Phil.) Prantl ex Reiche	200-3200	Nativa	hierba bianual o perenne
	<i>Descurainia myriophylla</i> (Willd. ex DC.) R. E. Fr.	1900-4600	Nativa	hierba anual
	<i>Draba burkartiana</i> O. E. Schulz	3500-4000	Nativa	hierba perenne
	<i>Lepidium meyenii</i> Walp.	3000-4700	Nativa	hierba perenne
	<i>Mancoa hispida</i> Wedd.	3000-4800	Nativa	hierba perenne
	<i>Menonvillea virens</i> (Phil.) Rollins	2000-5000	Nativa	hierba perenne
	<i>Parodiodoxa chionophila</i> (Speg.) O. E. Schulz	3500-5100	Nativa	hierba perenne
	<i>Physaria mendocina</i> (Phil.) O'Kane & Al-Shehbaz	200-3400	Nativa	hierba perenne
	<i>Physaria urbaniana</i> (Muschl.) O'Kane & Al-Shehbaz	2000-4400	Nativa	hierba perenne
	<i>Polypsecadium gilliesii</i> (Romanczuk) Al-Shehbaz	400-4300	Nativa	hierba perenne
	<i>Polypsecadium grandiflorum</i> Romanczuk & Boelcke	1000-3300	Nativa	hierba perenne
<i>Weberbaueria peruviana</i> (DC.) Al-Shehbaz	2800-4800	Nativa	hierba anual o perenne	
Cactaceae	<i>Lobivia bruchii</i> Britton & Rose	2000-3500	Nativa	subarbusto suculento
	<i>Maihueiniopsis boliviana</i> (Salm-Dyck) R. Kiesling	3000-4500	Nativa	subarbusto suculento
Calceolariaceae	<i>Tephrocactus verschaefeltii</i> (F. Cels ex F.A.C. Weber) D. R. Hunt & Ritz	1500-3600	Nativa	subarbusto suculento
	<i>Calceolaria plectranthifolia</i> Walp.	2500-4000	Nativa	hierba
	<i>Calceolaria teucroides</i> Griseb.	1000-3600	Nativa	hierba
Calceolariaceae	<i>Calceolaria umbellata</i> Wedd.	1500-3700	Nativa	hierba perenne
	<i>Boopis castillonii</i> (Hicken) Pontirolí	3590	Nativa	hierba
Calyceraceae	<i>Valeriana urbanii</i> Phil.	3500-5000	Nativa	hierba perenne
Caprifoliaceae	<i>Valeriana pycnantha</i> A. Gray	4000-4900	Nativa	hierba perenne
	<i>Arenaria catamarcensis</i> Pax	800-3500	Nativa	hierba perenne
Caryophyllaceae	<i>Arenaria pycnophylloides</i> Pax	3400	Nativa	hierba perenne
	<i>Arenaria serpens</i> Kunth	1500-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Cardionema burkartii</i> Subils	1500-4600	Nativa	hierba perenne
	<i>Cardionema ramosissima</i> (Weinm.) A. Nelson & J. F. Macbr.	500-3600	Nativa	hierba perenne
	<i>Cerastium arvense</i> L.	0-3800	Adventicia	hierba perenne
	<i>Cerastium tucumanense</i> Pax	1000-3500	Nativa	hierba perenne
	<i>Paronychia setigera</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) F. Herm.	3000	Nativa	hierba perenne
	<i>Pycnophyllum convexum</i> Griseb.	4000-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Silene mandonii</i> (Rohrb.) Bocquet	1500-4700	Nativa	hierba perenne
	<i>Chenopodium cordobense</i> Aellen	500-3000	Nativa	hierba anual
Chenopodiaceae	<i>Commelina tuberosa</i> L.	1000-3100	Nativa	hierba perenne
Commelinaceae	<i>Crassula connata</i> (Ruiz & Pav.) A. Berger var. <i>connata</i>	0-3300	Nativa	hierba anual
	<i>Crassula peduncularis</i> (Sm.) F. Meigen	0-3500	Nativa	hierba anual
Crassulaceae	<i>Carex acaulis</i> d'Urv.	0-3400	Nativa	hierba perenne
	<i>Carex catamarcensis</i> C. B. Clarke ex Kük.	500-3100	Nativa	hierba perenne
	<i>Eleocharis lechleri</i> Boeck.	400-3100	Nativa	hierba perenne
	<i>Eleocharis nubigena</i> C. B. Clarke	900-3000	Nativa	hierba perenne
Ephedraceae	<i>Ephedra chilensis</i> C. Presl.	0	Nativa	arbusto
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia huanchalana</i> (Klotzsch & Garcke) Boiss.	500-4300	Nativa	hierba perenne
	<i>Adesmia cytisoides</i> Griseb.	2000-3000	Nativa	arbusto
Fabaceae	<i>Adesmia minor</i> (Hook. & Arn.) Burkart	3500-4400	Nativa	subarbusto
	var. <i>riojana</i> (Burkart) Ulibarri			

Familia	Especie	Rango Altitudinal	Estatus	Forma de Vida
Fabaceae	<i>Adesmia occulta</i> (R. E. Fr.) Burkart	3000-4400	Nativa	subarbusto
	<i>Astragalus arequipensis</i> Vogel	3000-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Astragalus crypticus</i> I. M. Johnst.	3000-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Astragalus cryptobotrys</i> I. M. Johnst.	3500-4700	Nativa	hierba perenne
	<i>Astragalus garbancillo</i> Cav.	2500-4000	Nativa	hierba
	<i>Astragalus tarijensis</i> Wedd.	2500-4000	Nativa	hierba
	<i>Lathyrus macropus</i> Gillies ex Hook. & Arn.	0-3100	Nativa	hierba
	<i>Lupinus buchtienii</i> Rusby	3000-4000	Nativa	hierba
	<i>Lupinus subacaulis</i> Griseb.	3000-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Lupinus umidicola</i> C. P. Sm.	1000-3500	Nativa	hierba
	<i>Trifolium amabile</i> Kunth var. <i>amabile</i>	0-3000	Nativa	hierba perenne
	<i>Vicia setifolia</i> Kunth var. <i>setifolia</i>	0-3000	Nativa	hierba anual
Gentianaceae	<i>Gentiana prostrata</i> Haenke	1800-4500	Nativa	hierba anual
	<i>Gentianella bromifolia</i> (Griseb.) T. N. Ho & S. W. Liu	2500-4000	Nativa	hierba perenne
	<i>Gentianella claytonioides</i> (Gilg) T. N. Ho & S. W. Liu	2900-3400	Nativa	hierba bianual
	<i>Gentianella multicaulis</i> (Gillies ex Griseb.) Fabris	1500-4100	Nativa	hierba bianual
Geraniaceae	<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hér. ex Aiton	0-4000	Nativa	hierba anual o bianual
	<i>Geranium sessiliflorum</i> Cav.	0-4800	Nativa	Hierba perenne
Grossulariaceae	<i>Ribes catamarcanum</i> Jancz.	2500-3000	Nativa	arbusto
Hypoxidaceae	<i>Hypoxis humilis</i> Kunth	± 3000	Nativa	hierba perenne
	<i>Mastigostyla johnstonii</i> R. C. Foster.	3000-3600	Nativa	hierba perenne
Iridaceae	<i>Mastigostyla spathacea</i> (Griseb.) Ravenna	2000-3500	Nativa	hierba perenne
	<i>Olsynium junceum</i> (E. Mey. ex C. Presl) Goldblatt ssp. <i>junceum</i>	200-3500	Nativa	Hierba perenne
	<i>Sisyrinchium biflorum</i> Griseb.	0-3500	Nativa	hierba perenne
	<i>Sisyrinchium chilense</i> Hook. ssp. <i>chilense</i>	0-3700	Nativa	hierba perenne
	<i>Sisyrinchium unguiculatum</i> Griseb.	1000-3500	Nativa	hierba perenne
Juncaceae	<i>Luzula excelsa</i> Buchenau	1000-3500	Nativa	hierba perenne
	<i>Luzula racemosa</i> Desv. var. <i>humilis</i> (Buchenau) R. E. Fr.	1500-4700	Nativa	hierba perenne
Lamiaceae	<i>Clinopodium gilliesii</i> (Benth.) Kuntze	1200-4500	Nativa	arbusto
Ledocarpaceae	<i>Balbisia calycina</i> (Griseb.) Hunz. & Ariza	2000-4000	Nativa	subarbusto
	<i>Blumenbachia hieronymi</i> Urb.	1900-3500	Nativa	hierba anual o bianual
Loasaceae	<i>Caiophora cernua</i> (Griseb.) Urb. & Gilg ex Kurtz	900-3300	Nativa	hierba perenne
	<i>Caiophora chuquitensis</i> (Meyen) Urb. & Gilg	3000-4600	Nativa	hierba perenne o subarbusto
	<i>Caiophora rosulata</i> (Wedd.) Urb. & Gilg	3600-4600	Nativa	hierba perenne
Lycopodiaceae	<i>Phlegmariurus saururus</i> (Lam.) B. Øllg.	1000-4000	Nativa	hierba perenne
	<i>Acaulimalva nubigena</i> (Walp.) Krapov.	3000-4500	Nativa	hierba perenne
Malvaceae	<i>Nototriche caesia</i> A. W. Hill	3500-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Nototriche calchaquensis</i> Krapov.	4400-5400	Nativa	Hierba perenne
	<i>Tarasa o'donellii</i> Krapov.	2900-3800	Nativa	hierba anual
	<i>Tarasa tenella</i> (Cav.) Krapov.	2500-3800	Nativa	hierba anual o bianual
	<i>Urocarpidium pentacoccum</i> Krapov.	2900-3100	Nativa	hierba anual
Montiaceae	<i>Urocarpidium pentandrum</i> (K. Schum.) Krapov.	2000-3000	Nativa	hierba anual
	<i>Calandrinia acaulis</i> Kunth	2500-4900	Nativa	hierba perenne
Onagraceae	<i>Epilobium denticulatum</i> Ruiz & Pav.	1500-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Oenothera lasiocarpa</i> Griseb.	1500-4500	Nativa	hierba anual o bianual

Familia	Especie	Rango Altitudinal	Estatus	Forma de Vida
Onagraceae	<i>Oenothera nana</i> Griseb.	2500-4500	Nativa	hierba anual o bianual
	<i>Oenothera punae</i> Kuntze	2000-4700	Nativa	hierba anual o bianual
Orchidaceae	<i>Aa hieronymi</i> (Cogn.) Schltr.	1000-3000	Nativa	hierba perenne
	<i>Chloraea castillonii</i> Hauman	2000-3000	Nativa	hierba perenne
	<i>Malaxis hieronymi</i> (Cogn.) L. O. Williams	1500-3300	Nativa	hierba perenne
Orobanchaceae	<i>Agalinis fiebrigii</i> (Diels) D'Arcy	2000-4500	Nativa	subarbusto
	<i>Castilleja pumila</i> (Benth.) Wedd. ex Herrera	3000-4000	Nativa	hierba parásita
	<i>Neobartsia peruviana</i> (Walp.) Uribe-Convers & Tank	1100-4200	Nativa	hierba perenne
Phrymaceae	<i>Erythranthe glabrata</i> (Kunth) G. L. Nesom	0-4500	Nativa	hierba anual
	<i>Plantago brasiliensis</i> Sims	0-3400	Nativa	hierba perenne
Plantaginaceae	<i>Plantago monticola</i> Decne.	2900-4400	Nativa	hierba anual o bianual
	<i>Plantago orbignyana</i> Steinh. ex Decne. ssp. <i>niederleinii</i> (Pilg.) Rahn	2500-3500	Nativa	hierba perenne
	<i>Plantago tomentosa</i> Lam.	0-3000	Nativa	hierba perenne
	<i>Plantago tubulosa</i> Decne.	2900-5000	Nativa	hierba perenne
Plumbaginaceae	<i>Armeria maritima</i> (Mill.) Willd.	0-3500	Nativa	hierba perenne
	<i>Aciachne acicularis</i> Laegaard	3600-4200	Nativa	hierba perenne
	<i>Agrostis ambatoensis</i> Asteg.	4300-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Agrostis breviculmis</i> Hitchc.	3500-4000	Nativa	hierba perenne
	<i>Agrostis meyenii</i> Trin.	1500-4200	Nativa	hierba perenne
	<i>Agrostis perennans</i> (Walter) Tuck.	0-4000	Nativa	hierba perenne
	<i>Agrostis tolucensis</i> H.B.K.	1500-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Bromus catharticus</i> Vahl var. <i>rupestris</i> (Speg.) Planchuelo & P. M. Peterson	0-3600	Nativa	hierba perenne
	<i>Bromus lanatus</i> Kunth	3000-5000	Nativa	hierba perenne
	<i>Cinnagrostis chrysophylla</i> (Phil.) P. M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá	3700-5300	Nativa	hierba perenne
	<i>Cinnagrostis hieronymi</i> (Hack.) P. M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá	1100-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Cinnagrostis lagurus</i> (Wedd.) P. M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá	4200-5000	Nativa	hierba perenne
	<i>Cinnagrostis malamalensis</i> (Hack.) P. M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá	2700-4600	Nativa	hierba perenne
	<i>Cinnagrostis polygama</i> Griseb. var. <i>polygama</i>	1800-3200	Nativa	Hierba perenne
	<i>Cinnagrostis rosea</i> (Griseb.) P. M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá	1700-4400	Nativa	hierba perenne
	<i>Cinnagrostis velutina</i> (Nees & Meyen) P. M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá var. <i>nardifolia</i> (Griseb.) P. M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá	3800-4700	Nativa	Hierba perenne
	<i>Cinnagrostis vicunarum</i> (Wedd.) P. M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá	3200-4900	Nativa	hierba perenne
	<i>Cortaderia hieronymi</i> (Kuntze) N. P. Barker & H. P. Linder	700-3500	Nativa	hierba perenne
	<i>Deschampsia eminens</i> (J. Presl) Saarela var. <i>eminens</i>	2900-4800	Nativa	hierba perenne
<i>Festuca dissitiflora</i> Steud. ex Griseb.	2000-4500	Nativa	Hierba perenne	
<i>Festuca hieronymi</i> Hack.	400-3600	Nativa	Hierba perenne	
<i>Festuca lilloi</i> Hack.	1800-4500	Nativa	Hierba perenne	
<i>Festuca nardifolia</i> Griseb.	3200-4900	Nativa	Hierba perenne	
<i>Festuca weberbaueri</i> Pilg.	2000-4300	Nativa	Hierba perenne	

Familia	Especie	Rango Altitudinal	Estatus	Forma de Vida
Poaceae	<i>Hordeum muticum</i> J. Presl	400-4100	Nativa	hierba perenne
	<i>Jarava hystricina</i> (Speg.) Peñailillo	3500-4300	Nativa	hierba perenne
	<i>Koeleria kurtzii</i> Hack. ex Kurtz emend. A. M. Molina	500-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Muhlenbergia peruviana</i> (P. Beauv.) Steud.	2000-4600	Nativa	hierba anual
	<i>Muhlenbergia ramulosa</i> (Kunth) Swallen	3100	Nativa	hierba anual
	<i>Nassella brachychaetoides</i> (Speg.) Barkworth	0-3100	Nativa	hierba perenne
	<i>Nassella caespitosa</i> Griseb.	2600-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Nassella depauperata</i> (Pilger) Barkworth	3200-5000	Nativa	hierba perenne
	<i>Nassella mexicana</i> (A. Hitchc.) Pohl	2500-3300	Nativa	hierba perenne
	<i>Nassella nubicola</i> (Speg.) Torres	2800-4000	Nativa	hierba perenne
	<i>Nassella pampagrlandensis</i> (Speg.) Barkworth	1300-3100	Nativa	hierba perenne
	<i>Nassella parva</i> Torres	2500-3500	Nativa	hierba perenne
	<i>Nassella pubiflora</i> (Trin. & Rupr.) E. Desv. var. <i>pubiflora</i>	2200-4000	Nativa	hierba perenne
	<i>Paspalum pygmaeum</i> Hack.	2600-4600	Nativa	hierba anual
	<i>Piptochaetium panicoides</i> (Lam.) E. Desv.	0-3700	Nativa	hierba perenne
	<i>Poa annua</i> L.	0-3800	Adventicia	hierba anual
	<i>Poa bonariensis</i> (Lam.) Kunth	0-3000	Nativa	hierba perenne
	<i>Poa cabreriana</i> Anton & Ariza	3000-5000	Nativa	hierba perenne
	<i>Poa chamaeclinis</i> Pilg.	3800-4800	Nativa	hierba perenne
	<i>Poa humillima</i> Pilg.	4000-5000	Nativa	hierba perenne
	<i>Poa perligulata</i> Pilg.	4100-5400	Nativa	hierba perenne
	<i>Poa plicata</i> Hack.	3300-4300	Nativa	hierba perenne
	<i>Poa scaberula</i> Hook. f.	1100-3000	Nativa	hierba perenne
<i>Poa tucumana</i> Parodi	3100-3500	Nativa	hierba perenne	
<i>Polypogon elongatus</i> Kunth	400-3500	Nativa	hierba perenne	
Polygalaceae	<i>Polygala subandina</i> Phil.	0-4500	Nativa	hierba perenne
Polygonaceae	<i>Rumex lorentzianus</i> Lindau	600-3000	Nativa	hierba perenne
	<i>Cheilanthes pruinata</i> Kaulf.	2000-4800	Nativa	hierba perenne
Pteridaceae	<i>Cheilanthes squamosa</i> Gillies ex Hook. & Grev.	200-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Cystopteris diaphana</i> (Bory) Blasdell	0-3500	Nativa	hierba perenne
	<i>Ranunculus lancipetalus</i> Griseb.	3000-4000	Nativa	hierba
Ranunculaceae	<i>Ranunculus praemorsus</i> Kunth ex DC.	0-3500	Nativa	hierba o subarbusto perenne
Rosaceae	<i>Lachemilla pinnata</i> (Ruiz & Pav.) Rothm.	3600-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Tetraglochin cristata</i> (Britton) Rothm.	2000-5000	Nativa	arbusto
Sellaginellaceae	<i>Sellaginella microphylla</i> (H.B.K.) Spring	700-3600	Nativa	hierba perenne
Solanaceae	<i>Jaborosa rotacea</i> (Lillo) Hunz. & Barboza	1500-3700	Nativa	hierba perenne
	<i>Salpichroa tristis</i> Miers var. <i>tristis</i>	2000-3000	Nativa	arbusto
	<i>Solanum acaule</i> Bitter	2000-4700	Nativa	hierba perenne
	<i>Solanum aloysiifolium</i> Dunal	400-4000	Nativa	hierba perenne o subarbusto
	<i>Solanum boliviense</i> Dunal	1600-4300	Nativa	hierba perenne
	<i>Solanum venturii</i> Hawkes & Hjert.	1900-3000	Nativa	hierba perenne
Urticaceae	<i>Urtica chamaedryoides</i> Pursh ssp. <i>microsperma</i> Hauman	0-4000	Nativa	hierba perenne
Verbenaceae	<i>Junellia digitata</i> (Phil.) Moldenke var. <i>digitata</i>	3500- 4700	Nativa	arbusto
Violaceae	<i>Viola rodriguezii</i> W. Becker	3500-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Viola triflabellata</i> W. Becker	2000-4500	Nativa	hierba perenne

Tabla 2. Taxones del área de estudio que crecen exclusivamente en el piso superior de vegetación (>3000 msnm).

Familia	Especie	Rango Altitudinal	Estatus	Forma de Vida
Alstroemeriaceae	<i>Alstroemeria pygmaea</i> Herb.	3000-4400	Nativa	hierba perenne
Amaryllidaceae	<i>Nothoscordum andicola</i> Kunth	2900-4100	Nativa	hierba perenne
Apiaceae	<i>Azorella compacta</i> Phil.	3500-5200	Nativa	arbusto
	<i>Bowlesia venturii</i> Math. & Const.	3200-3800	Nativa	hierba perenne
Asteraceae	<i>Achyrocline rupestris</i> Cabrera	2900-4700	Nativa	hierba perenne
	<i>Baccharis neorupestris</i> Deble & A. S. Oliveira	3000-4500	Nativa	arbusto
	<i>Chersodoma glabriuscula</i> (Cabrera) M. O. Dillon & Sagást.	3200-5000	Nativa	subarbusto
	<i>Hypochaeris eremophila</i> Cabrera	2800-4700	Nativa	hierba perenne
	<i>Hypochaeris taraxacoides</i> Ball	2600-5000	Nativa	hierba perenne
	<i>Leucheria pteropogon</i> (Griseb.) Cabrera	3500-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Mniodes santanica</i> (Cabrera) S. E. Freire, Chemisquy, Anderb. & Urtubey	3100-3600	Nativa	hierba perenne
	<i>Mniodes schultzii</i> (Wedd.) S. E. Freire, Chemisquy, Anderb. & Urtubey	3900-5000	Nativa	hierba perenne
	<i>Mniodes subspicata</i> (Cabrera) S. E. Freire, Chemisquy, Anderb. & Urtubey	3000-4900	Nativa	hierba perenne
	<i>Oriastrum pulvinatum</i> Phil.	2800-4500	Nativa	hierba anual
	<i>Parastrephia lucida</i> (Meyen) Cabrera	2900-5000	Nativa	arbusto
	<i>Perezia pinnatifida</i> (Humb. & Bonpl.) Wedd.	3300-5000	Nativa	hierba perenne
	<i>Pseudognaphalium dysodes</i> (Spreng.) S. E. Freire, Bayón & C. Monti	3000-4300	Nativa	hierba perenne
	<i>Senecio ambatensis</i> Cabrera	2900-3650	Nativa	arbusto
	<i>Senecio anconquijae</i> Cabrera	3300-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Senecio burkartii</i> Cabrera	3800-4000	Nativa	hierba perenne
	<i>Senecio candollei</i> Wedd.	3500-5000	Nativa	hierba perenne
	<i>Senecio clivicola</i> Wedd. var. <i>pampae</i> (Lingelsh.) Cabrera	3000-4000	Nativa	arbusto
	<i>Senecio nutans</i> Sch. Bip.	3100-5000	Nativa	arbusto
	<i>Stevia chamaedrys</i> Griseb. var. <i>glandulifera</i> Ariza & Cerana	2900-3100	Nativa	hierba perenne
<i>Trichocline auriculata</i> (Wedd.) Hieron. var. <i>auriculata</i>	3300-4600	Nativa	hierba perenne	
<i>Werneria pygmaea</i> var. <i>apiculata</i> (Sch. Bip.) Wedd.	2900-4500	Nativa	hierba perenne	
<i>Xenophyllum incisum</i> (Phil.) V. A. Funk var. <i>pubescens</i> (Rockh.) Cabrera & S. E. Freire	3900-5000	Nativa	subarbusto	
Brassicaceae	<i>Brayopsis calycina</i> (Desv.) Gilg & Muschl.	3500-4900	Nativa	hierba perenne
	<i>Descurainia depressa</i> (Phil.) Reiche	3500-5000	Nativa	hierba bianual o perenne
	<i>Draba burkartiana</i> O. E. Schulz	3500-4000	Nativa	hierba perenne
	<i>Lepidium meyenii</i> Walp.	3000-4700	Nativa	hierba perenne
	<i>Mancoa hispida</i> Wedd.	3000-4800	Nativa	hierba perenne
	<i>Parodiodoxa chionophila</i> (Speg.) O. E. Schulz	3500-5100	Nativa	hierba perenne
Cactaceae	<i>Weberbaueria peruviana</i> (DC.) Al-Shehbaz	2800-4800	Nativa	hierba anual o perenne
	<i>Maihueiopsis boliviana</i> (Salm-Dyck) R. Kiesling	3000-4500	Nativa	subarbusto suculento
Caprifoliaceae	<i>Valeriana pycnantha</i> A. Gray	4000-4900	Nativa	hierba perenne
	<i>Valeriana urbanii</i> Phil.	3500-5000	Nativa	hierba perenne
Caryophyllaceae	<i>Arenaria pycnophylloides</i> Pax	3500-4000	Nativa	hierba perenne
	<i>Pycnophyllum convexum</i> Griseb.	4000-4500	Nativa	hierba perenne

P. H. Demaio *et al.* - Flora alta montaña Sierra de Ambato

Familia	Especie	Rango Altitudinal	Estatus	Forma de Vida
Fabaceae	<i>Adesmia minor</i> (Hook. & Arn.) Burkart var. <i>riojana</i> (Burkart) Ulibarri	3500-4400	Nativa	subarbusto
	<i>Adesmia occulta</i> (R. E. Fr.) Burkart	3000-4400	Nativa	subarbusto
	<i>Astragalus arequipensis</i> Vogel	3000-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Astragalus crypticus</i> I. M. Johnst.	3000-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Astragalus cryptobotrys</i> I. M. Johnst.	3500-4700	Nativa	hierba perenne
	<i>Lupinus buchtienii</i> Rusby	3000-4000	Nativa	hierba
	<i>Lupinus subacaulis</i> Griseb.	3000-4500	Nativa	hierba perenne
Gentianaceae	<i>Gentianella claytonioides</i> (Gilg) T. N. Ho & S. W. Liu	2900-3400	Nativa	hierba bianual
Iridaceae	<i>Mastigostyla johnstonii</i> R. C. Foster.	3000-3600	Nativa	hierba perenne
Loasaceae	<i>Caiophora chuquitensis</i> (Meyen) Urb. & Gilg	3000-4600	Nativa	hierba perenne o subarbusto
	<i>Caiophora rosulata</i> (Wedd.) Urb. & Gilg	3600-4600	Nativa	hierba perenne
Malvaceae	<i>Acaulimalva nubigena</i> (Walp.) Krapov.	3000-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Nototriche caesia</i> A. W. Hill	3500-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Nototriche calchaquensis</i> Krapov.	4400-5400	Nativa	Hierba perenne
	<i>Tarasa o'donellii</i> Krapov.	2900-3800	Nativa	hierba anual
	<i>Urocarpidium pentacocum</i> Krapov.	2900-3100	Nativa	hierba anual
Orobanchaceae	<i>Castilleja pumila</i> (Benth.) Wedd. ex Herrera	3000-4000	Nativa	hierba parásita
Plantaginaceae	<i>Plantago monticola</i> Decne.	2900-4400	Nativa	hierba anual o bianual
	<i>Plantago tubulosa</i> Decne.	2900-5000	Nativa	hierba perenne
Poaceae	<i>Aciachne acicularis</i> Laegaard	3600-4200	Nativa	hierba perenne
	<i>Agrostis ambatoensis</i> Asteg.	4300-4500	Nativa	hierba perenne
	<i>Agrostis breviculmis</i> Hitchc.	3500-4000	Nativa	hierba perenne
	<i>Bromus lanatus</i> Kunth	3000-5000	Nativa	hierba perenne
	<i>Cinnagrostis chrysophylla</i> (Phil.) P. M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá	3700-5300	Nativa	hierba perenne
	<i>Cinnagrostis lagurus</i> (Wedd.) P. M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá	4200-5000	Nativa	hierba perenne
	<i>Cinnagrostis velutina</i> (Nees & Meyen) P. M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá var. <i>nardifolia</i> (Griseb.) P. M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá	3800-4700	Nativa	Hierba perenne
	<i>Cinnagrostis vicunarum</i> (Wedd.) P. M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá	3200-4900	Nativa	hierba perenne
	<i>Festuca nardifolia</i> Griseb.	3200-4900	Nativa	Hierba perenne
	<i>Jarava hystricina</i> (Speg.) Peñailillo	3500-4300	Nativa	hierba perenne
	<i>Nassella depauperata</i> (Pilger) Barkworth	3200-5000	Nativa	hierba perenne
	<i>Nassella nubicola</i> (Speg.) Torres	2800-4000	Nativa	hierba perenne
	<i>Poa cabreriana</i> Anton & Ariza	3000-5000	Nativa	hierba perenne
	<i>Poa chamaeclinos</i> Pilg.	3800-4800	Nativa	hierba perenne
	<i>Poa humillima</i> Pilg.	4000-5000	Nativa	hierba perenne
	<i>Poa perigulata</i> Pilg.	4100-5400	Nativa	hierba perenne
	<i>Poa plicata</i> Hack.	3300-4300	Nativa	hierba perenne
<i>Poa tucumana</i> Parodi	3100-3500	Nativa	hierba perenne	
Ranunculaceae	<i>Ranunculus lancipetalus</i> Griseb.	3000-4000	Nativa	hierba
Rosaceae	<i>Lachemilla pinnata</i> (Ruiz & Pav.) Rothm.	3600-4500	Nativa	hierba perenne
Verbenaceae	<i>Junellia digitata</i> (Phil.) Moldenke var. <i>digitata</i>	3500- 4700	Nativa	arbusto
Violaceae	<i>Viola rodriguezii</i> W. Becker	3500-4500	Nativa	hierba perenne

Material de referencia: *Demaio 616*, Prov. Catamarca, Depto. Ambato, Sierra de Ambato, Base del cerro El Manchao, 28° 14' 25.52" S, 66° 1' 47.03" W, 4115,79 msnm (UNCAT)

Mastigostyla johnstonii R. C. Foster. Contr. Gray Herb. 155: 25. 1945

Material de referencia: *Demaio 754*, Prov. Catamarca, Depto. Capayán, Camino entre Campo de la Ciénaga y Casa de Piedra, 28° 28' 3.17" S, 66° 1' 8.26" W, 3711.3 msnm (UNCAT)

Nassella pubiflora (Trin. & Rupr.) E. Desv. var. *pubiflora*, Fl. Chil. 6: 264. 1854.

Material de referencia: *Demaio 604*, Prov. Catamarca, Depto. Ambato, Sierra de Ambato, Base del cerro El Manchao, 28° 13' 53.05" S, 66° 1' 43.16" W, 4084,30 msnm (UNCAT).

Nototriche calchaquensis Krapov. Bol. Soc. Argent. Bot. 5: 66, f. 4 E–G. 1953.

Material de referencia: *Demaio 721*, Prov. Catamarca, Depto. Capayán, Cerro Negro-Altos de Arena, 28° 23' 55.43" S, 66° 3' 31.02" W, 4415.29 msnm (UNCAT).

Olsynium junceum (E. Mey. ex C. Presl) Goldblatt ssp. *junceum*, Syst. Bot. 15: 508. 1990.

Material de referencia: *Demaio 759*, Prov. Catamarca, Depto. Capayán, Camino entre Campo de la Ciénaga y Casa de Piedra, 28° 28' 3.13" S, 66° 1' 7.54" W, 3682.4 msnm.

Pseudognaphalium lacteum (Meyen & Walp.) Anderb., Opera Bot. 104: 147. 1991.

Material de referencia: *Demaio 619*, Prov. Catamarca, Depto. Ambato, Campo Grande, Sierra de Ambato, camino al cerro El Manchao, 28° 10' 23.50" S, 66° 0' 24.50" W, 3690,50 msnm (UNCAT).

Stevia minor Griseb. Abh. Königl. Ges. Wiss. Göttingen 19:166. 1874.

Material de referencia: *Demaio 785*, Prov. Catamarca, Depto. Capayán, Camino entre Campo de la Ciénaga y Casa de Piedra, 28° 29' 28.67" S, 66° 0' 28.01" W, 3036.1 msnm

Trifolium amabile Kunth var. *amabile*, Nov. Gen. Sp. (quarto ed.) 6: 503, pl. 593. 1823[1824].

Material de referencia: *Demaio 770*, Prov. Catamarca, Depto. Capayán, Camino entre Campo de la Ciénaga y Casa de Piedra, 28° 29' 29.19" S, 66° 0' 24.15" W, 3039.1 msnm (UNCAT).

Vicia setifolia Kunth var. *setifolia*, Nov. Gen. Sp. (quarto ed.) 6: 500. 1823.

Material de referencia: *Demaio 577*, Prov. Catamarca, Depto. Ambato, Camino entre Las Tinajas y cerro El Morro, 28° 10' 52.79" S, 65° 58' 4.58" W, 3156,20 msnm; *Demaio 775*, Prov. Catamarca, Depto. Capayán, Camino entre Campo de la Ciénaga y Casa de Piedra, 28° 29' 27.72" S, 66° 0' 25.57" W, 3037.9 msnm.

Viola rodriguezii W. Becker, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 22: 350. 1926.

Material de referencia: *Demaio 725*, Prov. Catamarca, Depto. Capayán, Cerro Negro-Altos de Arena, 28° 23' 54.73" S, 66° 3' 32.05" W, 4428.7 msnm.

DISCUSIÓN

Afinidades florística del área de estudio

En términos biogeográficos, el área de estudio está incluida en la llamada Zona de Transición Sudamericana, que comprende las altas montañas de los Andes desde el Oeste de Venezuela hasta Argentina y Chile, los desiertos costeros de Perú y el norte de Chile y el centro-oeste de Argentina, y abarca las provincias fitogeográficas Páramo, Desierto, Puna, Atacama, Altos Andes Cuyanos, Monte y Comechingones (Morrone, 2018, Arana *et al.*, 2021). En una zona de transición biogeográfica los cambios históricos y ecológicos han promovido la mezcla de biotas diferentes (Morrone, 2018).

Como probable consecuencia de la escasa disponibilidad de datos florísticos y de su área comparativamente reducida, el piso altitudinal de alta montaña de las sierras de Ambato ha recibido poca atención en los ordenamientos fitogeográficos de escala local y regional, al igual que otros cordones similares como las sierras de Velazco en la provincia de La Rioja (Fig.1). Cabrera (1957, 1971) no hace mención explícita de este cordón montañoso en sus descripciones de las provincias fitogeográficas Altoandina y Puneña. El estudio de la Puna argentina de Martínez Carretero (1995) no incluyó las sierras de Ambato, aunque llegó hasta el extremo sur del cordón del Aconquija, muy próximo al límite norte del área de estudio de este trabajo (Fig. 1). En su descripción de la vegetación de la provincia de Catamarca, Morlans (1995) asignó las cumbres de Ambato a las provincias fitogeográficas puneña y altoandina teniendo en cuenta la altitud, ya que no contaba con listados

florísticos ni realizó expediciones a la región. El mapa de ecorregiones de Argentina de Burkart *et al.* (1999) y el mapa de unidades de vegetación de Argentina de Oyarzábal *et al.* (2018) pasaron por alto la vegetación de las cumbres de Ambato. Carilla, Grau y Cuello (2018), en su descripción de la vegetación de la Puna argentina, incluyen las cumbres de Ambato en la ecorregión Altoandina. En su esquema biogeográfico de Argentina, Arana *et al.* (2021) no detallan la vegetación de alta montaña de las sierras de Ambato y demás cordones de las Sierras Pampeanas con altitudes superiores a los 3000 msnm.

El listado florístico aquí presentado hace suponer que el área de estudio, al igual que las cumbres de otros cordones similares de las Sierras Pampeanas, debería incluirse en las provincias fitogeográficas puneña y altoandina, considerando la presencia de géneros característicos como *Nototriche*, *Azorella*, *Adesmia*, *Pycnophyllum*, *Parodiodoxa*, *Parastrephia*, *Chersodoma* y *Astragalus*, entre otros (tablas 1 y 2) (Fig. 5). Chiarini *et al.* (2018), que realizaron una expedición muy similar a la transecta A de este trabajo (Fig. 3), mencionaron la existencia de vegetación puneña y altoandina en los pisos de vegetación superiores del recorrido y confeccionaron un listado florístico congruente con esta hipótesis.

Martínez Carretero (1995), basándose en clasificaciones previas de Troll (1957, 1968), propuso para Argentina la existencia de cuatro distritos florísticos bien definidos dentro de la Puna, correlacionados con las precipitaciones: distrito Jujeño (entre 22° y 25° 30' S, abarcando W Jujuy, Salta, NW de Catamarca y N de Chile); distrito Cuyano (entre 29° y 32° 40' S, abarcando el Noroeste de Mendoza y suroeste de San Juan); un área de transición o subdistrito Central, que comprende gran parte de Catamarca y La Rioja, (entre los 25° 30' y los 29° S); y el distrito Boliviano, en el S de Perú, SW de Bolivia y montañas al este de Jujuy y Tucumán (Cumbres Calchaquies y Aconquija). El Distrito Jujeño y el Cuyano se corresponden respectivamente con la Puna seca (100-400 mm/año) y Puna desértica (menos de 100 mm/año) de Troll (1959). El distrito Boliviano se corresponde con la Puna húmeda de Troll (1959), con más de 400 mm/año. Dada la cercanía geográfica, las similitudes climáticas de las sierras de Aconquija con el área de estudio y el

listado florístico ofrecido en este trabajo (Tablas 1 y 2) es razonable considerar como hipótesis que las cumbres de Ambato extienden hacia el S el distrito puneño boliviano *sensu* Martínez Carretero (1995), y que sus máximas alturas presentan rasgos típicos de la provincia fitogeográfica Altoandina. Halloy (1985, citado en Halloy *et al.*, 2020) propuso para las cumbres Calchaquies de Tucumán la denominación de distrito Altoandino Calchaquí, basándose en las particularidades de su flora, muy diferente a las regiones de altitudes equivalentes de los Andes. Un estudio más detallado de la región de estudio de este trabajo y de cumbres similares en otros cordones de las Sierras Pampeanas podría encontrar nuevas evidencias a favor de esta hipótesis.

CONCLUSIONES

Las cumbres Calchaquies y las sierras de Aconquija, Ambato, Velazco y Famatina son áreas de endemismo bien establecidas (Aagesen *et al.*, 2012) y constituyen “islas” biogeográficas cuyas conexiones bióticas podrían investigarse con los procedimientos de la biogeografía evolutiva, en la medida que se disponga de relevamientos florísticos completos (Morrone, 2018). Esta contribución es un aporte en ese sentido, sumándose a los trabajos de Barboza *et al.* (2016) para la sierra de Famatina, de Chiarini *et al.* (2018) para las propias Sierras de Ambato y de Halloy *et al.* (2020) para las Cumbres Calchaquies y permitirá mejorar nuestra comprensión del esquema fitogeográfico del Noroeste de Argentina. Por otra parte, las comunidades vegetales de alta montaña de Sudamérica tropical y subtropical presentan distintos grados de vulnerabilidad ante el probable escenario de un incremento de la temperatura media global (Cuesta *et al.*, 2019), lo que aumenta la importancia del registro y monitoreo permanente de su diversidad.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Todos los autores del trabajo participaron de las expediciones de colección. PD, GRF y EIP participaron en el procesamiento e identificación del material colectado y en la revisión del manuscrito. PD redactó el manuscrito y elaboró las tablas y figuras del artículo.

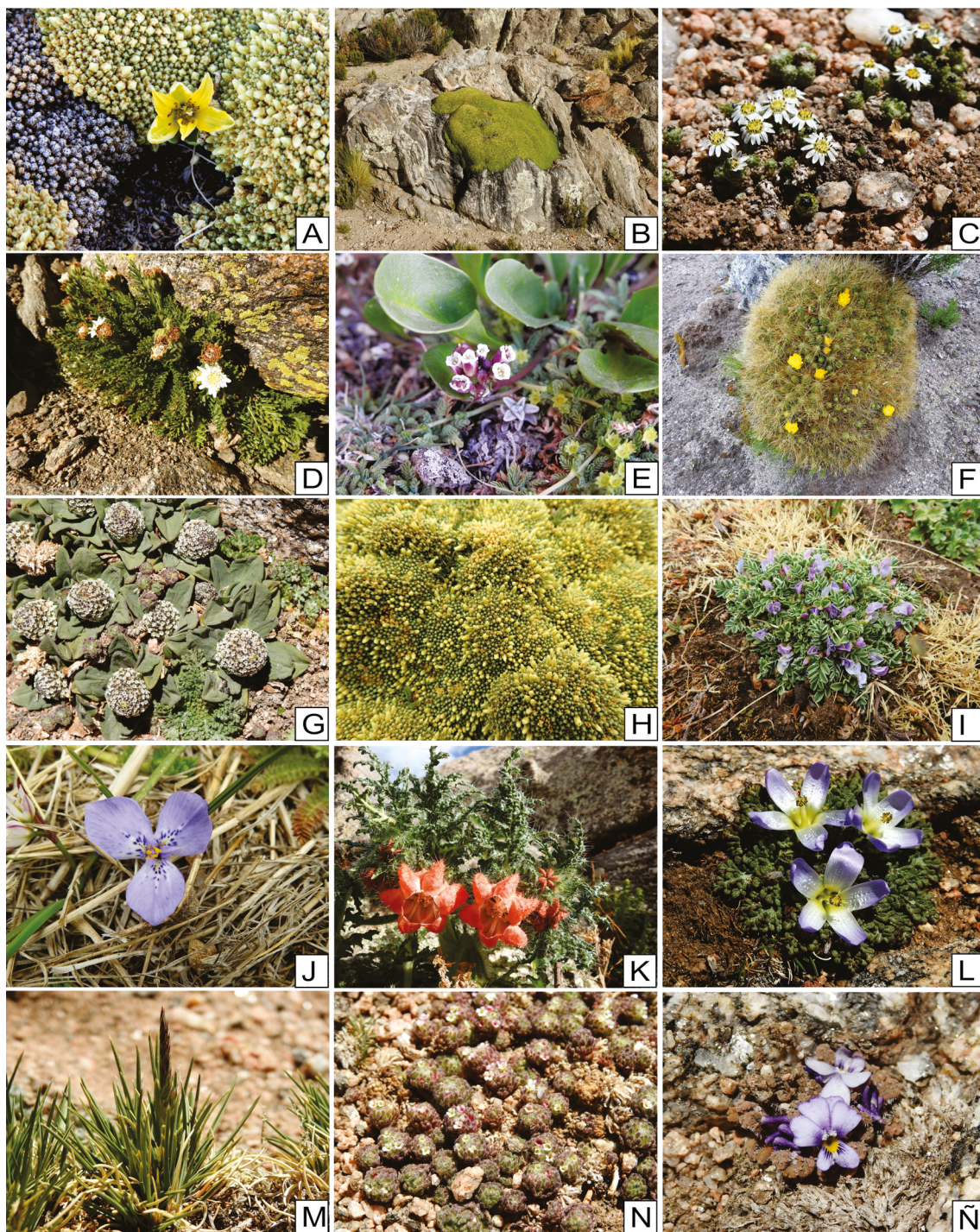


Fig. 5. Algunas especies exclusivas de alta montaña presentes en el área de estudio: **A:** *Alstroemeria pygmaea*. **B:** *Azorella compacta*. **C:** *Oriastrum pulvinatum*. **D:** *Leucheria pteropogon*. **E:** *Parodiodoxa chionophila*. **F:** *Maihueiniopsis boliviana*. **G:** *Valeriana pycnantha*. **H:** *Pycnophyllum convexum*. **I:** *Astragalus cryptobotrys*. **J:** *Mastigostyla johnstonii*. **K:** *Caiofophora chuquitensis*. **L:** *Nototriche caesia*. **M:** *Festuca nardifolia*. **N:** *Junellia digitata*. **Ñ:** *Viola rodriguezii*.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Elena Arévalo Martínez, Silvana Batallán, Benigno Romero y Alejandro Quiroga por su colaboración en la logística de las expediciones y el trabajo de herbario. Las expediciones al área de estudio fueron financiadas con recursos de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Catamarca.

BIBLIOGRAFÍA

- AAGESEN, L., M. J. BENA, S. NOMDEDEU, A. PANIZZA, R. P. LÓPEZ & F. ZULOAGA. 2012. Areas of endemism in the Southern Central Andes. *Darwiniana* 50: 218-251.
- 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. *Opera Lilloana* 56, Fundación Miguel Lillo, Tucumán.
- BARBOZA, G. E., J. J. CANTERO, F. E. CHIARINI, J. CHIAPELLA, S. FREIRE, C. O. NUÑEZ, V. PALCHETTI & L. ARIZA ESPINAR. 2016. Vascular plants of Sierra de Famatina (La Rioja, Argentina): an analysis of its biodiversity. *Phytotaxa* 248: 001-123.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.248.1.1>
- BURKART, R. N., N. O. BÁRBARO, R. O. SANCHEZ, & D. A. GÓMEZ. 1999. *Ecorregiones de la Argentina*. Administración de Parques Nacionales y Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable, Buenos Aires.
- CABRERA, A. L., 1957. La vegetación de la Puna argentina. *Revista Invest. Agríc.* 11: 316-412.
- CABRERA, A. L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 14: 1-42.
- CARILLA, J., A. GRAU, & S. CUELLO. 2018. Vegetación de la Puna argentina. En: GRAU, H. R., M. J. BABOT, A. E. IZQUIERDO & A. GRAU (Eds.), *La Puna argentina: naturaleza y cultura*. Serie de Conservación de la Naturaleza 24, pp. 143-156. Fundación Miguel Lillo, Tucumán.
- CABRERA, A. L. & A. WILLINK. 1973. *Biogeografía de América Latina*. OEA, Serie Biología, Washington.
- CHIAPELLA, J. & P. DEMAIO. 2015. Plant endemism in the Sierras of Córdoba and San Luis (Argentina): understanding links between phylogeny and regional biogeographical patterns. *PhytoKeys* 47: 59–96
<https://doi.org/10.3897/phytokeys.47.8347>
- CHIARINI F., G. E. BARBOZA, R. POZNER, D. PALACIOS & J. J. CANTERO. 2018. *Flores del Ambato*. Municipalidad de El Rodeo, Catamarca.
- CUESTA, F., C. TOVAR, L. D. LLAMBÍ, W. D. GOSLING, S. HALLOY, J. CARILLA, P. MURIEL, R. MENESES, S. BECK, C. ULLOA-ULLOA, K. YAGER, N. AGUIRRE, P. VIÑAS, J. JÁCOME, D. SUAREZ-LUQUE, W. BUYTAERT, & H. PAULI. 2019. Thermal niche traits of high alpine plant species and communities across the tropical Andes and their vulnerability to global warming. *Journal of Biogeography* 47: 408-420.
<https://doi.org/10.1111/jbi.13759>
- GONZALEZ BONORINO, F. 1958. Orografía. En: DE APARICIO, F. & H. A. DI FRIERI. *La Argentina, suma de geografía*. Tomo 3, pp. 1-100. Ed. Peuser, Buenos Aires.
- HALLOY, S., S. CUELLO, J. CARILLA, S. LIZÁRRAGA, J. CARRIZO & A. GRAU. 2020. *Flora altoandina de Huaca Huasi. Guía visual*. Ediciones del Subtrópico, Tucumán, Argentina.
- LAVILLA, E. O. & J. GONZÁLEZ. 1999. *Biodiversidad de Agua Rica (Catamarca, Argentina)*. BHP Copper y Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.
- MARTÍN, C. M. 2019. *Caracterización florística y biogeográfica de los Pastizales Montanos de las Yungas tucumano-bolivianas*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.
- MARTINEZ CARRETERO, E. 1995. La Puna Argentina: delimitación general y división en distritos florísticos. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 31: 27-40.
- MORLANS, M. C. 1995. Regiones naturales de Catamarca. Provincias geológicas y provincias fitogeográficas. *Revista de Ciencia y Técnica* 2: 1-42.
- MORRONE, J. J. 2018. *Evolutionary biogeography of the Andean region*. CRC Press, Boca Raton.
<https://doi.org/10.1201/9780429486081>
- 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. Vegetation units of Argentina. *Ecología Austral* 28: 40-63.
<https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>
- TESTOLIN, R., F. ATTORRE & B. JIMÉNEZ-ALFARO. 2020. Global distribution and bioclimatic characterization of alpine biomes. *Ecography* 43:1–10. <https://doi.org/10.1111/ecog.05012>

TROLL, C. 1959. Die Tropischen Gebirge. Ihre dreidimensionale klimatische und pflanzengeographische zonierung. *Bonner Geogr. Abh.* Heft 25.

TROLL, C. 1968. The Cordilleras of the Tropical Americas. Aspects of climatic, phytogeographical and agrarian ecology. *Geo-Ecology of the Mountains Regions of the Tropical Americas*: 15-56.



UNA ESPECIE INTRODUCIDA EN HUMEDALES, ¿POSIBLE INVASORA? DISTRIBUCIÓN DE *POTENTILLA ANSERINA* (ROSACEAE) EN EL PARQUE NACIONAL NAHUEL HUAPI (PATAGONIA, ARGENTINA)

AN ALIEN IN WETLANDS, POSSIBLE INVADER? DISTRIBUTION OF *POTENTILLA ANSERINA* (ROSACEAE) IN THE NAHUEL HUAPI NATIONAL PARK (PATAGONIA, ARGENTINA)

Florencia Cuassolo^{1*}  y Verónica Díaz Villanueva¹ 

SUMMARY

1. Laboratorio de Limnología, INIBIOMA, Universidad Nacional del Comahue, CONICET, Quintral 1250, Bariloche (8400), Argentina.

*cuassolof@comahue-conicet.gov.ar

Citar este artículo

CUASSOLO, F. & V. DÍAZ VILLANUEVA. 2022. Una especie introducida en humedales, ¿posible invasora? Distribución de *Potentilla anserina* (Rosaceae) en el Parque Nacional Nahuel Huapi (Patagonia, Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 255-270..

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n2.35786>

Introduction and objectives: Wetlands are natural ecosystems relevant to biodiversity and ensure a variety of ecosystem services. However, they are environments susceptible to species invasions. The exotic and invasive species *Potentilla anserina* was found in wetlands of Patagonia. The objectives of this study were to determine the distribution of this species in the Nahuel Huapi National Park and to know how it relates to the types of biomes and land uses.

M&M: We studied the distribution of *P. anserina* in 28 wetlands along a precipitation gradient (55.4 km East-West), in the Nahuel Huapi National Park, in relation to the type of environment, biome, degree of urbanization and presence of cattle. Also, we relate its cover with the richness of species in 8 of the wetlands analyzed.

Results: *P. anserina* was correlated with shallow and temporary wetlands and with the presence of cattle. The % of coverage of *P. anserina* did not exceed 10% (with one exception) and was not related to species richness.

Conclusion: Due to the high dispersal capacity of *P. anserina* in Patagonian wetlands and the high coverage observed in one of the temporary wetland studied, our results alert about the invasive potential of this exotic species.

KEY WORDS

Anthropic impact, floristic composition, hydrophytes, meadows, Patagonia, wet invasive species.

RESUMEN

Introducción y objetivos: Los humedales son ecosistemas naturales relevantes para la biodiversidad y aseguran una variedad de servicios ecosistémicos. Sin embargo, son ambientes susceptibles a las invasiones de especies. La especie introducida e invasora *Potentilla anserina* se encontró en humedales de la Patagonia. Los objetivos de este estudio fueron determinar la distribución de esta especie en el Parque Nacional Nahuel Huapi y conocer cómo se relaciona con los tipos de hábitats y usos del suelo.


M&M: Estudiamos la distribución de *P. anserina* en 28 humedales a lo largo de un gradiente de precipitaciones (55,4 km Este-Oeste), en el Parque Nacional Nahuel Huapi, en relación con el tipo de ambiente, hábitat, grado de urbanización y presencia de ganado. También, relacionamos su cobertura con la riqueza de especies en 8 de los mallines analizados.

Resultados: *P. anserina* estuvo correlacionada con humedales someros y temporarios y con la presencia de ganado. La cobertura de *P. anserina* no superó el 10% (con una excepción) y no estuvo relacionada con la riqueza de especies.

Conclusión: Debido a la alta capacidad de dispersión de *P. anserina* en humedales patagónicos y la alta cobertura observada en uno de los mallines estudiados, nuestros resultados alertan sobre el potencial invasor de esta especie introducida.

PALABRAS CLAVE

Composición florística, especies invasoras, hidrófitas, impacto antrópico, mallines, Patagonia.

Recibido: 8 Dic 2021
Aceptado: 26 May 2022
Publicado impreso: 30 Jun 2022
Editor: Karina L. Speziale 

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

INTRODUCCIÓN

Los humedales son sitios de alta biodiversidad (Ramsar, 2006), que debido tanto a los disturbios naturales (fluctuaciones hídricas) como a los antrópicos (ganado, urbanización) son ambientes muy susceptibles a ser invadidos por especies introducidas (Raffaele, 2004; Zedler & Kercher, 2004; Gallardo *et al.*, 2016). Esta susceptibilidad se refleja en el hecho de que un alto porcentaje (24%) de las plantas más invasoras del mundo son invasoras de humedales (Zedler & Kercher, 2004). Sin embargo, no todas las especies exóticas (introducidas) se convierten en especies naturalizadas o invasoras (Richardson *et al.*, 2000) y es necesario entender la diferencia entre estos términos cuando se realizan inventarios de especies identificando nativas e introducidas.

El impacto que introducen diferentes especies varía enormemente y depende de la susceptibilidad de los ecosistemas a la invasión y de las características de la especie. Según Pyšek *et al.* (2020), las especies invasoras afectan la riqueza y abundancia de las especies nativas, y aumentan su riesgo de extinción; además, alteran las redes tróficas y cambian los ciclos de nutrientes. También se ve afectada la hidrología, la estructura del hábitat y el régimen de disturbio, con lo cual todo el funcionamiento de los ecosistemas puede quedar transformado por la incorporación de especies invasoras. Sin embargo, no toda especie invasora tiene un efecto negativo sobre la comunidad en la que se naturaliza. Richardson *et al.* (2000) sugirieron el término transformadoras para las plantas invasoras que introducen cambios en el ecosistema en un área significativa dentro del ambiente invadido.

En la Patagonia andina existen numerosos cuerpos de agua temporales o semitemporales denominados localmente mallines o vegas. Estos humedales presentan vegetación en prácticamente toda su superficie, ya que suelen secarse durante los meses de verano. Son ambientes altamente productivos (Buono *et al.*, 2010) y de mucha biodiversidad (Perotti *et al.*, 2005; Jara *et al.*, 2013). Se caracterizan por la presencia de especies vegetales adaptadas a las fluctuaciones del nivel del agua (hidrófitas), y la ausencia de aquellas no tolerantes a la condición de anegamiento producto de los pulsos de inundación. Suelen presentar una

cobertura vegetal densa, dominada principalmente por plantas herbáceas de las familias Juncaceae, Cyperaceae y Poaceae (Iriondo *et al.*, 1974; Raffaele, 1999). En este sentido, la zona litoral de los lagos, tanto profundos como someros que también abundan en la Patagonia, son ambientes con un régimen hídrico fluctuante. Esto le confiere características semejante a los humedales en cuanto a una vegetación hidrófita, con una producción primaria que puede ser alta en lugares reparados de la costa (Neiff, 1973). Por lo tanto, en este estudio llamaremos humedales tanto a los mallines como a la zona litoral de lagos.

El número de especies introducidas en humedales es alta (Hauenstein *et al.*, 2008; Kutschker *et al.*, 2014; Cuassolo & Díaz Villanueva, 2019; Manzo *et al.*, 2020). Kutschker *et al.* (2014) encontraron un aumento de la cobertura de especies introducidas en humedales con mayor presión de ganadería, mientras que Cuassolo & Díaz Villanueva (2019) encontraron una relación positiva entre el porcentaje de especies introducidas y la distancia al centro de la ciudad de San Carlos de Bariloche. En el Parque Nacional Nahuel Huapi, el 25% de la flora terrestre ha sido identificada como especies introducidas (Ezcurra & Brion, 2005) y Speziale & Ezcurra (2011) hallaron que el proceso de invasión en la región está influenciado tanto por el gradiente de precipitaciones como la distancia a los centros urbanos y los disturbios antrópicos. Entre las especies introducidas encontradas por Cuassolo & Díaz Villanueva (2019) en mallines, *Potentilla anserina* L. (Rosaceae) (Fig. 1A) fue registrada en todos ellos (cuatro ambientes), alcanzando una cobertura casi del 50% en uno de los mallines (Fig. 1B) y se la identificó como posible invasora.

En la Argentina se han hallado cinco especies del género *Potentilla*; dos son nativas (*P. chilensis* L. Mabb. y *P. tucumanensis* Castagnaro & M. Arias) y tres introducidas (*P. anserina*, *P. vesca* (L.) Scop. y *P. recta* (L.)) (Puntieri & Brion, 2005). En particular, *P. anserina* es una planta herbácea, hemicriptofita y estolonífera que fue hallada en Argentina por primera vez en 1877 en la provincia de Buenos Aires (Berg, 1877) y más tarde se registró en toda la Patagonia (Grondona, 1984). Manzo *et al.* (2020) encontraron que su abundancia en humedales de Chubut es mayor en sitios con concentración alta de fósforo total. Por otro lado, en Chile fue encontrada en lagunas costeras con



Fig. 1. A: Foto de una planta de *Potentilla anserina*. **B:** Foto de la Laguna Fantasma durante su fase sin agua (verano), mostrando la distribución de las tres especies dominantes (c: *Carex aematorhyncha*, e: *Eleocharis pachycarpa* y p: *Potentilla anserina*)

alta conductividad (Hauenstein *et al.*, 2008) y en mallines de Torres del Paine (Clausen *et al.* 2006).

La presencia de *P. anserina* en los humedales puede tener impactos en el funcionamiento de los ecosistemas, como por ejemplo en el reciclado de nutrientes. Por un lado, por su capacidad de liberar más cantidad de materia orgánica disuelta (MOD) que las especies nativas con las que convive (Cuassolo *et al.*, 2012; Cuassolo *et al.*, 2016) y, por otro lado, porque su tasa de descomposición es mayor que las especies endémicas (Cuassolo *et al.*, 2020). La presencia de micorrizas fue propuesta como una característica que le confiere ventajas adaptativas para crecer también en suelos con bajo contenido de fósforo, ya que se halló que concentra cantidades altas de este elemento en sus raíces (Cuassolo *et al.*, 2012).

Los objetivos del presente trabajo fueron: a) analizar la distribución de *P. anserina* cubriendo un rango de precipitación media, ambientes e impacto antrópico y en diferentes tipos de humedal, desde las costas de lagos profundos y someros hasta mallines de bosque y estepa; b) determinar si la especie representa un riesgo para los humedales del Parque Nacional Nahuel Huapi. Para ello se identificaron

mallines con presencia de *P. anserina* y se midió su cobertura y la riqueza de especies (diferenciando nativas e introducidas) con el fin de determinar si existe una relación negativa entre estas variables.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional Nahuel Huapi (PNNH), en el noroeste de la Patagonia Argentina (entre 40°58' S - 41°21' S y 71°08' O - 71°49' O, Fig. 2) en ambientes acuáticos temporales o semitemporales (mallines) y en la zona litoral vegetada de lagos someros y profundos. El clima de la región es templado frío, con precipitaciones medias anuales que van desde los 3000 mm en el Oeste hasta los 200 mm en el Este (Paruelo *et al.*, 1998), concentradas en el otoño en forma de lluvias y en el invierno como lluvias y nevadas. Este gradiente de precipitaciones medias genera un gradiente de vegetación marcado. En el Oeste se desarrolla el bosque húmedo con un predominio de especies perennifolias, principalmente *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. (coihue), y arbustos como

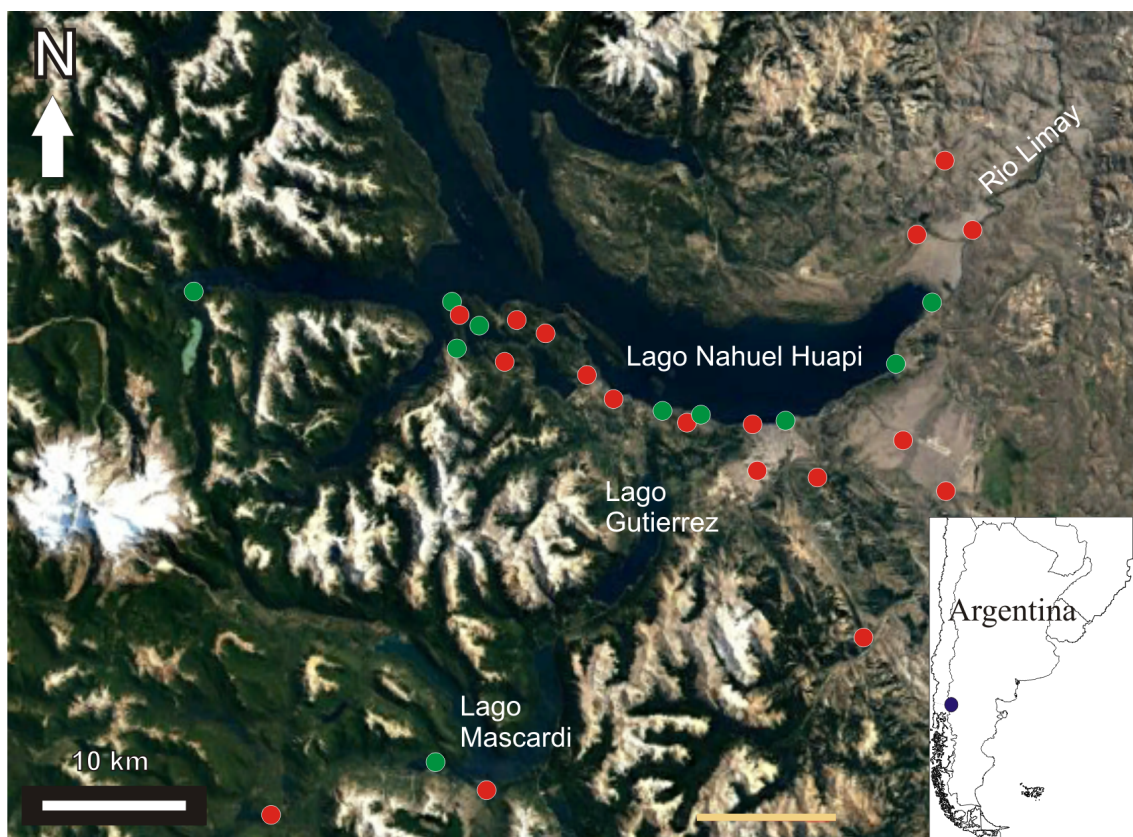


Fig. 2. Mapa del Parque Nacional Nahuel Huapi mostrando los 28 sitios de relevamiento. Círculos verdes: ausencia; círculos rojos: presencia de *Potentilla anserina*. En el mapa de la República Argentina se detalla con círculo azul la ubicación del área de estudio.

Luma apiculata (DC.) Burret (arrayán) y una bambusoidea nativa de América del Sur, *Chusquea culeou* É. Desv. (caña coligüe) principal componente del sotobosque Templado Húmedo. Por encima de los 1000 m snm domina la especie caducifolia *N. pumilio* Krasser (lenga). En el Este del gradiente estudiado se encuentra la estepa, con vegetación dominada por *Festuca pallescens* (St.-Yves) Parodi y una baja abundancia de arbustos, como *Discaria chacaye* (G. Don) Tortosa y la especie invasora *Salix fragilis* L. (Ezcurra & Brion, 2005). Entre la zona de bosque húmedo y la estepa se encuentra la ciudad de San Carlos de Bariloche, que corresponde a una vegetación de bosque mixto, con presencia de especies perennifolias como *Maytenus boaria* Molina (maitén), *Lomatia hirsuta* (Lam.) (radal) y la conífera *Austrocedrus chilensis* (D. Don) (ciprés de la cordillera).

Relevamiento

Durante los meses de verano (estación de crecimiento) de 2020 se realizó un relevamiento en 28 sitios a lo largo de una transecta Este-Oeste de 55,4 km y abarcando 37,1 km en sentido Norte-Sur (Tabla 1, Fig. 2). El relevamiento incluyó:

- 1) Tres tipos de humedal: a) costas vegetadas de lagos profundos b) costas vegetadas de lagos someros, y c) humedales temporales o semitemporales (mallines).
- 2) Tres tipos de hábitats: a) bosque, b) estepa y c) urbanos. Los sitios urbanos correspondieron a los incluidos en el ejido urbano de la Municipalidad de San Carlos de Bariloche con una densidad de viviendas (contabilizando el número de casas a una distancia de 100 metros, desde la zona periférica del humedal) mayor a 5 por ha (Cuassolo & Diaz Villanueva, 2019).

F. Cuassolo & V. Díaz Villanueva - *Potentilla anserina* ¿Una invasora de humedales?

- 3) Tres categorías según el grado de urbanización: a) alta: son aquellos sitios dentro del hábitat urbano que presentan mayor grado de urbanización, sin protección. Estos ambientes se caracterizan además por el alto porcentaje de especies introducidas, b) baja: sitios en zonas con densidad de viviendas menor a 5 por ha, que conservan la vegetación nativa, (dentro del hábitat de bosque) y sitios dentro del hábitat urbano pero declarados reservas naturales urbanas (RNU), con bajo impacto antrópico, y c) nula: sitios tanto de bosque como de estepa sin asentamientos urbanos.
- 4) Tres categorías según la presencia de ganado: a) sin ganado, b) poco ganado: menos de 20 animales a una distancia de 100 metros desde la zona periférica del humedal, mayormente equino, y c) mucho ganado, más de 20

Tabla 1. Ubicación de los 28 sitios de relevamiento con su clasificación según tipo de ambiente, hábitat, urbanización (N: nula, B: baja, A: alta) y ganado (S: sin ganado, P: poco ganado, M: mucho ganado) y la presencia de *Potentilla anserina*.

Sitio	Coordenadas		Tipo de humedal	Hábitat	Urbanización	Ganado	<i>P. anserina</i>
	Latitud (S)	Longitud (O)					
Mallín Llao-Llao	41° 2'58.28"	71°34'1.65"	mallín	Bosque	nula	S	si
Antaño	41° 4'31.39"	71°31'37.83"	mallín	Bosque	nula	P	si
Laguna Fantasma	41° 5'35.12"	71°27'6.54"	mallín	urbano	baja	P	si
Bahía Serena	41° 6'32.80"	71°26'8.66"	mallín	urbano	baja	M	si
Teleférico	41° 7'40.70"	71°22'6.58"	mallín	urbano	alta	M	si
Mallín 187	41° 8'29.45"	71°18'38.39"	mallín	urbano	alta	P	si
Buitrera	41°11'40.70"	71° 9'18.66"	mallín	estepa	nula	M	si
Bernal	41° 8'40.14"	71°10'39.01"	mallín	estepa	nula	S	si
Laguna Esandi	41° 9'53.72"	71°16'9.99"	mallín	estepa	nula	P	si
Rincón Chico	40°59'45.16"	71° 5'46.79"	mallín	estepa	nula	M	si
Fortín Chacabuco	41° 0'28.69"	71° 9'23.62"	mallín	estepa	nula	M	si
Frizón	40°58'28.63"	71° 8'55.86"	mallín	estepa	nula	M	si
Laguna Los Patos	41°15'41.57"	71°17'38.69"	mallín	Bosque	nula	P	si
Los Moscos	41°21'2.56"	71°35'56.47"	mallín	Bosque	nula	P	no
Playa Negra	41°21'41.87"	71°33'25.55"	mallín	Bosque	nula	M	si
Morenito-Ezquerria	41° 3'33.17"	71°30'39.24"	L. somero	Bosque	baja	P	si
Trébol	41° 4'16.11"	71°29'21.24"	L. somero	Bosque	baja	S	si
Hess	41°21'55.32"	71°44'16.74"	L. profundo	Bosque	nula	P	si
Moreno	41° 3'20.75"	71°33'39.67"	L. profundo	Bosque	nula	S	no
Nahuel Huapi (NH)			L. profundo				
N H Centro	41°7'54.89"	71°18'13.32"		urbano	alta	S	si
N H Limay	41°3'3.21"	71°9'20.81"		estepa	nula	S	no
N H Dina Huapi	41°4'10.41"	71°9'58.94"		urbano	baja	S	no
N H Centenario	41°7'51.78"	71°17'26.82"		urbano	alta	S	no
N H Club Náutico	41°7'39.18"	71°21'2.46"		urbano	alta	S	no
N H Playa Bonita	41°7'20.42"	71°23'52.50"		urbano	alta	S	no
N H Va. Tacul	41°2'34.73"	71°33'54.08"		Bosque	baja	S	no
N H Bahía Lopez	41°4'38.43"	71°34'12.01"		Bosque	nula	S	no
N H Puerto Blest	41°1'41.49"	71°49'25.26"		Bosque	nula	S	no

animales a 100 metros desde la zona periférica del humedal, son sitios de pastoreo de ganado bovino y equino (observaciones personales).

Cobertura y riqueza

Además, se seleccionaron 8 mallines en donde se había verificado la presencia de *P. anserina*, cubriendo un rango de hábitat que abarcó bosque (3), urbano (3) y estepa (2), incluyendo en los de bosque el mallín de altura. En dichos mallines se realizó un muestreo de la flora para medir la riqueza de especies (tanto nativas como introducidas) y se midió la cobertura de *P. anserina*. En primer lugar, se realizaron muestreos de toda la flora encontrada en transectas (entre 5 y 9, dependiendo del tamaño del mallín) para determinar el número de especies (riqueza). En los mallines que presentaron ojos de agua permanentes (Teleférico y Los Patos) se trazaron transectas que atravesaron la zona de orilla, con lo cual en el listado se incluyeron las especies netamente hidrófitas. Para la determinación de las especies se realizaron herbarios de cada mallín los cuales se encuentran en el laboratorio de Limnología del Centro Regional Universitario Bariloche. La clasificación, nomenclatura y el origen geográfico de las especies se determinó según (Correa 1971-1998, Dimitri 1977, Zuloaga *et al.* 1994, Ezcurra & Brion 2005). Además, todas las especies fueron confirmadas con la base de datos actualizada de la Flora del Cono Sur del Instituto de Botánica Darwinion (<http://www.darwin.edu.ar>) y los autores de los taxones fueron corroborados de acuerdo a The International Plant Names (<https://www.ipni.org.>).

Luego de las identificaciones se realizó un muestreo en el cual se estimó la cobertura de *P. anserina* utilizando un cuadrado de 50 x 50 cm (0,25 m²) en transectas (entre 5 y 10, dependiendo del tamaño del mallín), que incluían las zonas centrales e intermedias de los ambientes. En cada cuadrado se estimó la cobertura de *P. anserina* y se extrapoló el área muestreada al área del mallín. Para calcular el área total de cada mallín se utilizaron imágenes satelitales (Google Earth).

Análisis de datos

La presencia de *P. anserina* fue analizada en relación con las variables categóricas (tipo de

humedal, habitat, urbanización y ganado). Para analizar si existe una relación entre la presencia de *P. anserina* y las variables categóricas mencionadas se realizó un test no paramétrico (correlación de Spearman), que además relaciona a las variables categóricas entre sí. Para probar si existe correlación entre el porcentaje de cobertura de *P. anserina* y la riqueza de especies total, de introducidas y de nativas de los 8 mallines muestreados se realizó un test de correlación de Pearson. Para ambos análisis se utilizó el programa SigmaPlot versión 11.0.

RESULTADOS

La presencia de *P. anserina* fue verificada en 18 de los 28 sitios relevados (Tabla 1, Fig. 2). Estuvo significativamente relacionada con el tipo de humedal (correlación de Spearman, $r = 0,728$, $p < 0,001$), ya que estuvo presente en casi todos los mallines analizados, tanto en ambientes de bosque como de estepa, con excepción del mallín Los Moscos, y en la zona litoral de los dos lagos someros. En los lagos profundos se observó en el lago Hess y en un sitio del lago Nahuel Huapi (Fig. 2 y 3A). El sitio en donde se halló del lago Hess corresponde a la boca del río Manso, en una zona con acceso al público, donde se realizan prácticas recreativas. La presencia en la costa del lago Nahuel Huapi corresponde al centro de la ciudad de San Carlos de Bariloche, el sitio con mayor impacto registrado en todo el perímetro del lago.

Con relación a los habitats, los sitios muestreados se encontraron mayormente en el bosque (12 sitios), mientras que 7 estuvieron en la estepa y 9 correspondieron a sitios urbanos (Tabla 1). En casi todos los sitios de estepa (86%) se encontró *P. anserina*, mientras que sólo se halló en la mitad de los de bosque y urbanos (Fig. 3B). Los sitios de estepa en los cuales no estuvo presente correspondieron a sitios en la costa del lago Nahuel Huapi. Sin embargo, el índice de Spearman indicó que no hay una relación significativa entre la presencia de *P. anserina* y el habitat ($r = 0,222$, $p = 0,253$).

De los 28 sitios analizados, 11 correspondieron a áreas con algún tipo de urbanización (6 urbanas y 5 periurbanas) y 17 a zonas sin urbanización

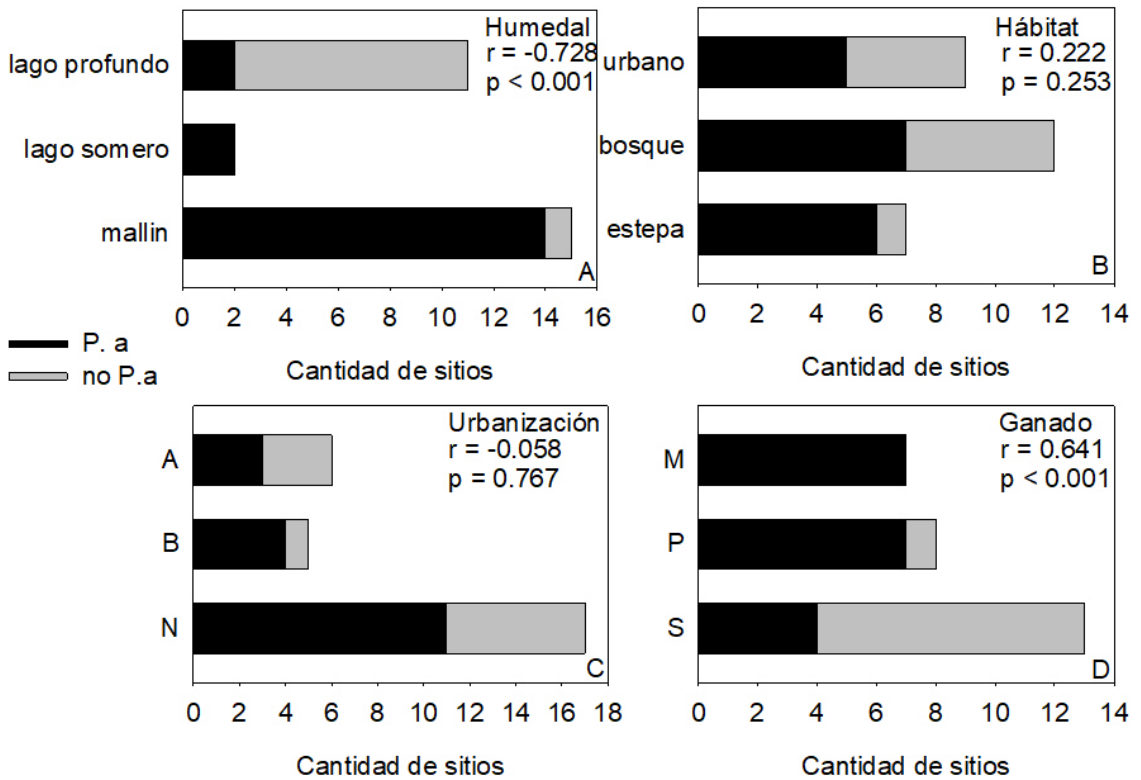


Fig. 3. Cantidad de sitios con presencia/ausencia de *Potentilla anserina* (*P. a.*) según A) el tipo de humedal, B) el hábitat, C) el grado de urbanización (N: nula, B: baja, A: alta) y C) la presencia de ganado (M: mucho ganado, P: poco ganado, S: sin ganado). Se detalla en cada panel el número de *r* y el valor *p* de las correlaciones de Spearman para cada una de las categorías y la presencia de *P. anserina*.

(Tabla 1). Si bien la proporción de sitios con presencia de *P. anserina* fue mayor en las zonas periurbanas (80%), que en sitios sin urbanización (60%) (Fig. 3C), la relación entre estas variables no fue significativa ($r = 0,058$, $p = 0,767$).

Sin embargo, la presencia de ganado estuvo relacionada significativamente con la presencia de *P. anserina* ($r = 0.641$, $p < 0,001$). El ganado estuvo presente en 15 de los 28 sitios relevados (Tabla 1), de los cuales 14 (93%) tuvieron *P. anserina*, mientras que sólo se halló en el 30% de los sitios sin ganado (Fig. 3D). Esta variable (presencia de ganado) resultó significativamente relacionada con el tipo de ambiente ($r = 0,743$, $p < 0,001$), coincidiendo la presencia de ganado con el tipo de humedal, mallín y ausencia en costas de lagos profundos.

Relación con la riqueza

Se determinó un total de 101 especies, lo cual representa casi al 10% de la flora del PNNH, 60 de las cuales fueron nativas y 39 introducidas (4 especies quedaron sin identificar) (Tabla 2). El sitio con menor número de especies fue Laguna Fantasma (19 taxa) mientras que el mayor número de especies fue hallado en el mallín Frizón (31 taxa). La única especie cuya presencia se confirmó en todos los mallines fue *P. anserina*. Otras especies halladas en más de la mitad de los sitios fueron las nativas *Eleocharis pachycarpa* É.Desv. (7 sitios), *Carex aematorhyncha* É.Desv. (6 sitios), *Schoenoplectus californicus* (C.A.Mey.) Soják (6 sitios) y la introducida *Taraxacum officinale* (diente de león) F.H.Wigg (5 sitios). Hubo 62 especies que fueron halladas en uno sólo de los mallines.

Tabla 2. Lista de especies presentes en 8 mallines del Parque Nacional Nahuel Huapi, detallando origen: nativa (N), introducida (I). Número total de especies, número de especies nativas e introducidas y cobertura de *Potentilla anserina* en cada ambiente.

Familia	Especie	Origen	Bernal	Frizón	Teleférico	Serena	Fantasma	Llao-Llao	Morenito	Los Patos
Apiaceae	<i>Hydrocotyle chamaemorus</i>	N		x		x		x		
	<i>Isolepis ranko</i>	N						x		
	<i>Azorella trifoliata</i>	N	x	x						
Asteraceae	<i>Chrisantherum leucantherum</i>	I				x				
	<i>Hypochoeris radicata</i>	I		x		x				
	<i>Hieracium stoloniflorum</i>	I							x	
	<i>Lasthenia khuntii</i>	N	x							
	<i>Matricaria inodora</i>	I	x		x					
	<i>Symphitotricum vahlii</i>	N		x		x		x		x
	<i>Tanacetum vulgare</i>	I			x					
	<i>Taraxacum officinalis</i>	I		x	x	x	x			x
	<i>Cardus</i> sp 1	I		x						
Boraginaceae	<i>Plagiobothrys calandrinoides</i>	N	x							
Brassicaceae	<i>Cardamine tenuirostris</i>	N				x				
	<i>Nasturtium officinale</i>	I				x				
	<i>Rorippa austroamericana</i>	N	x							
Campanulaceae	<i>Dawningia pusilla</i>	N	x							
Cariophyllaceae	<i>Sagina procumbens</i>	I				x				
	<i>Arenaria serpens</i>	N	x							
	<i>Herniaria sinerea</i>	I	x							
Chenopodiaceae	<i>Chenopodium album</i>	I			x					
Combollulaceae	<i>Callistegia sepium</i>	I			x					

Familia	Especie	Origen	Bernal	Frizón	Teleférico	Serena	Fantasma	Llao-Llao	Morenito	Los Patos
Cyperaceae	<i>Carex aematorrhyncha</i>	N		x		x	x	x	x	x
	<i>C. barrosi</i>	N			x	x		x		
	<i>C. gayana</i>	N	x	x					x	
	<i>C. subantarctica</i>	N								x
	<i>Eleocharis macrostachya</i>	N		x			x	x	x	
	<i>E. melanostachya</i>	N							x	
	<i>E. pachycarpa</i>	N	x	x		x	x	x	x	x
	<i>Schoenoplectus californicus</i>	N		x	x	x	x	x	x	
Escalloniaceae	<i>Escallonia virgata</i>	N			x		x			
Ericaceae	<i>Gaultheria poeppigii</i>	N							x	
Fabaceae	<i>Lotus uliginosus</i>	I						x		
	<i>Medicago lupulina</i>	I		x						
	<i>Retama sphaerocarpa</i>	I				x				
	<i>Tripholium pratense</i>	I			x					
	<i>T. repens</i>	I		x	x	x				x
	<i>Vicia magellanica</i>	N		x						
Geraniaceae	<i>Geranium core-core</i>	N	x							
Juncaceae	<i>Juncus procerus</i>	N				x	x	x	x	
	<i>J. balticus</i>	N	x	x		x				
	<i>J. bufonius</i>	N				x				x
	<i>J. dombeyanus</i>	N					x	x	x	
Lamiaceae	<i>Mentha x piperita</i>	I			x					
	<i>M. spicata</i>	I				x				
	<i>Prunella vulgaris</i>	I			x				x	

Familia	Especie	Origen	Bernal	Frizón	Teleférico	Serena	Fantasma	Llao-Llao	Morenito	Los Patos
Onagraceae	<i>Epilobium australe var. puberulum</i>	N	x			x		x		
Orchidaceae	<i>Gavilea odoratissima</i>	N								x
Plantaginaceae	<i>Plantago australis</i>	N		x		x		x		
Poaceae	<i>P. lanceolata</i>	I	x		x					
	<i>Aira cariophylla</i>	I	x							
	<i>Agropyron repens</i>	I					x			
	<i>Agrostis aff. vidali</i>	N				x				
	<i>A. exasperata</i>	N			x		x	x		
	<i>A. stolonifera</i>	I		x			x	x	x	
	<i>Alopecurus magellanicus</i>	N		x			x		x	
	<i>A. pratensis</i>	I		x				x		
	<i>Deschampsia caespitosa</i>	N								x
	<i>Deyeuxia poaeoides</i>	N							x	
<i>Festuca purpurascens</i>	N			x						
<i>Festuca sp 1</i>								x		
<i>Holcus lanatus</i>	I		x	x		x				
<i>Hordeum murinum</i>	I		x	x			x		x	
<i>H. euclaston</i>	N			x						
<i>Koeleria aff. permollis</i>	N								x	
<i>Lolium perenne</i>	I						x			
<i>Poa annua</i>	I					x				
<i>P. aff. trivialis</i>	I			x					x	
<i>Polypogon australis</i>	N							x		
<i>P. monspeliensis</i>	I					x				
<i>Puccinellia glaucescens</i>	N			x				x		
<i>Rytidosperma aff. picta</i>	N			x						

F. Cuassolo & V. Díaz Villanueva - *Potentilla anserina* ¿Una invasora de humedales?

Familia	Especie	Origen	Bernal	Frizón	Teleférico	Serena	Fantasma	Llao-Llao	Morenito	Los Patos
	<i>Bromus aff. unioloides</i>	N		x						
	<i>Elymus gayanus</i>	N								
	<i>Poacea sp1</i>			x						
Polemoniaceae	<i>Collomia linearis</i>	N	x							
	<i>Navarretia involucreta</i>	N	x							
Polygonaceae	<i>Polygonum aviculare</i>	I	x		x					
	<i>Rumex crispus</i>	I			x	x			x	
	<i>R. acetocela</i>	I	x							x
Ranunculaceae	<i>Myosurus apetalus</i>	N	x							
	<i>Caltha sagittata</i>	N								x
	<i>Ranunculus hydrophyllus</i>	N	x							
	<i>R. repens</i>	I			x		x			
	<i>R. spegazzinni</i>	N							x	
	<i>R. trichophyllum</i>	N					x			
Rosaceae	<i>Acaena magellanica</i>	N	x							x
	<i>Fragaria chiloensis</i>	N				x				
	<i>Malus domestica</i>	N					x			
	<i>Geum magellanicum</i>	N								x
	<i>Potentilla anserina</i>	I	x	x	x	x	x	x	x	x
Rubiaceae	<i>Gallium aparine</i>	I				x				
	<i>G. magellanicum</i>	N					x	x	x	x
	<i>Leptostigma armottianum</i>	N					x			
Scrofulariaceae	<i>Erythranthe lutea</i>	N		x						x
	<i>E. glabrata</i>	N								x

Familia	Especie	Origen	Bernal	Frizón	Teleférico	Serena	Fantasma	Llao-Llao	Morenito	Los Patos
	<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	I	x	x	x	x				x
	<i>V. serpyllifolia</i>	I								x
	<i>Oursia</i> sp.	N								x
Iridaceae	<i>Sisyrinchium afin patagonicum</i>	N		x						
Haloragaceae	<i>Myriophyllum quitense</i>	N								x
	Total de especies		26	31	20	29	19	21	24	21
	Especies nativas		16	17	4	15	12	17	17	15
	Especies introducidas		10	12	16	14	7	4	7	6
	Cobertura de <i>P. anserina</i> (%)		9,05	3,18	3	8	47	5	10	0,025

El porcentaje de especies introducidas fue mayor en el mallín Teleférico (80%) mientras que el menor porcentaje se encontró en el mallín Llao-Llao (19%) (Tabla 2). La cobertura de *P. anserina* fue menor al 10% en todos los sitios, con la excepción de Laguna Fantasma, donde la cobertura alcanzó el 47%, y del mallín del lago Morenito, con un 10% (Tabla 2). No se halló una relación entre la cobertura de *P. anserina* y el número total de especies de cada mallín, ni con el número de especies nativas ni con el número ni el porcentaje de introducidas (Tabla 3, Fig. 4).

Tabla 3. Valores del índice de correlación de Pearson (r) y el valor de significación (p) entre el porcentaje de cobertura de *Potentilla anserina* y el número total de especies, número de especies nativas e introducidas y porcentaje de introducidas en cada mallín.

	% cobertura <i>P. anserina</i>	
	r	P
Riqueza	-0,367	0,372
Introducidas	-0,23	0,584
Nativas	-0,116	0,785
% introducidas	-0,095	0,824

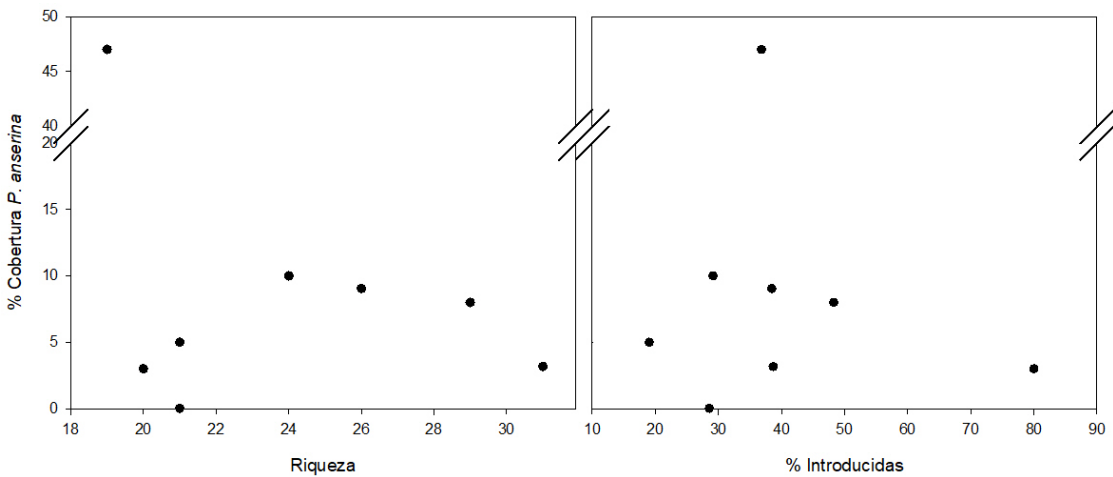


Fig. 4. Relación entre a) la riqueza total de especies y el porcentaje de cobertura de *Potentilla anserina* y b) el porcentaje de especies introducidas y la cobertura de *Potentilla anserina* en 8 mallines.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

La distribución de *P. anserina* registrada sugiere que la especie se halla ampliamente distribuida en humedales temporarios (mallines) y en la zona litoral de lagos someros. De las variables categóricas analizadas, el tipo de humedal y la presencia de ganado fueron las más relacionadas con la distribución de esta especie. La presencia de ganado ha sido relacionada por otros autores, en particular para la provincia de Chubut, con una mayor cantidad y cobertura de especies introducidas (Kutschker *et al.*, 2014). Sin embargo, hay que tener en cuenta que en nuestro estudio el tipo de humedal y la presencia de ganado fueron variables altamente correlacionadas.

Y por otro lado, en los dos mallines que no hubo ganado (mallín Llao-Llao y Bernal), *P. anserina* igualmente estuvo presente. En particular en el mallín Llao-Llao, que se encuentra inmerso en el bosque del Parque Municipal Llao-Llao, su presencia coincide con la entrada al mallín, lo cual sugiere que el ingreso de personas al mallín podría haber actuado como un vector de dispersión. A su vez, el mallín Bernal, junto al Aeropuerto Internacional de Bariloche es un área altamente impactada por actividades recreativas (como motocrós).

De este modo, el tipo de hábitat no parece influir en la distribución de esta especie, ya que fue encontrada a lo largo de toda la transecta, tanto en el bosque como en la estepa. Incluso se registró su

presencia en un mallín de alta montaña a 1504 m s.n.m. (mallín Los Patos). Su distribución tampoco estuvo asociada al grado de urbanización, lo cual indicaría que tiene un rango amplio de tolerancia a diferentes condiciones ambientales y disturbios antrópicos. La amplia tolerancia de esta especie a factores ambientales se puede concluir también a partir de haberse registrado tanto en zonas costeras del Pacífico (Hauenstein *et al.*, 2008), en dunas de la provincia de Buenos Aires (Faggi & Dadon, 2010), como en mallines de Torre del Paine (Clausen *et al.*, 2006).

A pesar de la falta de registros históricos que indiquen la distribución de *P. anserina* en función del tiempo en el PNNH, la amplia distribución hallada indicaría que esta especie es capaz de reproducirse en áreas distantes a >100 m de las plantas parentales en menos de 50 años, característica que demostraría que se trata de una especie invasora *sensu* Richardson *et al.* (2000). Sin embargo, no se halló una relación entre la cobertura de *P. anserina* y la riqueza total de especies, lo cual coincide con lo hallado por Stohlgren *et al.* (2003), que no encuentra una relación significativa entre las plantas nativas y las introducidas. En este sentido, Rafaele (2004) halló que en un mallín de altura sin disturbio antrópico, las especies introducidas fallaron en su establecimiento. Esto coincide con la mayor presencia de *P. anserina* en sitios con impacto antrópico (ganado). Sin embargo, hay que destacar que el único sitio con una cobertura de esta especie de casi el 50% (laguna Fantasma) fue también el que presentó la menor riqueza de especies. Este último resultado indicaría que la cobertura podría estar negativamente asociada a la riqueza de especies (Fig. 4), pero se requiere más estudio para poder afirmar esto.

En conclusión, en este trabajo se determinó que *P. anserina* tiene una distribución amplia en el PNNH, que abarca desde humedales de bosque, de altura, y de estepa, tanto rurales como urbanos, y que si bien es característica de mallines (en particular aquellos con presencia de ganado), también puede estar presente en la zona litoral de lagos someros y profundos con impacto antrópico. Si bien no se demostró que su cobertura afecte a la riqueza de especies totales ni nativas, ni que facilite la instalación de nuevas especies introducidas, es necesario establecer cuáles son los factores que

facilitan su expansión para intentar evitar que se exprese su potencialidad como invasora. Sobre todo teniendo en cuenta que trabajos previos indicaron que sí es una planta transformadora, ya que se demostró que introduce cambios en el ecosistema, como una alta liberación de materia orgánica disuelta coloreada (Cuassolo *et al.*, 2011) y tasas de descomposición mayores a las de las especies nativas que coexisten con ella (Cuassolo *et al.*, 2020). En cuanto a las tramas tróficas, se ha demostrado que es utilizada como alimento por larvas de insectos detritívoros (Díaz Villanueva & Trochine 2005), pero aún falta comparar cómo afecta a la comunidad de consumidores el reemplazo de una dieta de especies nativas a una dieta basada en esta especie introducida.

CONTRIBUCIÓN DE LAS AUTORAS

Ambas autoras han realizado conjuntamente y en partes iguales la colecta de datos, su interpretación y la redacción del manuscrito. F.C, realizó la identificación de las especies.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a las instituciones que han hecho posible este estudio. Agencia Nacional de Promoción Científica y Técnica, Proyectos PICT 2018- 4385. FC y VDV son investigadoras de CONICET. También, un especial agradecimiento a la Dra. Cecilia Ezcurra por su invaluable ayuda en la determinación de las especies. Por último, agradecemos a la Estancia Fortín Chacabuco por permitir realizar los muestreos en el mallín Frizón.

BIBLIOGRAFÍA

- BERG, C. 1877. Enumeración de las plantas europeas que se hallan como silvestres en la provincia de Buenos Aires y en Patagonia. *An Soc Cient Argent* 3: 183-206. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.9301>
- BUONO, G., M. OESTERHELD, V. NAKAMATSU, & J. PARUELO. 2010. Spatial and temporal variation of primary production of Patagonian wet meadows. *J Arid Environ* 74: 1257-1261. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.05.026>

F. Cuassolo & V. Díaz Villanueva - *Potentilla anserina* ¿Una invasora de humedales?




- CLAUSEN, J. C., I. M. ORTEGA, C. M. GLAUDE, R. A. RELYEA, G. GARAY, & O. GUINEO. 2006. Classification of wetlands in a Patagonian national park, Chile. *Wetlands* 26: 217-229. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2006\)26\[217:CO WIAP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2006)26[217:CO WIAP]2.0.CO;2)
- CORREA, M. 1971-1998. *Flora patagónica, parte I-VIII*. Colección Científica del INTA. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires.
- CUASSOLO, F., E. BALSEIRO, & B. MODENUTTI. 2012. Alien vs. native plants in a Patagonian wetland: elemental ratios and ecosystem stoichiometric impacts. *Biol Invasions* 14: 179-189. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9995-9>
- CUASSOLO, F., M. BASTIDAS NAVARRO, E. BALSEIRO, & B. MODENUTTI. 2011. Leachates and elemental ratios of macrophytes and benthic algae of an Andean high altitude wetland. *J Limnol* 70: 168-176. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2011.168>
- CUASSOLO, F., M. BASTIDAS NAVARRO, E. BALSEIRO, & B. MODENUTTI. 2016. Effect of light on particulate and dissolved organic matter production of native and exotic macrophyte species in Patagonia. *Hydrobiologia* 766: 29-42. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2434-7>
- CUASSOLO, F. & V. DIAZ VILLANUEVA. 2019. Exóticas en humedales: Análisis de las comunidades vegetales de mallines naturales y urbanos en la ciudad de Bariloche. *Ecología Austral* 29: 405-415. <https://doi.org/10.25260/EA.19.29.3.0.853>
- CUASSOLO, F., V. DIAZ VILLANUEVA, & B. MODENUTTI. 2020. Litter decomposition of the invasive *Potentilla anserina* in an invaded and non-invaded freshwater environment of North Patagonia. *Biol Invasions* 22: 1055-1065. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02155-x>
- DIAZ VILLANUEVA, V. & C. TROCHINE. 2005. The role of microorganisms in the diet of *Verger* cf. *limnophilus* (Trichoptera: Limnephilidae) larvae in a patagonian andean temporary pond. *Wetlands* 25: 473-479. <https://doi.org/10.1672/21.1>
- DIMITRI, M. J. 1977. *Pequeña flora ilustrada de los Parques Nacionales Andino-patagónicos*. Page 122 in S. N. d. P. Nacionales, editor. Technical Report, Buenos Aires.
- EZCURRA, C. & C. BRION. 2005. *Plantas del Nahuel Huapi: Catálogo de la Flora Vasculare del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina*. Universidad Nacional del Comahue y Red Latinoamericana de Botánica San Carlos de Bariloche.
- FAGGI, A. M. & J. R. DADON. 2010. Vegetation changes associated to coastal tourist urbanizations. *Mulitequina* 19: 53-75.
- GALLARDO, B., M. CLAVERO, M. I. SÁNCHEZ, & M. VILÀ. 2016. Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global Change Biol* 22: 151-163. <https://doi.org/10.1111/gcb.13004>
- GRONDONA, E. 1984. *Rosaceae*. Flora Patagonica. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, INTA, Buenos Aires.
- HAUENSTEIN, E., F. PEÑA-CORTÉS, C. BERTRÁN, J. TAPIA, & R. SCHLATTER. 2008. Comparación florística y estado trófico basado en plantas indicadoras de lagunas costeras de la región de La Araucanía, Chile. *Ecología austral* 18: 043-053.
- IRIONDO, M., J. ORELLANA, & J. NEIFF. 1974. Sobre el concepto de mallín cordillerano. *Rev. Asoc Cien Nat Litor (Argentina)* 5: 45-52. <https://doi.org/10.14409/natura.v1i5.3275>
- JARA, F. G., C. A. ÚBEDA, & M. G. PEROTTI. 2013. Predatory insects in lentic freshwater habitats from northwest Patagonia: richness and phenology. *J Nat Hist* 47: 2749-2768. <https://doi.org/10.1080/00222933.2013.791932>
- KUTSCHKER, A. M., L. B. EPELE, & M. L. MISERENDINO. 2014. Aquatic plant composition and environmental relationships in grazed Northwest Patagonian wetlands, Argentina. *Ecol Eng* 64: 37-48. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.12.007>
- MANZO, L. M., M. G. GRECH, L. B. EPELE, A. M. KUTSCHKER, & M. L. MISERENDINO. 2020. Macrophyte regional patterns, metrics assessment and ecological integrity of isolated ponds at Austral Patagonia (Argentina). *Sci Total Environ* 727: 138617. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138617>
- NEIFF, J. 1973. Contribución al conocimiento de la distribución y biomasa de hidrófitos en el Lago Mascarcardi (Río Negro, Argentina). *Rev Asoc Cien Nat Litor (Argentina)* 4: 129-160. <https://doi.org/10.14409/natura.v1i4.3266>
- PARUELO, J. M., A. BELTRAN, E. JOBBAGY, O. E. SALA, & R. A. GOLLUSCIO. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic. *Ecología Austral* 8: 85-101.
- PEROTTI, M. G., M. C. DIÉGUEZ, & F. G. JARA. 2005. Estado del conocimiento de humedales del norte patagónico (Argentina): aspectos relevantes e importancia para la conservación de la biodiversidad regional. *Rev Chil Hist Nat* 78: 723-737. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2005000400011>

- PUNTIERI, J. G. & C. A. M. BRION. 2005. Nuevas citas para la flora Argentina: *Collomia grandiflora* (Polemoniaceae) y *Potentilla recta* (Rosaceae). *Hickenia* 3: 227-232.
- PYŠEK, P., P. E. HULME, D. SIMBERLOFF, S. BACHER, T. M. BLACKBURN, J. T. CARLTON, W. DAWSON, F. ESSL, L. C. FOXCROFT, & P. GENOVESI. 2020. Scientists' warning on invasive alien species. *Biol Rev* 95: 1511-1534. <https://doi.org/10.1111/brv.12627>
- RAFFAELE, E. 1999. Mallines: aspectos generales y problemas particulares. *Temas sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica. Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe. ORCYT, Montevideo, Uruguay. Google Scholar: 27-33.*
- RAFFAELE, E. 2004. Susceptibility of a Patagonian mallín flooded meadow to invasion by exotic species. *Biol Invasions* 6: 473-481. <https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000041560.33770.97>
- RAMSAR. 2006. *Manual de la Convención de Ramsar: Guía a la Convención sobre los Humedales (Ramsar, Irán, 1971)*. Secretaría de la Convención de Ramsar, Gland, Suiza.
- RICHARDSON, D. M., P. PYŠEK, M. REJMÁNEK, M. G. BARBOUR, F. D. PANETTA, & C. J. WEST. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Divers Distrib* 6: 93-107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- SPEZIALE, K. & C. EZCURRA. 2011. Patterns of alien plant invasions in northwestern Patagonia, Argentina. *J Arid Environ* 75: 890-897. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.04.014>
- STOHLGREN, T. J., D. T. BARNETT, & J. T. KARTESZ. 2003. The rich get richer: patterns of plant invasions in the United States. *Front Eco. Environ* 1: 11-14. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2003\)001\[0011:TRGRPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2003)001[0011:TRGRPO]2.0.CO;2)
- ZEDLER, J. B. & S. KERCHER. 2004. Causes and consequences of invasive plants in wetlands: opportunities, opportunists, and outcomes. *Crit Rev Plant Sci* 23: 431-452. <https://doi.org/10.1080/07352680490514673>
- ZULOAGA, F., E. G. C. NICORA, O. C. MORRONE, & J. PENSIERO. 1994. *Catálogo de la familia Poaceae en la República Argentina*. Missouri Botanical Garden.



CENCHRUS (POACEAE) ORNAMENTALES EN ARGENTINA: ¿DE CULTIVADOS A INVASORES?

ORNAMENTAL CENCHRUS (POACEAE) IN ARGENTINA: FROM CULTIVATED TO INVASIVE?

Lucas M. Carbone^{1,2*} , Ana Laura Chiapero¹ , Hugo F. Gutiérrez³ y Jorge O. Chiapella⁴ 

1. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas – Universidad Nacional de Córdoba. Av. Vélez Sarsfield 299. CC 495, CP 5000. Córdoba, Argentina.

2. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Córdoba. Ing. Agr. Felix Aldo Marrone 746. Ciudad Universitaria. CC 509. CP 5000. Córdoba, Argentina.


3. Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad Nacional del Litoral. Santa Fe, Argentina.


4. Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA- Universidad Nacional del Comahue-Conicet, Quintral 1250, San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina.

*lcarbone@agro.unc.edu.ar

Citar este artículo

CARBONE, L. M., A. L. CHIAPERO, H. F. GUTIÉRREZ & J. O. CHIAPELLA. 2022. *Cenchrus* (Poaceae) ornamentales en Argentina: ¿De cultivados a invasores?. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 271-286.

 DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n2.37107>

Recibido: 21 Mar 2022
Aceptado: 14 May 2022
Publicado impreso: 30 Jun 2022
Editora: Lía Montti 

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

SUMMARY

Background and aims: The introduction of alien plant species for ornamental use represents a risk of invasion for ecosystems. *Cenchrus advena*, *C. longisetus* and *C. setaceus* are grass species introduced as ornamentals and highly cultivated in north-central Argentina, although their status in the invasion process is unknown. In this study, the presence of these three species is recorded, and their taxonomy, nomenclature and morphology are updated. In addition, presence maps and a key to differentiate them from congeners, both native and alien, are presented. The status of the invasion is analyzed and management recommendations are discussed.

M&M: Herbarium specimens and new wild and cultivated plants were studied, and open access online database information were compiled.

Results: We found 158 records of the three species distributed in 11 Argentine provinces, which allowed us to cite *C. setaceus* for the first time for the Argentine flora. A high proportion of naturalized records of *C. setaceus* and *C. longisetus* were found. Both species presented individuals established in disturbed natural environments of Córdoba province, initiating their state of propagation as invasives. *Cenchrus advena* was only found under cultivation.

Conclusions: The invasive behavior of the grasses *C. longisetus* and *C. setaceus* found in Córdoba could be replicating in other provinces due to the high level of cultivation and propagule pressure. Therefore, it is urgent to stop their cultivation, monitor naturalized and invasive populations and replace their use with native species within the framework of sustainable development goals and current regulations.

KEY WORDS

Introduced flora, invasive alien species, naturalization, new record, ornamental grasses, *Pennisetum*.

RESUMEN

Introducción y objetivos: La introducción de plantas exóticas para uso ornamental representa un riesgo de invasión para los ecosistemas. *Cenchrus advena*, *C. longisetus* y *C. setaceus* son gramíneas introducidas como ornamentales y altamente cultivadas en el centro-norte de Argentina, aunque se desconoce su estado en el proceso de invasión. En este trabajo se registra la presencia de estas tres especies, se actualiza su taxonomía, nomenclatura y morfología. Además, se presentan mapas de presencia y una clave para diferenciarlas de sus congéneres, tanto nativas como exóticas. Se analiza el estado de invasión y se discuten recomendaciones de manejo.

M&M: Se estudiaron ejemplares de herbario, nuevas poblaciones de plantas cultivadas y naturalizadas y se recopiló información de bases de datos digitales de acceso abierto.

Resultados: Se encontraron 158 registros de las tres especies distribuidos en 11 provincias, que permitieron citar por primera vez a *C. setaceus* para la Flora Argentina. Se halló una alta proporción de registros naturalizados de *C. setaceus* y *C. longisetus*. Ambas especies presentaron individuos establecidos en ambientes naturales disturbados de Córdoba, iniciando su propagación como invasoras. *Cenchrus advena* fue únicamente hallada bajo cultivo.

Conclusiones: El comportamiento invasor de los pastos *C. longisetus* y *C. setaceus* hallado en Córdoba podría estar replicándose en otras provincias debido al elevado nivel de cultivo. Por ende, es urgente frenar su cultivo, monitorear las poblaciones naturalizadas e invasoras y reemplazar su cultivo por especies nativas en el marco de los objetivos del desarrollo sustentable y reglamentaciones vigentes.

PALABRAS CLAVE

Especies exóticas invasoras, flora introducida, naturalización, nuevo registro, pastos ornamentales, *Pennisetum*.

INTRODUCCIÓN

Los pastos son primordiales para el diseño de espacios verdes (Oakes, 1990; Chen, 2021). A pesar de la diversidad y promoción del uso de gramíneas nativas de Argentina (Rúgolo & Puglia, 2004; Jewsbury *et al.*, 2016), la obtención de su germoplasma es una limitante para su uso ornamental (Eynard *et al.*, 2020). En consecuencia, es frecuente la introducción de especies exóticas (*i.e.* no nativas), con el riesgo ambiental que representan (*e.g.* Giorgis & Tecco, 2014). Actualmente, las especies exóticas invasoras son uno de los principales causantes de cambios en los ecosistemas, con pérdida de biodiversidad, alteración en su funcionamiento y pérdida de servicios ambientales (MA, 2005; IPBES, 2019). Lamentablemente, el ritmo actual de introducción de especies exóticas no tiene precedentes y sigue aumentando globalmente (IPBES, 2019).

El género *Cenchrus* L. *s.l.* (Panicoideae, Paniceae) está representado por unas 110 especies distribuidas en ambientes tropicales y subtropicales de todo el mundo (Chemisquy *et al.*, 2010). Las especies son reconocibles por sus espiguillas rodeadas por un involucre de setas libres o soldadas, articulado en la base y caedizo a la madurez junto con las espiguillas, favoreciendo su dispersión. Tradicionalmente, *Pennisetum* Rich., *Cenchrus* y *Odontelytrum* Hack. han sido tratados como géneros independientes muy relacionados basándose en caracteres morfológicos (Caro & Sánchez, 1967; Türpe, 1983), pero en los últimos años, estudios filogenéticos, con datos morfológicos y moleculares, han sugerido su unificación, conservándose el nombre *Cenchrus* por prioridad (Donadio *et al.*, 2009; Chemisquy *et al.*, 2010). En Argentina, el género está representado por 11 especies nativas y 9 exóticas cultivadas, de las cuales 5 se encuentran naturalizadas por escaparse de cultivo (Rúgolo & Puglia, 2004; Gutiérrez, 2012; 2015; Zuloaga *et al.*, 2019). Algunas de estas especies poseen importancia económica, por ser consideradas malezas en cultivos, por su uso como forrajeras o como céspedes, mientras que otras, en su mayoría exóticas, se destacan por su extendido uso ornamental, pese a ser registradas como invasoras de ambientes naturales en otras partes del mundo (Oakes, 1990; Rúgolo & Puglia, 2004; Fernández *et al.*, 2016).

Cenchrus advena (Wipff & Veldk.) Morrone, *Cenchrus longisetus* M.C. Johnst. y *Cenchrus setaceus* (Forssk.) Morrone son los representantes exóticos del género con más alto nivel de cultivo como ornamentales en el centro-norte de Argentina (*e.g.*, Rúgolo & Puglia, 2004; Fernández *et al.*, 2016; Municipalidad de Córdoba, 2020). Si bien existen antecedentes de naturalización e invasión de *C. longisetus* y *C. setaceus* en distintos lugares del mundo (Poulin *et al.*, 2007; Fernández *et al.*, 2016; GISD, 2021; PIER, 2021), se desconoce el estado actual de las poblaciones en nuestro país y si representan un peligro de invasión para los ambientes naturales.

Como parte de la revisión del género *Cenchrus* para la Flora de Córdoba (Gutiérrez, en preparación) y con base en el análisis de nuevas colecciones de herbario y bases de datos digitales, en este trabajo se propone: I) Registrar la presencia de tres de las especies de *Cenchrus* ornamentales más cultivadas en el centro-norte de Argentina: *C. advena*, *C. longisetus* y *C. setaceus*, II) actualizar la información taxonómica y la nomenclatura de las especies, incluyendo su caracterización morfológica, mapas de presencia y una clave para determinar las especies de *Cenchrus* de la Argentina y III) categorizar los registros de cada especie como cultivadas/naturalizadas y determinar su estado en el proceso de invasión, particularmente en la provincia de Córdoba. Finalmente se discuten los posibles factores ambientales y antrópicos que influyen en la naturalización y posible invasión de estas especies y las medidas para prevenir el potencial daño ecosistémico de estos pastos exóticos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para el desarrollo del objetivo I), se realizaron revisiones de las colecciones y consultas de las bases de datos de las tres especies estudiadas en los herbarios: Facultad de Ciencias Agropecuarias de la Universidad Nacional de Córdoba (ACOR), Universidad Nacional del Sur (BB), Museo Botánico (CORD), Instituto de Botánica del Nordeste (CTES), Fundación Miguel Lillo (LIL), Museo de La Plata (LP), Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (MDQ), Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas, Mendoza

(MERL) e Instituto de Botánica Darwinion (SI). Los siguientes herbarios no tuvieron representación de las tres especies estudiadas entre sus colecciones: Universidad Nacional del Comahue (BCRU), Museo Municipal de Historia Natural de San Rafael, Mendoza (BOTSR), Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco (HRP), Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas, Mendoza (MCNAM- B-H), Universidad Nacional de Salta (MCNS), Facultad de Agronomía y Veterinaria de la Universidad Nacional de Río Cuarto (RIOC), Universidad Nacional de Santiago del Estero (SDE), Universidad Nacional del Litoral (SF) y Universidad Nacional de San Luis (UNSL). También se consultaron los registros de ejemplares de herbario disponibles en *Documenta Florae Australis*® (DFA, <http://www.darwin.edu.ar/iris/>).

Se realizaron además nuevas colectas de plantas cultivadas y naturalizadas en ambientes urbanos y naturales de la provincia de Córdoba, que fueron depositadas en los herbarios ACOR y CORD. Finalmente, se realizó la búsqueda y revisión de las tres especies estudiadas en las siguientes bases de datos digitales de acceso abierto: Infraestructura Mundial de Información en Biodiversidad (GBIF.org, 2022), iNaturalist (<https://www.inaturalist.org>) y Ecoregistros (<https://www.ecoregistros.org>), cubriendo el registro de observadores independientes hasta el 30 de mayo del 2022. Las identificaciones realizadas por usuarios de iNaturalist y Ecoregistros fueron revisadas y corregidas cuando presentaron errores. Los registros digitales con imágenes de baja calidad o bajo nivel de detalle, que no permitieron corroborar la identidad de las especies, fueron descartados.

Con la información recopilada se generó una base de datos sistematizada donde a cada registro de las tres especies se le asignó la categoría de cultivada/naturalizada cuando fue posible, la información geográfica incluyendo coordenadas en grados decimales y la información de colecta correspondiente (fecha, colector/observador). Cuando los ejemplares de herbario no presentaron la georreferencia, se les asignaron coordenadas de acuerdo a la localidad de recolección. Los datos recopilados fueron utilizados para datar la historia de introducción, actualizar y mapear los registros de las especies. Los mapas de presencia fueron realizados con el programa QGIS v. 3.16 (QGIS, 2021), en donde se diferenciaron los registros

cultivados de los naturalizados y particularmente los invasores en la provincia de Córdoba (ver objetivo III). Además, se diferenciaron los registros según si su origen fue obtenido a partir de herbario o bases de datos digitales.

Para el objetivo II), correspondiente al tratamiento taxonómico, se estudiaron morfológicamente los ejemplares de herbario con microscopio estereoscópico (Carl Zeiss Stemi DV4) para confirmar la identidad de las especies, usando revisiones actualizadas (Gutiérrez, 2012; 2015; Veldkamp, 2014; van Valkenburg *et al.*, 2021). Para determinar el nombre válido de las especies, se consultó la nomenclatura de las publicaciones originales y de los ejemplares tipo (<https://plants.jstor.org/>). Los ejemplares tipo analizados fueron indicados en la lista de sinónimos con “!” luego del número del ejemplar. Se realizaron descripciones y se tomaron fotografías teniendo en cuenta los caracteres diagnósticos mencionados en la bibliografía consultada y con base en la observación de los ejemplares de herbario estudiados. Con esta información, se realizó una clave para determinar las especies de *Cenchrus* de la Argentina, incluyendo nativas y exóticas (cultivadas y naturalizadas), basándose en la bibliografía previa (Gutiérrez *et al.*, 2012; 2015) y datos de este estudio.

Para responder al objetivo III), se procedió a categorizar cada uno de los registros de los tres pastos exóticos seleccionados (*C. advena*, *C. longisetus* y *C. setaceus*) según el modelo conceptual de invasiones biológicas propuesto por Blackburn *et al.* (2011). De esta manera, se clasificaron como cultivada (*i.e.* especie exótica -no nativa-, presente únicamente en cultivos), naturalizada (*i.e.* especie exótica creciendo espontáneamente en ambientes urbanos, escapada de cultivo, o introducida accidentalmente), o invasora (especie exótica con poblaciones autosostenibles en ambientes naturales -no urbanos-, con individuos que sobreviven, se reproducen y dispersan a una distancia significativa del punto de introducción original). La categoría “invasora” sólo se estableció para registros de la provincia de Córdoba, donde se observaron a campo aspectos clave, tales como la supervivencia, reproducción y dispersión (ver Fig. 1 en Blackburn *et al.*, 2011).

Finalmente, se realizó un listado que incluye todas las especies de *Cenchrus* registradas en Argentina, tanto nativas como exóticas, proporcionado su

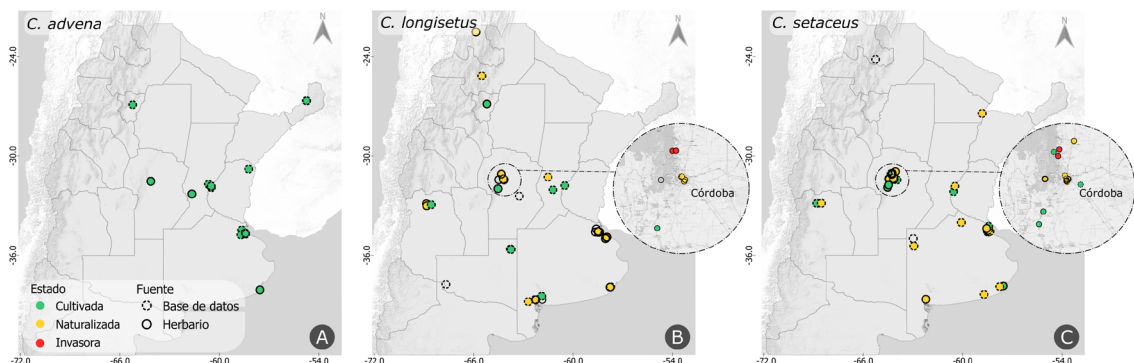


Fig. 1. Mapa de presencia de *Cenchrus advena* (A), *C. longisetus* (B) y *C. setaceus* (C) en Argentina. Se indica con diferentes colores el estado de los registros: cultivados (verde), naturalizados (amarillo) e invasores (rojo); con línea continua los registros provenientes de herbario y con línea punteada los obtenidos de bases de datos digitales. Se muestra una ampliación de la zona de Córdoba con alta densidad de registros en B y C. Los puntos no coloreados corresponden a registros cuyo estado de invasión no fue posible establecer. La información de los registros está disponible en la Tabla S1.

nombre válido, sinónimos, nombres comunes, origen y estado de invasión para las especies exóticas (Blackburn *et al.*, 2011) utilizando los datos de este trabajo y de estudios previos (Rúgolo & Puglia, 2004; Gutiérrez, 2012; 2015).

RESULTADOS

Se recopilieron 158 registros correspondientes a las tres especies estudiadas, que estuvieron distribuidos en 11 provincias del centro y norte de Argentina. De estos, más de la mitad (56%) fueron obtenidos a partir de ejemplares de herbario y el resto de bases de datos digitales. Del total, 81 registros correspondieron a *C. setaceus*, nuevo registro para la Flora Argentina, de los cuales el 79% fueron de plantas naturalizadas; seguido por 53 registros de *C. longisetus*, de los que el 44% se hallaron naturalizados, representando registros nuevos para las provincias de Córdoba y Salta. Por último, 24 registros fueron obtenidos para *C. advena*, encontrada únicamente como cultivada (Fig. 1; Tabla S1). Según los registros, el inicio del cultivo de estos pastos ornamentales en Argentina fue datado en 1892 para *C. longisetus*, en 1960 para *C. setaceus* y en 2002 para *C. advena* (Tabla S1). Mientras que, los primeros registros de poblaciones naturalizadas fueron hallados unos 20 años después

de la introducción de *C. longisetus* (en 1917) y unos 60 años posintroducción para *C. setaceus* (en 2021), ambos en la provincia de Buenos Aires (Tabla S1), posiblemente originados por escape de cultivo.

Tratamiento taxonómico de las tres especies estudiadas

Cenchrus advena (Wipff & Veldk.) Morrone, *Ann. Bot.* 106: 127. 2010.

Pennisetum advena Wipff & Veldk., *Sida* 18(4): 1033. 1999.

Pennisetum macrostachys auct. non Trin.
Pennisetum setaceum (Forssk.) Chiov. cv. 'Burgundy Giant'. *Pennisetum setaceum* (Forssk.) Chiov. cv. 'rubrum'. TIPO: ESTADOS UNIDOS. Texas, Brazos Co.: cultivada en Texas A&M University, 18 Sep. 1990, *J. K. Wipff* 1723 (*holotipo*: L!; *isotipos*: K, MO, US, UTC). Fig. 2.

Hierbas perennes, con rizomas cortos, densamente macollantes, hasta de 1,5 m de altura. Follaje de color púrpura. Cañas erectas, 3-8 nodes, comprimidas, hasta de 5 mm diám., macollas intravaginales. Vainas comprimidas, verdosas a púrpuras, iguales o menores los entrenudos, ligulas pestañosas de 0,5-0,7 mm long.; láminas planas, con bordes escabrosos, púrpuras, 4-8(11) mm lat.

x 7-30 cm long. Panojas espiciformes cilíndricas, exertas, estrechas, péndulas, de 15-32 cm long., con muchas espiguillas, con tintes rosados a púrpuras, castañas cuando maduras; raquis piloso, con pelos hasta de 1 mm long. Involucro de setas libres, las externas escabrosas, las internas plumosas, unas pocas setas notoriamente más largas que las restantes, estípite pubescente de 0,7-0,8 mm long. en estado inmaduro y 0,5 mm long. cuando maduro, desarticulado en la base, con 1-3 espiguillas persistentes. Espiguillas de 5,5-6,5 mm long.; gluma inferior de 0,8-1 mm long., gluma superior de 3-3,5 mm long., acuminada, nervio medio conspicuo; antecio inferior estaminado, lemma de 4,5-5 mm long., acuminada, 7 nervia, con el nervio medio liso, sólo escabroso en el ápice, pálea membranosa, biaquillada, con pequeños pelos retrorsos en las carenas; antecio superior perfecto; lemma 4-5 mm long., acuminada a aristada, membranosa 3 nervia; pálea subigual a la lemma; 3 estambres, con anteras amarillas de ca. 2,5 mm long., apiculadas, glabras; ovario fusiforme, estilo único y dos estigmas plumosos largos y púrpuras. Cariopsis ausentes.

Distribución y hábitat. Probablemente originaria de África (Gutiérrez, 2015), introducida como cultivada en el S de Estados Unidos, México (Wipff & Veldkamp, 1999; Sánchez-Ken, 2019) y en Argentina en áreas urbanas de Buenos Aires, Córdoba, Entre Ríos, Mendoza, Misiones, Santa Fé y Tucumán (Fig. 1A; Tabla S1; Rúgolo & Puglia, 2004). Al momento no hay evidencias de que se haya naturalizado y se comporte como invasora en ningún lugar del mundo (Wipff & Veldkamp, 1999).

Nombres comunes. “pennisetum púrpura”, “pennisetum rubrum/rubra”, “purple fountain grass”.

Obs. Cultivar híbrido originado probablemente de la cruce de *C. setaceus* y *C. elegans* (Veldkamp, 2014), de los que se diferencia por las hojas púrpuras más anchas y planas, cañas ramificadas plurinodes, estípite del involucro menor a 1 mm long. e inflorescencias péndulas. Fue considerada por varios autores (Rúgolo & Puglia, 2004; Brickell, 2016) como cultivar de *C. setaceus* de hojas púrpuras: ‘Purpureum’ (syn. ‘Atropurpureum’) comercializado como *Pennisetum rubra/rubrum*,

que posee láminas anchas e inflorescencias carmesí oscuro; ‘Burgundy Giant’ de mayor altura (1,8 m) e inflorescencias mayores a 30 cm long.; y ‘Fireworks’ de altura intermedia y hojas púrpuras con bandas rosadas a lo largo de los márgenes, entre otros. Sin embargo, estudios taxonómicos consideran que estos cultivares con follaje morado altamente comercializados deben poseer el rango de especie bajo la denominación de *Cenchrus advena* (Wipff & Veldk.) Morrone (= *Pennisetum advena*) (*sensu* Wipff & Veldkamp, 1999; Veldkamp, 2014; van Valkenburg *et al.*, 2021). *Cenchrus advena* (*cf. infra*) se diferencia de *C. setaceus* por presentar follaje púrpura (raro verde), láminas más anchas (3,5-11 mm), cañas ramificadas en los nudos aéreos, estípite del involucro más corto (ca. 1 mm), gluma inferior de 0.5-1 mm long., antecio inferior estaminado e inflorescencias péndulas (ver Material Suplementario S3). En rigor, *C. setaceus*, posee follaje siempre verde, láminas filiformes a convolutas y finas (2-3,5 mm lat.), cañas sin ramificaciones aéreas, estípite de 1-2 mm long., gluma inferior ausente, antecio inferior neutro e inflorescencias más rígidas. El nombre *Pennisetum cupreum* Thore (*Horticulture* IV: 555, 1906) y la combinación realizada sobre este basónimo, *Cenchrus × cupreus* (Thore) Govaerts (Skvortsovia 4(3): 77, 2018), son nombres no válidamente publicados pues nunca fueron tipificados. Respecto a su reproducción sexual, no se observó la presencia de frutos en las poblaciones locales, lo que podría indicar que es estéril, consistente con la ausencia de casos de naturalización (Wipff & Veldkamp, 1999). Su propagación se realiza de manera vegetativa (Owen & Lopez, 2018). Especie sensible al frío.

Especímenes examinados. ARGENTINA. Prov. Buenos Aires: Pto. General Pueyrredón, Mar del Plata, G. Sottile 157 (MDQ). Prov. Córdoba: Dpto. Capital, Córdoba, Ciudad Universitaria, parque de la Fac. de Cs. Agropecuarias, cultivada, 08/XI/2021, L. M. Carbone 1452 (ACOR); 25/XI/2021, L. M. Carbone 1453 (ACOR). Prov. Mendoza: Dpto. Guaymallén, Guaymallén, cultivada, 20/VII/2002, F. A. Roig 16388 (MERL). Prov. Santa Fe: Dpto. San Martín, El Trébol, cultivada, 28/V/2022, J. Tavella & L. M. Carbone 1464 (ACOR).

Iconografía. Wipff & Veldkamp (1999), *Sida* 18(4): 1034.

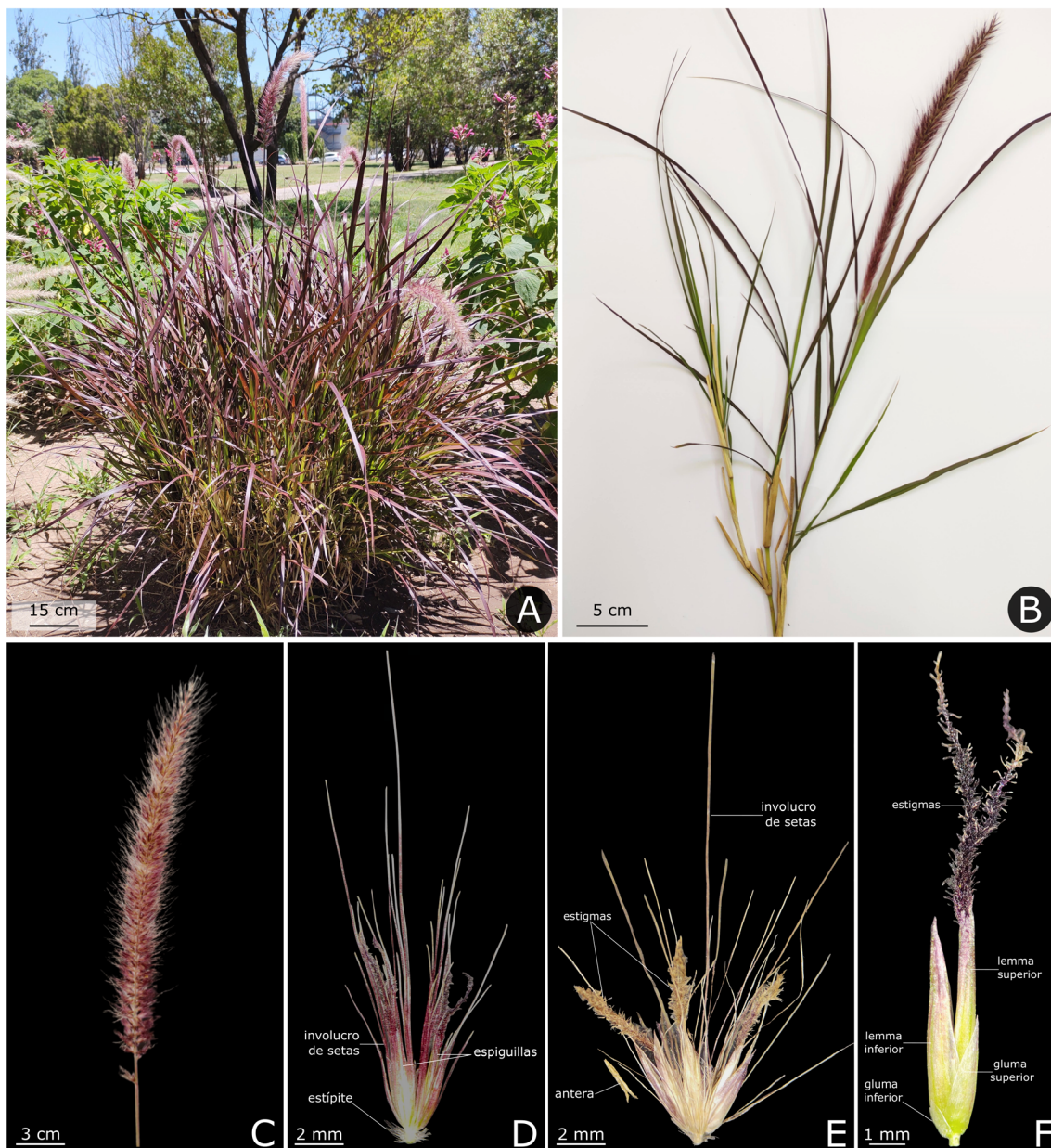


Fig. 2. *Cenchrus advena*. **A:** Planta cultivada. **B:** Macolla en estado reproductivo. **C:** Inflorescencia. **D:** Detalle del involucro de setas conteniendo dos espiquillas. **E:** Detalle de involucro seco con tres espiquillas. **F:** Detalle de espiquilla (el involucro de setas ha sido seccionado).

Cenchrus longisetus M.C. Johnst., *Sida* 1(3): 182. 1963.

Pennisetum villosum R. Br. ex Fresen., *Mus. Senckenberg.* 2: 134-135. 1837.

Cenchrus villosus (R. Br. ex Fresen.) Kuntze, *Revis. Gen. Pl.* 3(3): 347. 1898. TIPO: ETIOPÍA. Abyssinia, *E. Rüppell s.n.* (holotipo FR 0030074; isotipos BM 000923353!, BM 000923354!, FR 0030075!). Fig. 3.

Hierbas perennes, a veces anuales o de vida corta, formando matas hemisféricas hasta de 60 cm de altura, rizomatosas. Cañas paucinodes, péndulas, decumbentes, hasta de 70 cm long. y 2-5 mm lat. Vainas pilosas en los márgenes; lígula

pestañosa corta de ca. 2 mm long.; láminas lineares, planas a involutas, de 10-40 x 0,3-0,5 cm. Panojas espiciformes cilíndricas a esféricas, de 2-3 cm lat. y hasta de 11 cm long., con setas plumosas blanquecinas o verde pálido, a veces tornándose

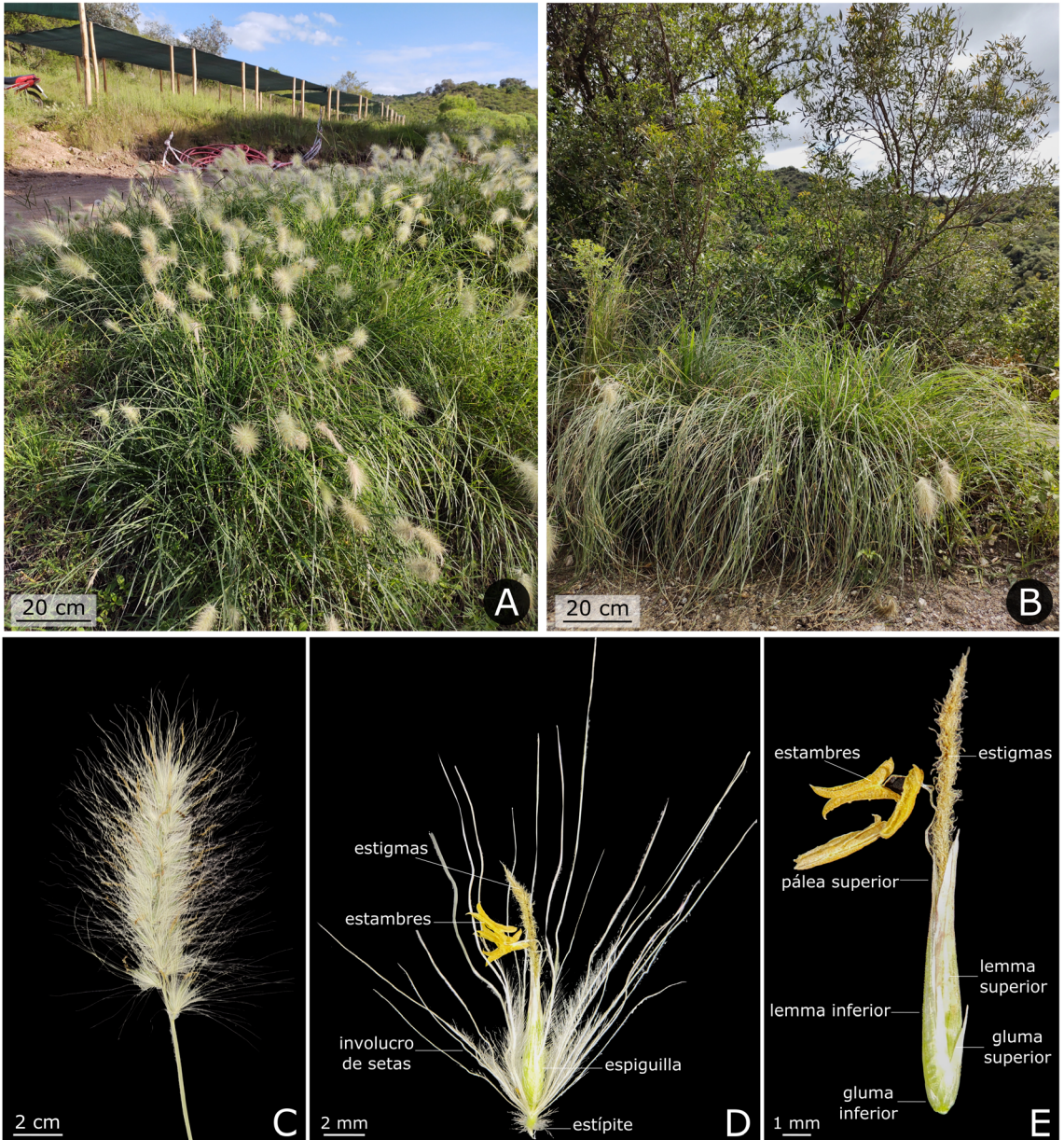


Fig. 3. *Cenchrus longisetus*. **A:** Plantas cultivadas. **B:** Plantas invasoras en las Sierras de Córdoba (Candonga). **C:** Inflorescencia. **D:** Detalle del involucre de setas conteniendo una espiguilla. **E:** Detalle de la espiguilla (el involucre de setas ha sido seccionado).

púrpuras a la madurez. Involucro de setas plumosas desiguales, pero nunca una o pocas notoriamente más largas que las otras, estípite pubescente, con 1-3 espiguillas persistentes, desarticulado en la base. Espiguillas de 8-11 mm long., gluma inferior rudimentaria, de ca. 1 mm long.; gluma superior 3-7 mm long., 1-3 nervia; antecio basal estaminado o neutro, con lemma 7-11 nervada; pálea membranosa, menor que la lemma; antecio superior perfecto, lemma 8-11 mm long., 3-5 nervada; pálea subigual; 3 estambres, con anteras de ca. 4 mm long., exertas; ovario glabro, estilo único y estigmas blanquecinos, exertos, largos y connados, aparentemente uno, persistentes entre las setas. Cariopsis ovoide a oblonga, lisa a finamente rugosa, de ca. 3 mm long., con restos del estilo, escutelo hasta de la ½ del largo de la cariopsis.

Distribución y hábitat. Nativa del NE de África tropical y la península Arábiga. Introducida como ornamental y naturalizada en casi todas las regiones tropicales y subtropicales del mundo, incluyendo nuestro país (Parodi, 1967; Gutiérrez, 2012; Fernández *et al.*, 2016). En Argentina habita en Buenos Aires, Jujuy, Mendoza, Santa Fe y Tucumán, y se amplía su distribución a Córdoba, Entre Ríos, La Pampa y Salta (Fig. 1B), donde fue hallada cultivada y naturalizada en ambientes urbanos-periurbanos (en vías del tren, terrenos baldíos y en espacios verdes como maleza de césped), y en ambientes naturales disturbados (bordes de caminos) (Tabla S1). Fue citada para Formosa (Gutiérrez, 2012) con base en el ejemplar Bordón s/n -CTES 408396-, sin embargo, este material corresponde a *Cenchrus pilcomayensis*; por lo tanto, se excluye de esta provincia hasta que se realicen nuevos registros.

Nombres comunes. “cola de zorro”, “panizo velloso”, “pasto plumoso”, “pennisetum”, “zacate plumoso africano”, “white flowering fountain grass”.

Especímenes examinados. ARGENTINA. Prov. Buenos Aires: *Pdo. Bahía Blanca*, Bahía Blanca, naturalizada, 26/V/2022, J. L. Camina & L. M. Carbone 1463 (ACOR); Bahía Blanca, 13/III/2018, Mattarella 6103 (BB); *Pdo. La Plata*, La Plata, 20/IV/1906, T. J. V. Stuckert 15891 (CORD, SI); La Plata, 09/I/1929, A. L. Cabrera 597 (LP); La Plata, 03/V/1938, E. C. Clos 6538 (CTES); La

Plata, 17/X/2004, P. M. Simon 1111 (LP); *Pdo. Capital Federal*, Paseo de Julio, 16/V/1917, C. M. Hicken 12965 (LIL). Prov. Córdoba: *Dpto. Capital*, Córdoba, Ciudad Universitaria, 25/X/2021, L. M. Carbone 1447 (ACOR); Córdoba, Barrio Centro, 30/IX/2021, M. Scandaliaris 2334 & 2335 (ACOR); Córdoba, Parque de las Naciones, 04/III/2007, M. J. Nores 8 & 9 (CORD); *Dpto. Calamuchita*, Villa General Belgrano, 28/V/2022, L. M. Carbone 1466 (CORD); *Dpto. Colón*, Candonga, 24/II/2022, L. M. Carbone & A. L. Chiapero 1454 & 1455 (CORD). Prov. Jujuy: *Dpto. Yavi*, La Quiaca, 8/III/2002, M. A. Negritto *et al.* 439 (CORD, CTES). Prov. Mendoza: *Dpto. Capital*, Mendoza, escapada de cultivo, 30/XI/1955, A. Ruiz Leal 17335 (MERL); Mendoza, Quita Agronomía, 13/X/1958, escapada de cultivo, A. Ruiz Leal 19728 (MERL).

Iconografía. Türpe (1983), *Lilloa* 36: 129. Gutiérrez (2015), *Fl. Arg.* 3 (1): 277. Wipff (2021), *Fl. North Am.*

Cenchrus setaceus (Forssk.) Morrone, *Ann. Bot. (Oxford)*, n.s. 106: 129. 2010.

Phalaris setacea Forssk., *Fl. Aegypt.-Arab.* 17. 1775.

Pennisetum tiberiadis Boiss., *Diagn. Pl. Orient. ser.* 1, 13: 43. 1854.

Pennisetum setaceum (Forssk.) Chiov., *Boll. Soc. Bot. Ital.* 113. 1923. TIPO: YEMEN. Jabal Barad, Mokhajah, Forsskål 117 (*lectotipo* C 10002753!), designado por Ferrer-Gallego & Boisset, *Phytotaxa* 218 (2): 174. 2015). Fig. 4.

Hierbas perennes o de vida corta, densamente macollantes y rizomatosas, hasta de 1 m de altura. Follaje de color verde claro, nunca púrpura. Cañas erectas. Vainas menores que los entrenudos, lígulas pestañosas de 0,1-0,2 mm long., con setas de 0,75-1 mm long.; láminas involutas, con bordes escabrosos, verdes, de 2-3,5 mm lat. Panojas espiciformes cilíndricas, exertas, estrechas, hasta de 30 cm long., con muchas espiguillas, con tintes rosados a púrpuras, raquis escabroso. Involucro de setas libres, las internas plumosas, unas pocas setas notoriamente más largas que las restantes, estípite pubescente de 1-2 mm long., desarticulado en la base, con 1-3 espiguillas persistentes. Espiguillas de 4,7-5,5 mm long.; gluma inferior ausente, gluma superior de ca.

2,5 mm long., acuminada; antecio inferior neutro, lemma de ca. 5 mm long., acuminada a aristada, 3-5 nervada, con el nervio medio escabroso, pálea ausente; antecio superior perfecto o estaminado (cuando hay varias espiguillas por involucro); lemma 4-7 mm long., acuminada a aristada, membranosa,

pálea subigual a la lemma; 3 estambres, con anteras amarillas de ca. 2 mm long., de ápice glabro; ovario fusiforme, estilo único y dos estigmas plumosos largos. Cariopsis ovoide a oblonga, lisa a finamente rugosa, de ca. 3 mm long., con restos del estilo, escutelo hasta de la ½ del largo de la cariopsis.



Fig. 4. *Cenchrus setaceus*. **A:** Planta cultivada. **B:** Plantas invasoras en las Sierras de Córdoba (El Manzano). Se indica con flechas los individuos alrededor de la planta focal. **C:** Inflorescencia. **D:** Detalle del involucro de setas conteniendo dos espiguillas en flor. **E:** Detalle de la espiguilla (el involucro de setas ha sido seccionado). **F:** Cariopsis, vista escutelar.

Distribución y hábitat. Nativa del N de África y SO de Asia incluyendo la península Arábiga (Veldkamp, 2014). Introducida como ornamental y naturalizada en todas las regiones tropicales y subtropicales del mundo, siendo invasora muy agresiva en Hawái y Arizona, y en menor grado en S de California en EUA (Poulin *et al.*, 2007; GISD, 2021; PIER, 2021). Primer registro como especie naturalizada para Argentina, donde habita en Buenos Aires, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Jujuy y Mendoza (Fig. 1C), siendo hallada bajo cultivo y frecuentemente naturalizada en áreas urbanas y periurbanas (terrenos baldíos, vías del ferrocarril), y naturalizada en bordes de caminos de sierras próximos a ambientes naturales de Córdoba (Tabla S1).

Nombres comunes. “pasto africano”, “pennisetum africano”, “pennisetum verde”, “fountain grass”.

Obs. Cenchrus setaceus es muy similar a *C. alopecuroides* (citado como cultivado en Buenos Aires; Rúgolo & Puglia, 2004), diferenciándose la primera especie por las láminas filiformes y bordes escabrosos, base del pedúnculo glabro, estípites involucral pubescente y gluma inferior ausente (Material Suplementario S3; Veldkamp, 2014).

Especímenes examinados. ARGENTINA. Prov. Buenos Aires: Pdo. Bahía Blanca, Bahía Blanca, 28/V/2022, J. L. Camina & L. M. Carbone 1465 (ACOR). Prov. Córdoba: *Dpto. Capital*, Córdoba, Ciudad Universitaria, 25/X/2021, L. M. Carbone 1448 (ACOR); Córdoba, Cruz Roja y Av. Vélez Sarsfield, en vías del tren, 04/XI/2021, L. M. Carbone 1450 (ACOR); Córdoba, Barrio Juniors, 23/IX/2021, M. Scandaliaris 2331 (ACOR); Córdoba, Barrio Centro, 23/IX/2021, M. Scandaliaris 2332 & 2333 (ACOR); *Dpto. Calamuchita*, Los Reartes, 28/V/2022, L. M. Carbone 1467 (CORD); *Dpto. Colón*, Río Ceballos, El Caracol, 08/XI/2021, L. M. Carbone 1451 (ACOR); Jesús María, 02/IV/21, J. Romero 220 (CORD); El Manzano, 18/XI/2021, L. M. Carbone 1453 (ACOR); *Dpto. Punilla*, Villa Carlos Paz, 20/X/2021, J. Romero 1-39 (CORD); *Dpto. Santa María*, Villa Ciudad de América, 29/V/2022, L. M. Carbone 1468 (CORD).

Iconografía. Wipff, 2021; *Fl. North Am.*

Estado de invasión en la provincia de Córdoba

Se encontraron 10 registros de *C. longisetus* en 5 localidades y 54 registros de *C. setaceus* en 9 localidades de la provincia de Córdoba, de los cuales la mayor parte fueron de plantas naturalizadas (Fig.1 B-C). Los primeros casos de naturalización ocurrieron en 2007 para *C. longisetus* y en 2021 para *C. setaceus* (Tabla S1). Todas las poblaciones analizadas de ambas especies presentaron individuos en estado reproductivo y dispersando activamente sus propágulos, mientras que *C. advena* se encontró sólo cultivada y los ejemplares analizados no presentaron producción de semillas pues tuvieron inflorescencias estériles. Particularmente dos poblaciones naturalizadas de *C. longisetus* y dos de *C. setaceus* halladas en ambientes naturales disturbados de las Sierras de Córdoba superaron la barrera de cultivo, supervivencia, reproducción y dispersión a una distancia significativa de los registros cultivados (Fig.1B-C; Fig. 3B; Fig. 4B; Tabla S1), por lo que se encuentran iniciando su estado de propagación bajo la categoría de Invasoras (D1). Las poblaciones locales de *C. advena* no superaron la barrera de cultivo, ocupando el estado de Introducción y categoría de Introducidas (B2).

Con el fin de integrar esta información a lo ya conocido para el género *Cenchrus* en Argentina, se presenta un listado actualizado de todas las especies nativas y exóticas (cultivadas, naturalizadas e invasoras), proporcionando su denominación actual, los sinónimos y nombres comunes con los que frecuentemente se los conoce o comercializa (Tabla S2). Finalmente se incluye una clave para determinar estas especies en función de caracteres exomorfológicos (Material Suplementario S3).

DISCUSIÓN

En este trabajo se registraron poblaciones cultivadas, naturalizadas (potencialmente invasoras) e invasoras de los pastos exóticos *C. longisetus* y *C. setaceus* en Argentina. Particularmente en la provincia de Córdoba, estos pastos están iniciando el estado de propagación como invasores recientes en ambientes naturales disturbados (*sensu* D'Antonio & Vitousek, 1992; Blackburn *et al.*, 2011), comportamiento que podría estar

replicándose en otras provincias de Argentina. Esto es posiblemente propiciado por el alto nivel de nivel de cultivo y naturalización de ambas especies en las ciudades y como resultado de la presencia de individuos reproductivos con eficiente dispersión y establecimiento de propágulos. Estos podrían formar nuevas poblaciones, las que representan una amenaza de invasión para los ecosistemas del centro-norte de Argentina. Por otro lado, las poblaciones estudiadas de *C. advena* fueron encontradas únicamente bajo cultivo y son categorizadas como introducidas. Considerando el nuevo reporte de *C. setaceus* para la Flora Argentina y la actualización del estado de invasión de *C. longisetus*, este es el primer trabajo en reportar como invasoras a dos de las seis especies exóticas del género en Argentina (Tabla S2).

Una especie exótica se considera invasora cuando constituye poblaciones autosostenibles en ambientes naturales con individuos que sobreviven a una distancia significativa del punto original de introducción. Esto es, cuando en el proceso de invasión, una especie introducida se naturaliza, supera la barrera de la dispersión y comienza su expansión (Blackburn *et al.*, 2011; Richardson & Rejmánek, 2011). Los registros naturalizados encontrados en Argentina, tanto de *C. longisetus* como de *C. setaceus*, fueron hallados principalmente en ambientes urbanos o periurbanos, cercanos a plantas cultivadas, y también en ambientes naturales disturbados de las Sierras Chicas de Córdoba (Fig. 3B y 4B), a una distancia significativa de los registros de cultivo/introducción. En particular, los individuos de los ambientes naturales de Córdoba presentaron persistencia vegetativa *in situ* mediante rizomas, altos niveles de reproducción por semillas y capacidad de dispersión de propágulos a larga distancia, lo que se corresponde con la definición de una especie invasora en estado de propagación (categoría D1, Blackburn *et al.*, 2011). Si bien sólo se conoce en detalle el comportamiento de las poblaciones naturalizadas en Córdoba, es esperable que esto también ocurra en otras provincias que actualmente presentan registros naturalizados, condiciones ambientales y niveles de cultivo similares. Específicamente, los individuos hallados en los ambientes serranos se encontraron en sitios con alto grado de disturbios antrópicos (bordes de caminos), pero no en comunidades vegetales no disturbadas. Algo similar se ha observado en ambientes áridos y semiáridos de Sudáfrica, donde

la invasión de *C. setaceus* ocurre principalmente a lo largo de bordes de caminos y otros ambientes disturbados del paisaje (Rahlaoui *et al.*, 2010). Por lo tanto, es probable que el proceso de invasión de estas especies en nuestro país también sea favorecido por actividades y disturbios antrópicos y que las poblaciones estén iniciando la fase de propagación tanto en Córdoba como en otras provincias. Eventualmente, es probable que estos pastos se propaguen de estas zonas disturbadas hacia ambientes no disturbados, debiendo tomar las medidas de prevención necesarias para evitar la invasión de áreas naturales conservadas.

Cenchrus setaceus también ha sido reportada como exótica invasora de alto riesgo en Hawái, Arizona y California (D'Antonio & Vitousek, 1992; Poulin *et al.*, 2007; GISD, 2021; PIER, 2021). Este pasto C4 de amplia plasticidad fenotípica, presenta un rápido crecimiento, capacidad de rebrote posfuego, elevada producción de biomasa y de semillas apomícticas con dispersión anemófila (Simpson & Bashaw, 1969; Poulin *et al.*, 2007). Estos rasgos sugieren que la especie puede colonizar nuevos sitios, desplazar a la vegetación nativa al incrementar la competencia y elevar la cantidad de combustible inflamable y consecuentemente la frecuencia de los incendios (D'Antonio & Vitousek, 1992; Poulin *et al.*, 2007). Las consecuencias ecosistémicas de un ciclo pasto-fuego exacerbado tras la invasión de *C. setaceus* ya han sido alertadas en ambientes semiáridos de América del Norte (D'Antonio & Vitousek, 1992). Por otro lado, *C. longisetus* ha sido reportada como naturalizada en Argentina (Parodi, 1967) y como invasora agresiva en ambientes semiáridos de Sudáfrica, Australia y España donde mostró una alta producción de frutos y alto nivel de establecimiento (Nel *et al.*, 2004; Grice *et al.*, 2013; Fernández *et al.*, 2016). En este sentido, se ha sugerido que *C. longisetus* también podría presentar este comportamiento invasor en ambientes semiáridos disturbados de Argentina (Fernández *et al.*, 2016), resultado que es confirmado en el presente trabajo para ambas especies exóticas.

La expansión de una especie exótica invasora depende de la presión de propágulos (*i.e.*, cantidad y calidad de frutos producidos; Simberloff, 2009) y de los factores ambientales que condicionan su establecimiento (*i.e.*, barrera ambiental; Richardson & Pyšek, 2006; Blackburn *et al.*, 2011). El

cultivo de plantas exóticas en las ciudades como ornamentales es la vía de ingreso común para muchas especies que, luego de naturalizarse en ambientes urbanos altamente transformados y disturbados, se dispersan por sus propios medios e invaden ambientes naturales (Padayachee *et al.*, 2017). Según los resultados aquí presentados, hace pocos años que se empezó a cultivar masivamente a *C. longisetus* y *C. setaceus* como ornamentales en las ciudades (75 % de los registros cultivados fueron hallados a partir del año 2020). Debido al alto nivel de plantación actual de *C. setaceus* y *C. longisetus* observado en los espacios verdes urbanos de la provincia de Córdoba en particular (Municipalidad de Córdoba, 2020) y del resto del centro y norte de Argentina en general (Tabla S1), cabe esperar que exista un aumento en la presión de propágulos. Esto podría resultar en un incremento de la invasión en los próximos años si no se toman medidas que frenen su cultivo.

Respecto a los factores ambientales, y de acuerdo a los modelos de idoneidad de hábitat desarrollados por Albuquerque *et al.* (2020), se ha observado que las áreas más susceptibles a la invasión de *C. setaceus* son aquellas con climas tropicales y subtropicales (después de los Mediterráneos) y en particular aquellas con mayor intervención humana; por esto los ambientes naturales próximos a las áreas más pobladas y antropizadas del centro y norte de la Argentina presentan un alto riesgo de invasión. Además, se ha observado en ambientes con distinto nivel de invasión, que la disponibilidad de agua es un factor determinante del crecimiento y de la producción de semillas de *C. setaceus* (Poulin *et al.*, 2007; Goergen & Daehler, 2001), por lo que su propagación sería favorecida en los veranos húmedos, como los que presentan las áreas de Argentina donde registramos a esta especie. En síntesis, la combinación de un elevado potencial invasor en áreas subtropicales, alta presión de propágulos y susceptibilidad ambiental representan un panorama muy beneficioso para la propagación de estos pastos y una alerta concreta de invasión para los ecosistemas del centro y norte de Argentina.

La existencia de múltiples especies y cultivares de *Cenchrus* utilizadas como ornamentales ha llevado a una considerable confusión respecto a su correcta identificación y las características ecológicas asociadas. Como ejemplo, *Cenchrus advena*, actualmente tratada como una especie

independiente debido a su diferenciación morfológica y genética (Veldkamp, 2014; van Valkenburg *et al.*, 2021), fue antes considerada un cultivar de *C. setaceus* (e.g., Rúgolo & Puglia, 2004; Brickell, 2016). Este reciente cambio taxonómico concuerda con el potencial invasor contrastante entre ambos pastos. Mientras *C. setaceus* se reproduce exitosamente por frutos apomícticos y posee un elevado potencial invasor, *C. advena* es estéril y en general no produce progenie viable (Simpson & Bashaw, 1969). Esta capacidad reproductiva ha sido asociada al nivel de ploidía de ambas especies. Según Simpson & Bashaw (1969), *C. setaceus* posee individuos triploides ($3x = 27$) y excepcionalmente hexaploides ($6x = 54$) mientras que *C. advena* es hexaploide y presenta un comportamiento meiótico irregular responsable de su esterilidad. No obstante, Zhang *et al.* (2015) registró poblaciones triploides de ambas especies. Además, se ha observado producción de semillas de *C. advena* tras cruzamientos híbridos con polen de *C. setaceus* o de *C. ciliaris* (i.e. pseudogamia interespecífica; Simpson & Bashaw, 1969). Por lo tanto, a pesar de la ineficiente producción de semillas de *C. advena*, no habría que subestimar la plasticidad reproductiva de este pasto cultivado. Sería necesario desarrollar estudios sistematizados sobre las características citológicas, genéticas y reproductivas de las especies de *Cenchrus* ornamentales de Argentina para esclarecer las bases de su comportamiento reproductivo y su consecuencia en el proceso de invasión.

Con el objetivo de limitar los efectos negativos de las especies exóticas invasoras sobre la biodiversidad, reglamentaciones vigentes de la Unión Europea exigen la prohibición de la producción, venta y plantación de *C. setaceus*, e indican que no se regule el germoplasma de *C. advena* (Val'hor, 2017; van Valkenburg *et al.*, 2021). En Argentina, la ley nacional 24375 aprueba el Convenio sobre la Diversidad Biológica (Río de Janeiro, 1992), que en su artículo 8 menciona que las partes contratantes “*Impedirán que se introduzcan, controlarán o erradicarán las especies exóticas que amenacen a ecosistemas, hábitats o especies*” (CDB, 1992). En el marco de la reciente Estrategia Nacional sobre Especies Exóticas Invasoras (ENEI, 2022), la herramienta de prevención sería el paso inicial para el desarrollo de un programa de manejo local para contener el

avance de la reciente invasión de *C. longisetus* y *C. setaceus* a través de la drástica interrupción de su uso ornamental, disminuyendo así la presión de propágulos. Luego, con base en las áreas con alta densidad de registros naturalizados y en particular con registros invasores detectadas en este estudio (Fig. 1; Tabla S1) se debería evaluar su crecimiento, evolución, y eventualmente aplicar medidas de control y erradicación (*e.g.*, Blackburn *et al.*, 2011). El monitoreo continuo en tiempo real es crucial para prevenir daños ecológicos y los gastos económicos asociados a una invasión avanzada (Brundu, 2017; Laface *et al.*, 2020). En el contexto actual de invasiones biológicas, es necesario aplicar medidas de prevención que frenen el uso de las especies introducidas (Blackburn *et al.*, 2011; Padayachee *et al.*, 2017). Este es el caso de *C. advena* y posiblemente de otras gramíneas (*e.g. Miscanthus sinensis*) donde, pese a su limitada producción de semillas y que no existan antecedentes de invasión, la multiplicación vegetativa por rizomas podría ser un mecanismo que favorezca su persistencia y propagación. En su lugar, se debe priorizar el uso ornamental de pastos nativos (*e.g.* especies de los géneros *Eustachys*, *Nassella*, *Jarava*, *Paspalum*, *Panicum*, etc.) de acuerdo a las ecorregiones para favorecer la biodiversidad autóctona de los ambientes naturales (ver Rúgolo & Puglia, 2004; Jewsbury *et al.*, 2016, Cabido *et al.*, 2018).

Es importante aclarar que los mapas de registros presentados en este trabajo representan una línea de base para el monitoreo de la presencia de estos pastos y para la detección temprana de las poblaciones naturalizadas e invasoras y no un mapa de distribución acabado de las especies en todo el territorio argentino. Teniendo en cuenta que estas especies cultivadas poseen escasa representación en los herbarios y que el inicio de su naturalización es reciente (en particular para *C. setaceus*), es probable que los puntos de cultivo y las poblaciones naturalizadas estén subestimadas, representando sesgos de muestreo. Por ende, la ausencia de registros en ciertas áreas del centro y norte de la Argentina no indica que las especies estén ausentes, que no sea peligroso su cultivo o que no haya riesgo de invasión, sino probablemente se deba a un vacío de información. Además, es posible que existan diferencias en el comportamiento y en el estado de invasión de estas especies entre áreas del país con distintas condiciones climáticas. Asimismo, los

puntos obtenidos a partir de bases de datos digitales requieren de corroboración a campo. Por lo tanto, es necesario realizar estudios que nos permitan contar con información más exhaustiva para conocer la distribución actual de estas especies e identificar zonas críticas para aplicar medidas de manejo.

CONCLUSIONES

Como conclusiones de este trabajo se destacan los siguientes aspectos: i) la importancia de integrar disciplinas como la taxonomía y la ecología en el manejo de especies exóticas, ii) la necesidad de planificar el uso de especies ornamentales con base en los objetivos de desarrollo sustentable y en el marco del Convenio sobre Diversidad Biológica, iii) un llamado urgente a las autoridades ambientales correspondientes a frenar el cultivo, venta y plantación de *Cenchrus setaceus* y de *Cenchrus longisetus* tanto en el ámbito público como privado, debido a su categorización de invasora en Argentina, iv) monitorear las poblaciones naturalizadas de *C. setaceus* y *C. longisetus* en todo el país para conocer el avance de la reciente invasión mediante un proyecto de ciencia ciudadana para que la sociedad se involucre y sensibilice sobre la problemática de invasiones y para evaluar las medidas de erradicación y v) evitar el cultivo de *C. advena* pese a la ausencia de potencial invasor y en su lugar promover la utilización de pastos nativos.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

LMC realizó la conceptualización, curación de datos y análisis de ejemplares de herbario. LMC y ALC realizaron la escritura del manuscrito original y coordinaron el estudio, sistematizaron los datos y confeccionaron las figuras. HFG y JOC aportaron en la conceptualización del estudio. Todos los autores contribuyeron en la escritura y revisión de la versión final.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Gabriel Bernardello y a los revisores por las valiosas sugerencias que hicieron que este trabajo mejore sustancialmente. A Ana

Calviño y Giovana Galfrascoli por la motivación para que este trabajo se concrete; a Melina Scandaliaris, Julia L. Camina, Julia Tavella, Melisa Giorgis, Franco Chiarini y Jorge Romero por la colaboración en la colecta de ejemplares de herbario y contribución de datos, a los curadores de los herbarios adheridos a la Red de Herbarios de Argentina (RedHAr), en particular al personal de los herbarios BB, CORD, CTES, LIL, LP y MERL por la disponibilidad y asistencia con el material de herbario; a Rocío Deanna por el asesoramiento nomenclatural y a Alejandro Vera por el asesoramiento sobre leyes de especies invasoras. Este trabajo ha sido financiado por el proyecto FONCyT (PICT 2019-1536).

BIBLIOGRAFÍA

- ALBUQUERQUE, F., M. A. MACIAS-RODRIGUEZ, A. BÚRQUEZ, & H. ROWE. 2020. Toward an understanding of broad-scale patterns of the habitat suitability of fountain grass (*Cenchrus setaceus* (Forssk.) Morrone, Poaceae). *Plant Ecol.* 221: 1029-1043. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01060-x>
- BLACKBURN, T. M., P. PYŠEK, S. BACHER, J. T. CARLTON, R. P. DUNCAN, V. JAROŠÍK, J. R. U. WILSON & D. M. RICHARDSON. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol. Evol.* 26: 333-339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- BRICKELL, C. (editor in chief). 2016. *A-Z Encyclopedia of garden plants*. 4th ed. Royal Horticultural Society, DK.
- BRUNDU, G. 2017. Information on measures and related costs in relation to species included on the Union List: *Pennisetum setaceum*; Technical note for IUCN for the European Commission [online]. Disponible en: <https://circabc.europa.eu/sd/a/2f7ce5bd-07c4-49af-8506-7ed0917b6ad7/TSSR-2016-003%20Pennisetum%20setaceum.pdf> [Acceso: 11 nov 2021].
- 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>
- CARO, J. A & E. SÁNCHEZ. 1967. Las especies de *Cenchrus* (Gramineae) de la República Argentina. *Kurtziana* 4: 95-129.
- CDB. 1992. *Convenio sobre la Diversidad Biológica*. Naciones Unidas. [online] Disponible en: <https://www.cbd.int/doc/legal/cbd-es.pdf>. [Acceso: 9 mar 2022].
- CHEMISQUY, M. A., L. M. GIUSSANI, M. A. SCATAGLINI, E. A. KELLOGG & O. MORRONE. 2010. Phylogenetic studies favor the unification of *Pennisetum*, *Cenchrus* and *Odontelytrum* (Poaceae): a combined nuclear, plastid and morphological analysis, and nomenclatural combinations in *Cenchrus*. *Ann. Bot.* 106: 107-130. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq090>
- CHEN, J. 2021. Ornamental Plant Research Inaugural Editorial. *Ornamental Plant Research*. 1:1. <https://doi.org/10.48130/OPR-2021-0001>
- D'ANTONIO, C. M. & P. M. VITOUSEK. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 63-87. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.000431>
- DONADÍO, S, L. M. GIUSSANI, E. A. KELLOGG, F. O. ZULOAGA & O. MORRONE. 2009. A preliminary molecular phylogeny of *Pennisetum* and *Cenchrus* (Poaceae-Panicaceae) based on the trnL-F, rpl16 chloroplast markers. *Taxon* 58: 392-404. <https://doi.org/10.1002/tax.582007>
- ENEEI. *Estrategia Nacional sobre Especies Exóticas Invasoras*. 2022. [online] Disponible en: <https://www.boletinoficial.gob.ar/detalleAviso/primera/263335/20220527>. [Acceso: 30 may 2022].
- EYNARD, C., A. CALVIÑO & L. ASWORTH. 2020. *Cultivo de plantas nativas: propagación y viverismo de especies de Argentina central*. Ecoval Ediciones, Arg. 2da ed. ampliada.
- FERNÁNDEZ, O., E. S. LEGUIZAMÓN & H. A. ACCIARESI. 2016. *Malezas e invasoras de la Argentina. Tomo II: Descripción y Reconocimiento*. 1º ed., Bahía Blanca: EDIUNS.
- GBIF.org (18 March 2022) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.nt8uf5>
- GIORGIS, M. A. & P. A. TECCO. 2014. Árboles y arbustos invasores de la Provincia de Córdoba (Argentina): una contribución a la sistematización de bases de datos globales. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 49: 581-603. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v49.n4.9991>
- GISD. GLOBAL INVASIVE SPECIES DATABASE [online]. 2021. Disponible en: <http://www.iucngisd.org/gisd/speciesname/Cenchrus+setaceus#>. [Acceso: 10 nov 2021].

- GOERGEN, E. & C. C. DAEHLER. 2001. Reproductive ecology of a native Hawaiian grass (*Heteropogon contortus*; Poaceae) versus its invasive alien competitor (*Pennisetum setaceum*; Poaceae). *Int. J. Plant Sci.* 162: 317-326. <https://doi.org/10.1086/319587>
- GRICE, A. C., E. P. VANDERDUYS, J. J. PERRY & G. D. COOK. 2013. Patterns and processes of invasive grass impacts on wildlife in Australia. *Wildlife Soc. B.* 37: 478-485. <https://doi.org/10.1002/wsb.314>
- GUTIÉRREZ, H. F. 2012. *Cenchrus*. En: ZULOAGA, F. O., Z. E. RÚGOLO & A. M. ANTON, *Flora Vascular de la República Argentina*, vol 3(I): 270-283. Córdoba, Arg.: Gráficamente Ediciones.
- GUTIÉRREZ, H. F. 2015. Las especies americanas del género *Cenchrus* s.l. (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). *Darwiniana* 3: 114-200. <https://doi.org/10.14409/fabicib.v18i0.4863>
- IPBES. 2019. *Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. S. Díaz, *et al.* (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany. 56 p. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3831673>
- JEWSBURY, G., M. J. LOYOLA, L. M. CARBONE, M. E. CARRERAS, S. M. PONS, J. E. MARTINAT, M. A. CASTILLO MOINE & E. FUENTES. 2016. *Pastos posfuego de las Sierras de Córdoba: Guía de campo*. Ecoval. Córdoba, Argentina.
- LAFACE, V. L. A., C. M. MUSARELLA, A. CANO ORTIZ, R. QUINTO CANAS, S. CANNAVÒ & G. SPAMPINATO. 2020. Three new alien taxa for Europe and a chorological update on the alien vascular flora of Calabria (southern Italy). *Plants* 9: 1181. <https://doi.org/10.3390/plants9091181>
- MA. 2005. *Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC, USA.
- MUNICIPALIDAD DE CÓRDOBA. 2020. Revalorización de espacios verdes de rotondas, triángulos y canteros viales [online]. Disponible en: <https://cordoba.gov.ar/revalorizacion-de-espacios-verdes-de-rotondas-triangulos-y-canteros-viales/>. [Acceso: 04 marzo 2022].
- NEL, J. L., D. M. RICHARDSON, M. ROUGET, T. N: MGIDI, N. MDZEKE, D. C. LE MAITRE, B. W. VAN WILGEN, L. SCHONEGEVEL, L. HENDERSON & S. NESER. 2004. A proposed classification of invasive alien plant species in South Africa: towards prioritizing species and areas for management action: working for water. *S. Afr. J. Sci.* 100: 53-64.
- OAKES, A. J. 1990. *Ornamental grasses and grasslike plants*. Van Nostrand Reinhold, New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4684-1455-4>
- OWEN, W. G. & R. G. LOPEZ. 2018. Propagation daily light integral and root-zone temperature influence rooting of single-internode *Pennisetum* × *advena* culm cuttings. *HortScience* 53: 176-182. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI12455-17>
- PADAYACHEE, A. L., U. M. IRLICH, K. T. FAULKNER, M. GAERTNER, S. PROCHEŞ, J. R. U. WILSON & M. ROUGET. 2017. How do invasive species travel to and through urban environments? *Biol. Invasions* 19: 3557-3570. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1596-9>
- PARODI, L. R. 1967. *Gramíneas Bonaerenses, Clave para la determinación de los géneros y enumeración de las especies*. 5ta ed. ACME Agency, Bs As.
- POULIN, J., A. K. SAKAI, S. G. WELLER & T. NGUYEN. 2007. Phenotypic plasticity, precipitation, and invasiveness in the fire-promoting grass *Pennisetum setaceum* (Poaceae). *Am. J. Bot.* 94: 533-541. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.4.533>
- QGIS. 2021. QGIS Geographic Information System. QGIS Association. Disponible en: <http://www.qgis.org>
- PIER. Pacific Island Ecosystems at Risk, US Forest Service [online]. Disponible en: <http://www.hear.org/pier> [Acceso: 10 nov 2021].
- RAHLAO, S. J., S. J. MILTON, K. J. ESLER & P. BARNARD. 2010. The distribution of invasive *Pennisetum setaceum* along roadsides in western South Africa: the role of corridor interchanges. *Weed Res.* 50: 537-543. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2010.00801.x>
- RICHARDSON, D.M. & P. PYŠEK. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Prog. Phys. Geog.* 30: 409-431. <https://doi.org/10.1191/0309133306pp490pr>
- RICHARDSON, D. M. & M. REJMÁNEK. 2011. Trees and shrubs as invasive alien species – a global review. *Divers. Distrib.* 17: 788-809. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00782.x>
- RÚGOLO, Z. E. & M. D. L. PUGLIA. 2004. *Gramíneas ornamentales*. Vol 1. Editorial Lola.
- SÁNCHEZ-KEN, J. G. 2019. Riqueza de especies, clasificación y listado de las gramíneas (Poaceae) de México. *Acta Bot. Mex.* 126: e1379. <https://doi.org/10.21829/abm126.2019.1379>

- SIMBERLOFF, D. 2009. The role of propagule pressure in biological invasions. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 40: 81-102. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304>
- SIMPSON, C. E. & E. C. BASHAW. 1969. Cytology and reproductive characteristics in *Pennisetum setaceum*. *Am. J. Bot.* 56: 31-36. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1969.tb07503.x>
- TÜRPE, A. M. 1983. Las especies sudamericanas del género *Pennisetum* L.C. Richard (Gramineae). *Lilloa* 36: 105-129.
- VAL'HOR. 2017. Liste des espèces exotiques envahissantes préoccupantes pour l'Union dans le cadre du Règlement UE n°1143/2014: *Pennisetum setaceum* (Forssk.) Chiov. (Herbe aux écouvillons) [online]. Disponible en: https://www.valhor.fr/fileadmin/PEE/PDF/VAL_HOR_PEE_10.2017_Note_Pennisetum_setaceum.pdf [Acceso: 20 nov 2021].
- VAN VALKENBURG, J. L. C. H., M. COSTERUS & M. WESTENBERG. 2021. *Pennisetum setaceum* or *Pennisetum advena* cultivars, what ornamental do we have in our garden. *Ecol. Evol.* 11: 11216-11222. <https://doi.org/10.1002/ece3.7908>
- VELDKAMP, J. F. 2014. A revision of *Cenchrus* incl. *Pennisetum* (Gramineae) in Malesia with some general nomenclatural notes. *Blumea* 59: 59-75. <https://doi.org/10.3767/000651914X684376>
- WIPFF, J. K. 2021. Flora of North America [online]. Disponible en: http://floranorthamerica.org/Pennisetum_villosum, http://floranorthamerica.org/Pennisetum_setaceum. [Acceso: 16 may 2022].
- WIPFF, J. K. & J. F. VELDKAMP. 1999. *Pennisetum advena* sp. nov. (Poaceae: Paniceae): A common ornamental grass throughout the southern United States. *Sida* 18: 1031-1036.
- ZHANG, Y., X. YUAN, W. TENG, C. CHEN, H. LIU & J. WU. 2015. Karyotype diversity analysis and nuclear genome size estimation for *Pennisetum* Rich. (Poaceae) ornamental grasses reveal genetic relationship and chromosomal evolution. *Sci. Hortic.* 193: 22-31. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.06.018>
- ZULOAGA, F. O., M. J. BELGRANO & C. A. ZANOTTI. 2019. Actualización del catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur. *Darwiniana, n.s.* 7: 208-278. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2019.72.861>

Tabla S1. Registros de *Cenchrus advena*, *C. longisetus* y *C. setaceus* en Argentina recopilados de herbarios y bases de datos digitales (Archivo Excel, Datos Primarios, completar...).

Tabla S2. Especies de *Cenchrus* registradas en Argentina. Se indica para cada especie los sinónimos más conocidos, nombres comunes, su origen (nativa, exótica, cosmopolita) y el estado de invasión (para las especies exóticas, según Blackburn *et al.*, 2011).

NOMBRE ACTUAL	SINÓNIMOS MÁS CONOCIDOS	NOMBRES COMUNES ¹	ORIGEN	ESTADO DE INVASIÓN
<i>Cenchrus advena</i> (Wipff & Veldk.) Morrone	<i>Pennisetum advena</i> Wipff & Veldk; <i>Pennisetum setaceum</i> (Forssk.) Chiov. cv. 'rubrum'	pennisetum púrpura, pennisetum rubrum/rubra	Exótica	Introducida-cultivada
<i>Cenchrus alopecuroides</i> (L.) Thunb.	<i>Pennisetum alopecuroides</i> (L.) Spreng.	penisetum chino	Exótica	Introducida-cultivada
<i>Cenchrus americanus</i> (L.) Morrone	<i>Panicum americanum</i> L.; <i>Pennisetum americanum</i> (L.) Leeke	mio perla	Exótica	Introducida-cultivada
<i>Cenchrus chilensis</i> (E. Desv.) Morrone	<i>Pennisetum chilense</i> (E. Desv.) B.D. Jacks. ex R.E. Fr.	esporal	Nativa	-
<i>Cenchrus ciliaris</i> L.	<i>Pennisetum ciliare</i> (L.) Link	pasto salinas, pasto búfalo, buffel grass	Exótica	Naturalizada
<i>Cenchrus clandestinus</i> (Hochst. ex Chiov.) Morrone	<i>Pennisetum clandestinum</i> Hochst. ex Chiov.; <i>Kikuyuochloa clandestina</i> (Hochst. ex Chiov.) H. Scholz	kikuyo, pasto africano, pasto kikuyo	Exótica	Naturalizada
<i>Cenchrus echinatus</i> L.	-	cadillo, pasto camelo, roseta	Cosmopolita	-
<i>Cenchrus latifolius</i> (Spreng.) Morrone	<i>Pennisetum latifolium</i> Spreng.	rabo de raón común,	Nativa	-
<i>Cenchrus longisetus</i> M.C. Johnst.	<i>Pennisetum villosum</i> R. Br. ex Fresen.; <i>Cenchrus villosus</i> (R. Br. ex Fresen.) Kuntze	cola de zorro, panizo veloso, pasto plumoso, pennisetum	Exótica	Invasora
<i>Cenchrus mutilatus</i> Kuntze	<i>Pennisetum mutilatum</i> (Kuntze) Leeke	-	Nativa	-
<i>Cenchrus myosuroides</i> Kunth	<i>Cenchropsis myosuroides</i> (Kunth) Nash	cadilla, cadillo, cadillo alto, cadillo chico, simbol	Nativa	-
<i>Cenchrus nervosus</i> (Nees) Kuntze	<i>Pennisetum nervosum</i> (Nees) Trin.	capí, grama, grama da praia, simbol	Nativa	-
<i>Cenchrus orientalis</i> (Rich.) Morrone	<i>Pennisetum orientale</i> Rich.	penisetum oriental	Exótica	Introducida-cultivada

¹ Tomado de: Gutiérrez, 2015; Rúgolo & Puglia, 2004.

<i>Cenchrus pilcomayensis</i> (Mez) Morrone	<i>Pennisetum pilcomayense</i> Mez	pastos simbol, simbol	Nativa	-
<i>Cenchrus polystachios</i> (L.) Morrone	<i>Pennisetum polystachion</i> (L.) Schult.	yerba morris, mission grass	Exótica	Naturalizada
<i>Cenchrus purpureus</i> (Schumach.) Morrone	<i>Pennisetum purpureum</i> Schumach.	bambú, pasto elefante, pasto gigante	Exótica	Naturalizada
<i>Cenchrus rigidus</i> (Griseb.) Morrone	<i>Pennisetum rigidum</i> (Griseb.) Hack.	cola de zorro áspera, paja simbol, simbol	Nativa	-
<i>Cenchrus setaceus</i> (Forssk.) Morrone	<i>Pennisetum setaceum</i> (Forssk.) Chiov.	pasto africano, pennisetum africano, pennisetum verde	Exótica	Invasora
<i>Cenchrus spinifex</i> Cav.	<i>Cenchrus pauciflorus</i> Benth.	abrojo, cadillo, roseta	Nativa	-
<i>Cenchrus tribuloides</i> L.	<i>Cenchrus echinatus</i> var. <i>tribuloides</i> (L.) Torr.	roseta	Nativa	-
<i>Cenchrus tristachyus</i> (Kunth) Kuntze	<i>Pennisetum tristachyum</i> (Kunth) Spreng.	-	Nativa	-

Material Suplementario S3. Clave para determinar las especies de *Cenchrus* nativas y exóticas (naturalizadas y cultivadas) de la Argentina (modificada de Gutiérrez, 2012; 2015).

1. Setas internas del involucre soldadas entre sí, formando un involucre endurecido y espinoso que protege a las espiguillas (porción soldada > 1 mm alt.)

2. Involucre con (1) 2 ciclos externos de setas, el primer ciclo con setas cortas (menores que las espiguillas), el ciclo siguiente con setas más gruesas y dentículos retrorsos muy adherentes

C. echinatus

2'. Involucre sin ciclo externo de setas

3. Espiguillas de 3,5-5,5 mm; gluma superior 3-5-nervia, de 3-4,5 mm; lemma inferior de 3,5-5 mm

C. spinifex

3'. Espiguillas de 6-8,5 mm; gluma superior 5-7-nervia, de 4,5-7 mm; lemma inferior de 5,5-7,5 mm

C. tribuloides

1'. Setas involucrales libres entre sí o soldadas sólo en la base, formando un disco basal pequeño (porción soldada < 0,5 mm alt.)

4. Involucre con numerosas setas ciliadas o plumosas (junto con numerosas setas lineal-escabrosas) rodeando 1-5 espiguillas (en *C. clandestinus* las setas pueden estar inconspicuamente ciliadas en su tercio inferior)

5. Lemma del antecio superior lisa y lustrosa, diferente en textura y de menor tamaño que la lemma del antecio inferior; raquis conspicuamente angular, alado en las cicatrices de las espiguillas caídas; espiguillas sésiles, solitarias por involucro

C. polystachios

- 5'. Lemma del antecio superior membranácea, similar en textura y tamaño a la lemma del antecio inferior; raquis longitudinalmente estriado, no alado en las cicatrices de las espiguillas caídas

6. Plantas rastreras, rizomatoso-estoloníferas, hasta 30 cm alt.; inflorescencia reducida a un fascículo de 2-5 espiguillas, ocultas dentro de las vainas superiores, sólo los estambres y ramas estigmáticas exertas

C. clandestinus

- 6'. Plantas erguidas o decumbentes, nunca rastreras, hasta 6 m alt.; inflorescencia en panoja espiciforme exerta

7. Espiguillas de 9-11 mm long.; lemma inferior de 7-10 mm long.; lemma superior de 9-11 mm long.; estigmas largamente connados (aparentemente uno)

C. longisetus

- 7'. Espiguillas de (2,5-)3-7 mm long.; lemma inferior de 2-6 mm long.; lemma superior de 2-6,5 mm long.; estigmas no connados

8. Plantas robustas, de (1-)2-6 m alt.; hojas lanceoladas de 15-40 mm lat.; anteras de ápice pubescente

9. Cariopsis encerrada entre las glumelas; gluma superior 0-1-nervia; plantas perennes, de (1-)2-6 m alt.

C. purpureus

- 9'. Cariopsis conspicuamente globosa que a la madurez sobresale de las glumelas; gluma superior 5-nervia; plantas anuales, de 0,5-2(-2,5) m alt.

C. americanus

- 8'. Plantas de 0,3-1,5 m alt.; hojas lineales a lineal-lanceoladas o planas de 2-8 mm lat.; anteras de ápice glabro

10. Panojas de 5-12 cm long.; involucro de 7,5-10 mm long., con una seta un poco más larga, de 10-15 mm long.; lemmas agudas

C. ciliaris

- 10'. Panojas de 15-32 cm long.; involucro de 11-25 mm long., con una (o varias) seta notablemente más larga, de 20-33 mm long.; lemmas acuminadas

- 11'. Plantas de follaje púrpura a verde-púrpura; cañas ramificadas en los nudos aéreos; láminas planas de 5-11 mm lat.; panojas péndulas; estípites del involucro menor a 1 mm long.; gluma inferior de \pm 1 mm long.; antecio inferior con lemma lisa y pálea desarrollada, membranosa

C. advena

11. Plantas de follaje verde; cañas no ramificadas en los nudos aéreos; panojas erguidas

12. Láminas filiformes a convolutas de 2-3,5 mm lat., gluma inferior ausente, antecio inferior con lemma escabrosa sobre el nervio medio y pálea ausente

C. setaceus

12'. Láminas planas mayores a 3,5 mm lat., gluma inferior bien desarrollada, antecio inferior con pálea desarrollada y estaminado

13. Láminas de margen escabroso; inflorescencias rosadas o perladas, con espiguillas e involucros laxos que dejan secciones del raquis libres; estípite largamente pubescente, setas plumosas

C. orientalis

13'. Láminas de margen liso; inflorescencias castaño claras a oscuras, con espiguillas e involucros densos que no dejan secciones del raquis libres; estípite escabroso o con pelos cortos, setas escabrosas

C. alopecuroides

4'. Involucro con setas lineal-escabrosas (nunca ciliadas, ni plumosas), rodeando a una única espiguilla

14. Inflorescencia en panoja espiciforme terminal, solitaria en el eje floral (en plantas jóvenes de *C. mutilatus* la inflorescencia puede ser exclusivamente terminal, pero entonces las espiguillas no tienen setas o tienen un involucro formado por menos de 5 setas)

15. Gluma superior 1(-3)-nervia, de 0,7-3(-3,5) mm long.; gluma inferior de 0,3-1,5 mm long.; cañas ramificadas desde la base en forma de abanico, de aspecto iridiforme; panoja rígida; ramas estigmáticas persistentes y conspicuas

C. chilensis

15'. Gluma superior 5-9-nervia, de (3-)3,5-7 mm long.; gluma inferior de 1,5-3 mm long.; cañas por lo general no ramificadas desde la base; panoja recta o flexuosa; estigmas normalmente caducos

16. Setas rígidas, gruesas, con denticulos retrorsos en toda su extensión o con denticulos retrorsos y antrorsos en una misma seta; setas involucrales de 2-8 mm long.

17. Setas gruesas, soldadas en la base, formando un disco mayor de 1,5 mm diám.; denticulos retrorsos en toda su extensión; espiguillas unidas al raquis de la inflorescencia por un eje corto (ramificación primaria, ca. 0,5 mm) hispídulo.

C. myosuroides

17'. Setas delgadas, soldadas levemente entre sí sólo en la base, formando un disco menor de 1 mm de diámetro; dentículos retrorsos y antrorsos en una misma seta; espiguillas sin ramificación primaria.

C. rigidus

16'. Setas flexuosas, quebradizas, con dentículos antrorsos en toda su extensión; setas involucrales de 3-16 mm long.

18. Vainas foliares con una yema plana en su axila, protegida por escamas parduzcas, de consistencia papirácea; panoja espiciforme de 5-14 cm long.; gluma superior de (3-)3,5-5 mm long.; lemma del antecio inferior de (3,5-)4-5,5 mm long.

C. pilcomayensis

18'. Vainas foliares sin yemas en su axila; panoja espiciforme de 10-25 cm long.; gluma superior de 5-7 mm long.; lemma del antecio inferior de 5-7 mm long.

C. nervosus

14'. Inflorescencia en panojas espiciformes, una terminal y numerosas axilares, dispuestas sobre un mismo eje floral

19. Involucro ausente (sin setas en algunas espiguillas) o formado por 1-2(-4) setas

C. mutilatus

19'. Involucro formado por (13-)15-48 setas

20. Plantas con rizomas tuberculiformes; cañas herbáceas, no bambusoides; nudos con anillos de pelos de 1-1,5 mm long, caducos a la madurez; setas involucrales desiguales en largo (ca. 2/3 son menores o iguales que las espiguillas y 1/3 levemente más largas), con una seta más larga que las restantes, de 8-15 mm long.

C. latifolius

20'. Plantas sin rizomas tuberculiformes; cañas lignificadas, bambusoides; nudos glabros; setas involucrales notablemente más largas que las espiguillas (1,5 a más de 3 veces su largo), con una seta más larga que las restantes, de 15-25 mm long.

C. tristachyus



FIRST RECORD OF *OLDENLANDIA CORYMBOSA* (SPERMACOCEAE-RUBIACEAE), A NEW ALIEN SPECIES FOR PARAGUAY AND ARGENTINA

PRIMER REGISTRO DE *OLDENLANDIA CORYMBOSA* (SPERMACOCEAE-RUBIACEAE), UNA NUEVA ESPECIE EXÓTICA PARA PARAGUAY Y ARGENTINA


Mariela Nuñez Florentin 

Instituto de Botánica del Nordeste, CONICET-UNNE. Sargento Cabral 2131, Corrientes, Argentina

*marielaflorientin22@gmail.com

Citar este artículo

NUÑEZ FLORENTIN, M. 2022. First record of *Oldenlandia corymbosa* (Spermacoceae-Rubiaceae), a new alien species for Paraguay and Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 287-293.

 DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n2.36108>

SUMMARY

Background and aims: During the revision of the southern South American species of *Oldenlandia*, populations of *O. corymbosa* were found in Paraguay and Argentina. The aim of this contribution is to report the presence of this adventitious species to the Paraguayan and Argentinian flora for the first time.

M&M: Living plants and herbarium material, as well as the original description of *Oldenlandia corymbosa* were analysed. Taxonomic and morphological analyses were performed. Collected materials were deposited in FCQ and CTES.

Results: A description of the morphology of the species and habitat based on herbarium specimens and field observations are provided, along with an illustration, photographs, and a map indicating the geographical position of the recorded populations in the Northeast and South Paraguay and Northeast Argentina in the Corrientes province. Complementary, an identification key of *Oldenlandia* species occurring in Argentina and Paraguay is provided.

Conclusion: With the record of *Oldenlandia corymbosa* in Paraguay and Argentina, the range of distribution of this non-native species is extended up to the Southern Cone of South America. Its status of naturalized species in Paraguay raises the possibility that it was, until now, overlooked in other regions of the Northeast Argentina.

KEY WORDS

Adventitious species, new record, *Oldenlandia*, Rubiaceae, taxonomy, weed.

RESUMEN

Introducción y objetivos: Durante la revisión de las especies del género *Oldenlandia* para el sur de Sudamérica, poblaciones de *O. corymbosa* fueron halladas en Paraguay y Argentina. El objetivo de esta contribución es reportar por primera vez la presencia de esta especie adventicia para la flora de Paraguay y Argentina.

M&M: Se estudiaron plantas vivas y material de herbario, tanto como la descripción original de *Oldenlandia corymbosa*. Se realizaron análisis taxonómicos y morfológicos. El material coleccionado fue depositado en FCQ y CTES.

Resultados: Se proporciona una descripción de la morfología y hábitat de la especie sobre la base de especímenes de herbario y observaciones de campo, junto con una ilustración, fotografías, y un mapa que indica la posición geográfica de las poblaciones registradas en el nordeste y sur de Paraguay y nordeste de Argentina en la provincia de Corrientes. Complementariamente, se proporciona una clave de identificación de las especies de *Oldenlandia* presentes en Argentina y Paraguay.

Conclusiones: Con el registro de *Oldenlandia corymbosa* en Paraguay y Argentina, se amplía el rango de distribución de esta especie alóctona hasta el Cono Sur de América del Sur. Su estatus de especie naturalizada en Paraguay plantea la posibilidad de que fuera, hasta ahora, ignorada en otras regiones del Nordeste Argentino.

PALABRAS CLAVE


Especie adventicia, maleza, nuevo registro, *Oldenlandia*, Rubiaceae, taxonomía.

Recibido: 15 Dic 2021

Aceptado: 21 Mar 2022

Publicado en línea: 13 Abr 2022

Publicado impreso: 30 de Jun 2022

Editor: Diego Gutierrez 

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

INTRODUCTION

Oldenlandia corymbosa L. is a member of the Rubiaceae family, which includes about 650 genera and more than 13,765 species worldwide (Robbrecht & Manen, 2006; Govaerts *et al.*, 2022). The genus *Oldenlandia* L. occurs throughout the tropical and warm subtropical regions of the world, with its largest diversity in Africa (Halford, 1992). It is characterized by the loculicidal capsule dehiscence and “oldenlandioid” seeds (trigonus with a reticulate or reticulate areolate testa) (Terrell, 1990). The number of species in the genus is hard to estimate (Neupane *et al.*, 2015) due to inconsistencies in genera delimitation in the tribe Spermacoceae, resulting in a taxonomic complex formed by *Oldenlandia*, *Hedyotis* L., and other smaller genera from the tropics of the Asia-Pacific region. *Oldenlandia corymbosa* is the type species for the genus and it has been extensively studied from a phytopharmacological point of view because its uses in traditional medicine in India and China (Patel *et al.*, 2014). This species is native to Africa and South Asia, and is currently naturalized in tropical and subtropical regions of the world (Terrell & Robinson, 2006; Delprete *et al.*, 2005; Sánchez Rodríguez *et al.*, 2007; Shahid & Rao, 2014).

In the Americas, *O. corymbosa* was previously recorded as naturalized and well-established in Brazil (Delprete *et al.*, 2005; Flora do Brasil, 2021), Jamaica (Adams, 1972), USA (Terrell & Robinson, 2006), and Venezuela (Taylor & Steyermark, 2004). While doing fieldwork for a revisionary study of *Oldenlandia* in South America (Nuñez Florentin, in prep.), *O. corymbosa* was collected in Paraguay, and more recently in Corrientes, Argentina. Herbaria material was analysed, but no previously existing specimens of this species from Argentina were found. Currently, *O. salzmannii* (DC.) Benth. & Hook. f. ex B.D. Jacks, which is native and widespread in South America and introduced in North America (i.e. Florida; Fosberg & Terrell, 1985), is the only species in the genus recorded for Paraguay and Argentina (IBODA, 2021).

The aim of this work is to shed light on these new records of *O. corymbosa* in Paraguay and Argentina. A detailed description and a distribution map of this species are provided, as well as, comments on its distribution and ecology. A

photographic illustration to facilitate identification of this species is also provided, with a taxonomic key to distinguish it from *O. salzmannii*.

MATERIAL AND METHODS

During floristic surveys in South Paraguay and Northeast Argentina, standard taxonomic methods have been followed for the collection, drying, and processing of herbarium specimens. The specimens have been deposited in CTES and FCQ herbaria (Thiers, 2021.) Relevant taxonomic literature (Terrell & Robinson, 2006; Delprete *et al.*, 2005), and online databases such as the Reflora Virtual Herbarium (<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual>), speciesLink (<http://www.splink.cria.org.br>) and TROPICOS (<https://www.tropicos.org/home>), were consulted for the identification of specimens and reference. The specimens were also compared with original descriptions (Linnaeus, 1753) of *Oldenlandia corymbosa*, and analyzed under a (SM) Leica MZ6 stereo microscope. Measurements were made using a digital caliper, and ImageJ (Rasband, 2020).

RESULTS AND DISCUSSION

The characters of specimens found in Paraguay and Argentina (Figs. 1-2) are in complete concordance with the description offered by Terrell & Robinson (2006) and Delprete *et al.* (2005), and herbaria specimens. Description presented here is based on Paraguayan and Argentinian specimens to facilitate later identifications.

***Oldenlandia corymbosa* L.**, Sp. Pl. 1: 119. 1753. *Hedyotis corymbosa* (L.) Lam., Tabl. Encycl. 1: 272. 1792. *Gerontogea corymbosa* Cham. & Schltld., Linnaea 4(2): 154. 1829. *Hedyotis biflora* var. *corymbosa* (L.) Kurz., J. Asiat. Soc. Bengal 46(2): 133. 1877. TYPE. Plumier, Nov. Pl. Amer. 42, t. 36. 1703; lectotype designated by Verdcourt, in Polhill, Fl. Trop. E. Africa, Rubiaceae 1: 308. 1976.

Herbs, erect, prostrate, or rarely decumbent, 6.5-15 cm tall. Stems tetragonal, 0.2-0.9 mm diam, glabrous or hirsute. Stipular sheaths free

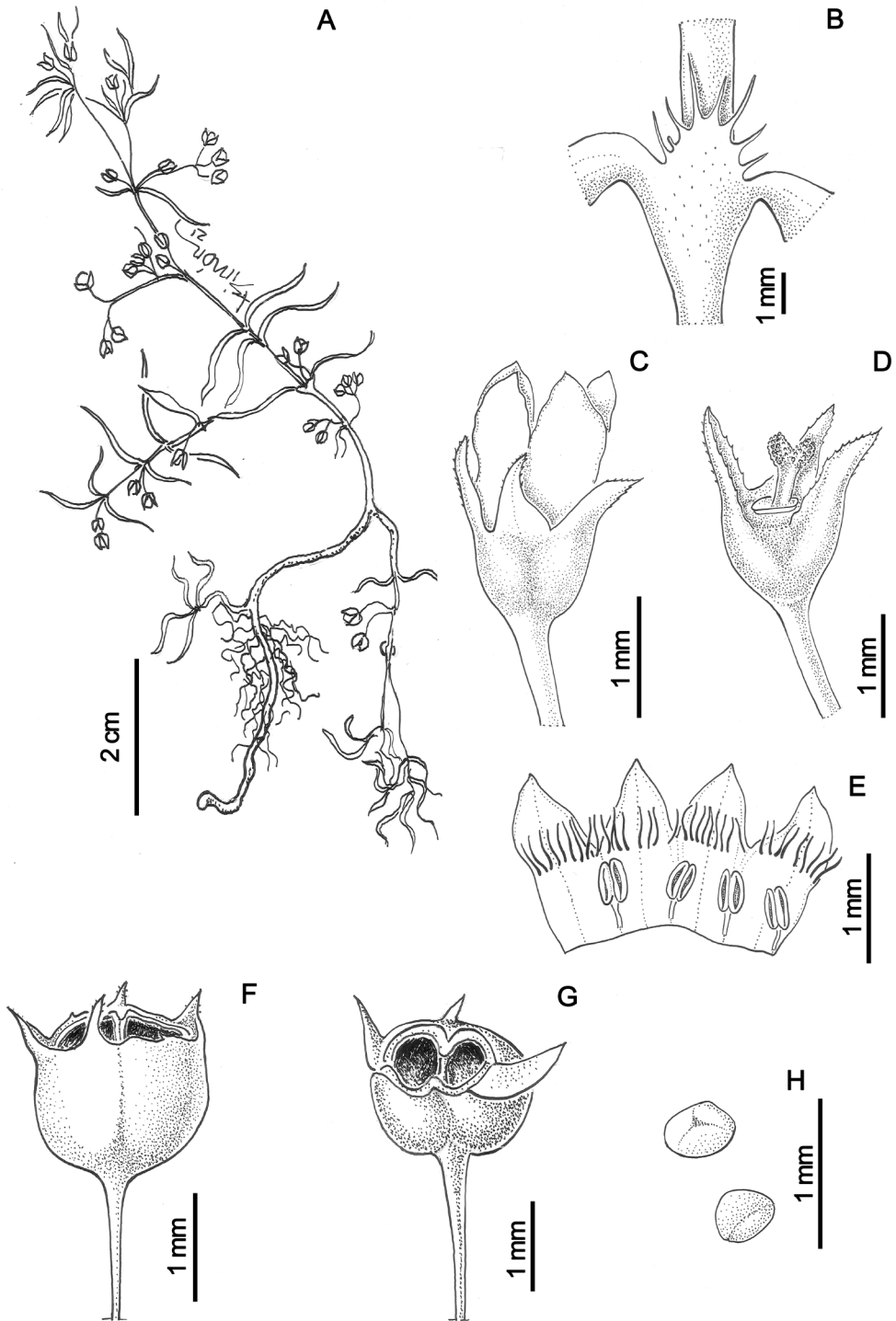


Fig. 1. *Oldenlandia corymbosa*. **A:** Habit. **B:** Stipular sheath. **C:** Flower. **D:** Hypanthium, calyx, and style. **E:** Opened corolla. **F-G:** Dehiscent fruit. **F:** Lateral view. **G:** Subapical view. **H:** Seeds. **A:** Nuñez Florentin & Florentin 144 (CTES). **B-H:** Nuñez Florentin & Salas 165 (CTES). Drawn by Laura Simón, sketches of the reproductive characters by the author.

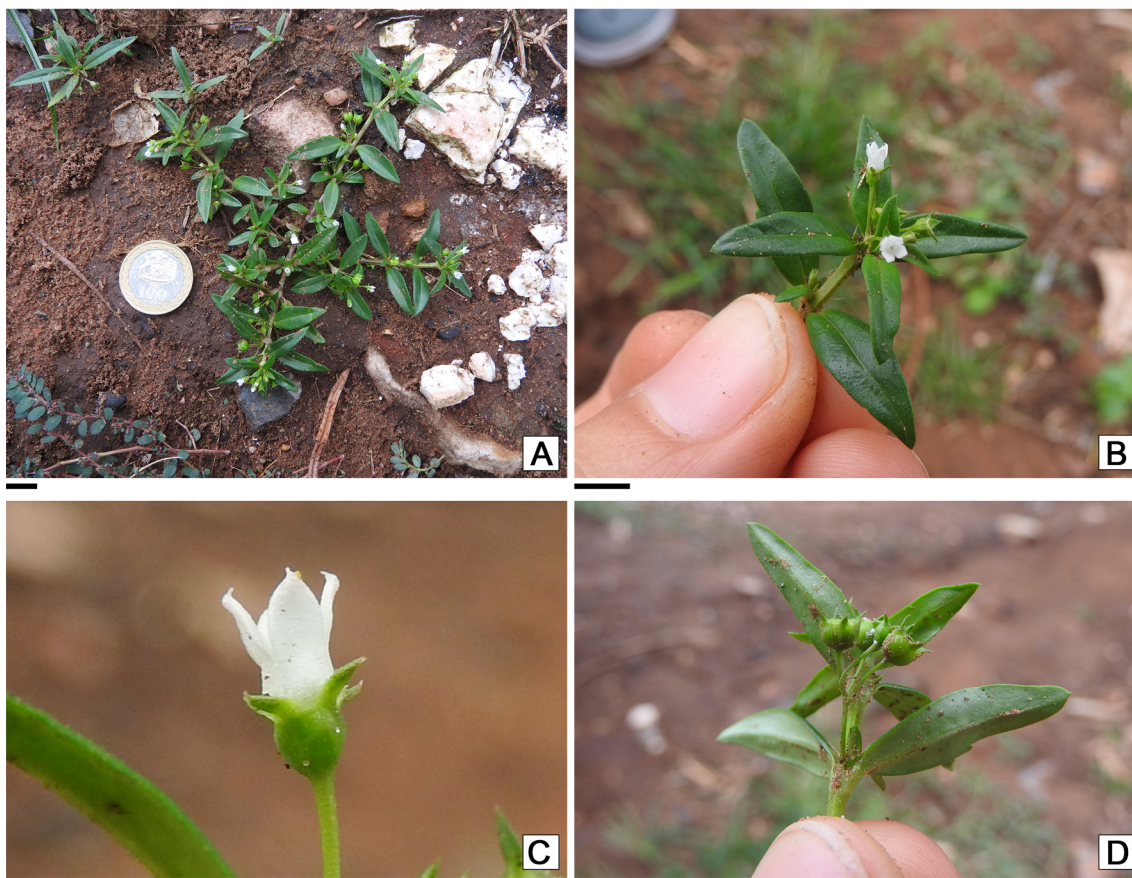


Fig. 2. *Oldenlandia corymbosa*. **A:** Habit. **B:** A flowered branch. **C:** Flower. **D:** Portion of branch with immature fruits. Scales= A: 1 cm; B, D: 5 mm; C: 1 mm. Paraguay, Dpto. Central, Lambaré.

portion subtriangular, 0.7-1.7 mm long., glabrous or hirsute, with 3-5 fimbriae, unequal, 0.5-1.5 mm long, glabrous, colleter-tipped. Leaves sessile or pseudopetiolate, blades elliptic or narrowly elliptic, linear or oblong, 6.4-15.9 × 1.2-3.3 mm, acute at apex, cuneate at base, glabrous. Inflorescences cymose, 2-5-flowered, pedunculate, axillar, with small bracts ca. 1 mm long. Flowers homostylous, pedicellate, with floral pedicels 1-4 mm long. Hypanthia obconic or globose, 0.8-1.7 mm long, glabrous. Calyces 4-lobed, 0.3-1 mm long, calyx lobes ovate-triangular, erect, with serrate margins, glabrous. Corollas infundibuliform, 1.2-2.5 mm long, white, pale pink or light lilac; corolla lobes triangular-lanceolate, externally glabrous, internally with a ring of trichomes at the height of the flower throat. Stamens included, inserted at the base of

the corolla tube; anthers oblong, 0.2-0.5 mm long. Styles included, filiform, shortly bifid, 0.1-0.3 mm long. Nectariferous disks elliptic, bipartite. Capsules subglobose, loculicidal, 1.5-1.9 × 1.9-2.3 mm, glabrous. Seeds trigonous, 0.3-0.4 mm long, numerous, with hilum apical, punctiform, with exotesta reticulate-foveate, castaneous to brown (Fig. 1-2).

Phenology. It is flowered and fruited all year.

Distribution and habitat. *Oldenlandia corymbosa* is native in the African Continent (e.g. Nigeria, Uganda, and Kenya) and India (Lewis, 1964; Halford, 1992), but currently presenting a pantropical distribution, being naturalized in The Americas and in other parts of the world. For

M. Nuñez Florentin - *Oldenlandia corymbosa* in Paraguay and Argentina

example, in the past decade it has been cited as an alien species for the European flora in Spain (Sánchez Rodríguez *et al.*, 2007); and in the United Arab Emirates flora, specifically in three different areas of Dubai (Shahid & Rao, 2014), in which the species is reported as a weed but with minor impact, probably not representing a big threat to the environment.

Oldenlandia corymbosa grows in open areas on sandy soils, open banks along streams, savannas, waste ground and disturbed areas, or usually on man-made environments, on rocky outcrops or between cracks on the sidewalks. Its presence in the Southern Cone of South America is reported here for the first time, growing in Paraguay and Argentina (Fig. 3). In the latter, it was only recorded in the Corrientes province, where it was observed and collected in urban and anthropized areas, growing spontaneously. It is likely that other populations

of *O. corymbosa* could be found in similar areas to the northeast of Argentina (probably Formosa and Chaco provinces). This species could be considered as “casual alien plant” according to Pyšek *et al.* (2004), based on its subspontaneous growing and single record. However, in Paraguay, because all individuals analysed are from the last two decades, I can consider *O. corymbosa* as naturalized in Paraguay (Pyšek *et al.*, 2004).

Specimens examined: ARGENTINA. Prov. Corrientes: *Dpto Capital*, 10-X-2021, Nuñez Florentin & Salas 165 (CTES). PARAGUAY. Dpto Amambay: *Bella Vista*, 22° 6' 50" S, 56° 31' 4" W, 11-III-2018, De Madriñac Bonzi & Florentín 776 (CTES). Dpto. Central: *Areguá*, Lago Ypacaraí, 25° 19' 32" S, 57° 23' 55" W, 4-III-2018, De Madriñac Bonzi & Florentín 624 (CTES); *Asunción*, 25° 17' 32" S, 57° 37' 44" W, X-2014, Mereles 10122

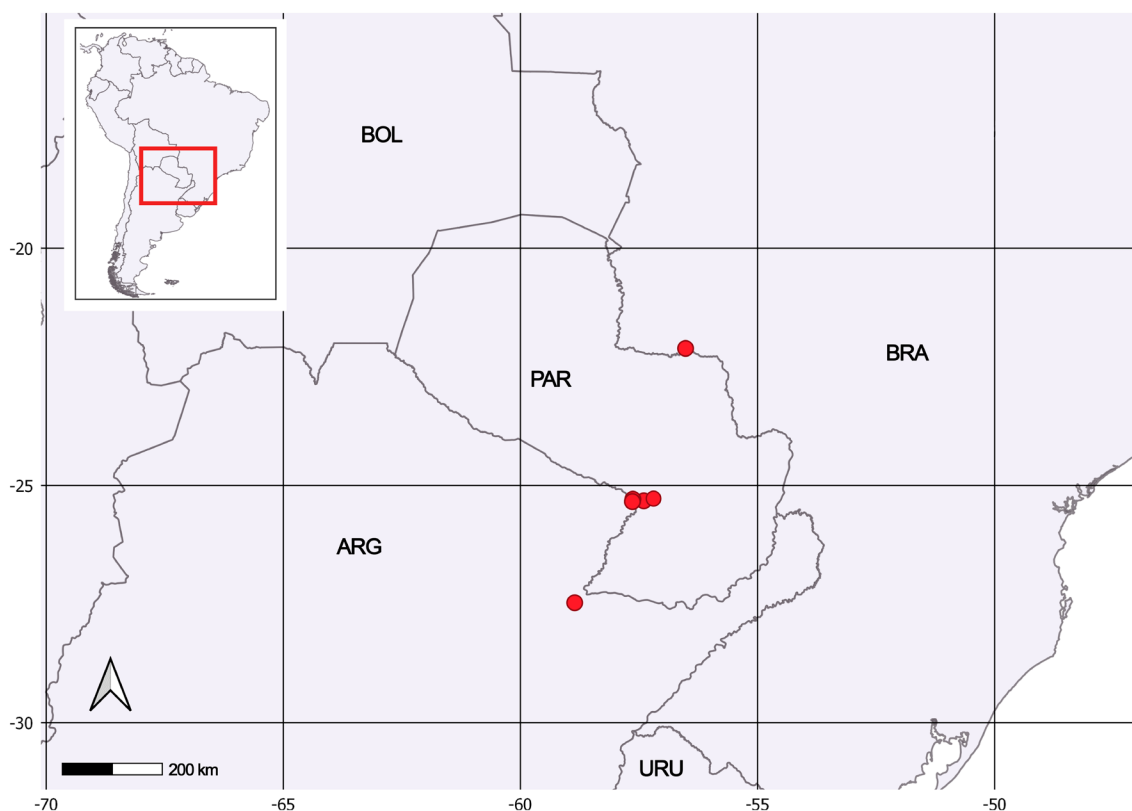


Fig. 3. *Oldenlandia corymbosa*. Geographic record of collected specimens in Paraguay and Argentina (red circles). Abbreviations= Arg: Argentina; Bol: Bolivia; Bra: Brazil; Par: Paraguay; Uru: Uruguay.

(FCQ); idem, X-2014, Mereles 10120 (FCQ); Lambaré, Cerro Lambaré, 5-VIII-2015, Nuñez Florentin & Florentín 144 (CTES); San Lorenzo, 25-XI-2016, Martínez *et al.* 193 (CTES, FCQ).

Key to species of *Oldenlandia* in Argentina and Paraguay

1. Herbs erect or prostrate. Inflorescences cymose, 2-5-flowered, axillary. Flowers homostylous with corollas 1.2-2.5 mm long, internally with a ring of trichomes at the height of the flower throat.
O. corymbosa
- 1'. Herbs creeping, radicanat at the nodes. Inflorescences cymose, 1-3-flowered, terminal and pseudoaxillary. Flowers heterostylous with corollas 4-8 mm long, internally with a fringe of trichomes on the tube or a ring of trichomes at the throat.
O. salzmannii

CONCLUSIONS

With the addition of *O. corymbosa*, the genus *Oldenlandia* is now represented by two species in Paraguay and Argentina. *Oldenlandia corymbosa* can be differentiated from *O. salzmannii* on the basis of general habit and floral characters, such as floral biology, corolla length, and internal indumentum.

I agree with previous authors that this species does not present a potentially invasive behavior. However, its occurrence should be reported for Paraguay and Argentina as a means to complement these countries floras. Its naturalized status in Northeast and South Paraguay raises the possibility that it was, until now, overlooked in places like the Formosa and Chaco Provinces (Northeast Argentina), or even in other regions of Paraguay.

ACKNOWLEDGEMENTS

The author thanks the Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET) for the grants awarded that supported this work (PICT-2016-3517). This work was also partially funded by the Universidad Nacional del Nordeste (PI A009-17 and PI 16P001 grants).

I am grateful to the staffs of FCQ and FCYN herbaria, especially Maria Vera and Christian Vogt. Also, Roberto M. Salas, Mariana Martínez, Javier E. Florentín, Laila M. Miguel and Marina D. Judkevich for their assistance in the field trip to Paraguay, and Laura Simón for the line drawings.

BIBLIOGRAPHY

- ADAMS, C. M. 1972. *Oldenlandia*. In: ADAMS, C. D., G. R. PROCTOR & R. W. READ (eds.), *Flowering plants of Jamaica*, pp. 730. University of the West Indies, Mona.
- DELPRETE, P. G., L. B. SMITH & R. M. KLEIN. 2005. Rubiaceas. In: REISS A. (ed.), *Flora Ilustrada Catarinense. Géneros de H-T. Vol. 2*, pp. 486-501. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí.
- FLORA DO BRASIL. 2020. *Rubiaceae* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro [online]. Available at: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB14127> [Accessed: 26 November 2021]
- FOSBERG, F. R. & E. E. TERRELL. 1985. A recently established exotic in west Florida and Alabama (*Hedyotis salzmannii* or *Oldenlandia salzmannii* Rubiaceae). *Castanea* 50: 49-51.
- GOVAERTS, R., M. RUHSAM, L. ANDERSSON, E. ROBBRECHT, D. BRIDSON, A. DAVIS, I. SCHANZER & B. SONKÉ. 2022. World Checklist of Rubiaceae. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Available at: <http://www.kew.org/wcsp> [Accessed: 4 March 2022]
- HALFORD, D. A. 1992. Review of the genus *Oldenlandia* L. (Rubiaceae) and related genera in Australia. *Austrobaileya* 3: 683-722.
- IBODA, 2021 [permanently updated]. Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur, Instituto de Botánica Darwinion [online]. Available at: <http://www.darwin.edu.ar/proyectos/floraargentina/fa.htm> [Accessed: 26 November 2021]
- LEWIS, W. H. 1964. *Oldenlandia corymbosa* (Rubiaceae). *Grana Palynologica* 5: 330-341. <http://dx.doi.org/10.1080/00173136409430024>
- LINNAEUS, C. 1753. *Species Plantarum. Laurentius Salvius*, Stockholm.
- NEUPANE, S., S. DESSEIN, N. WIKSTROM, P. O. LEWIS, C. LONG, B. BREMER & T. J. MOTLEY. 2015. The *Hedyotis-Oldenlandia* complex (Rubiaceae: Spermaceae) in Asia and the Pacific:

M. Nuñez Florentin - *Oldenlandia corymbosa* in Paraguay and Argentina

- Phylogeny revisited with new generic delimitations. *Taxon* 64: 299-322. <https://doi.org/10.12705/642.8>
- PATEL, T., V. JAIN & R. DODIA. 2014. *Oldenlandia corymbosa* L.: a phytopharmacological review. *Int. J. Phytopharm.* 4: 79-82. <https://doi.org/10.7439/ijpp.v4i3.73>
- PYŠEK, P., D. M. RICHARDSON, M. REJMÁNEK, G. L. WEBSTER, M. WILLIAMSON & J. KIRSCHNER. 2004. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon* 53: 131-143. <https://doi.org/10.2307/4135498>
- RASBAND, W. S. 2020. ImageJ. U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA [online]. Available at: <http://imagej.nih.gov/ij/> [Accessed: November 2021]
- ROBBRECHT, E & J. F. MANEN. 2006. The major evolutionary lineages of the coffee family (Rubiaceae, Angiosperms). Combined analysis (nDNA and cpDNA) to infer the position of *Coptosapelta* and *Luculia*, and supertree construction based on *rbcL*, *rps16*, *trnL-F* and *atpB-rbcL* data. A new classification in two subfamilies, Cinchonoideae and Rubioideae. *Syst. Geogr. Pl.* 76: 85-146.
- SÁNCHEZ RODRÍGUEZ, J. A., M. J. E. RIVAS & M. A. MARTIN MARCOS. 2007. *Oldenlandia corymbosa* L. (Rubiaceae) in Spain: a new alien species for the European flora. *Acta Bot. Gallica* 154: 3-6. <https://doi.org/10.1080/12538078.2007.10516039>
- SHAHID, M. & N. K. RAO. 2014. *Datura ferox* and *Oldenlandia corymbosa*: New record to the UAE flora. *J. New Biol. Reports* 3: 170-174.
- TAYLOR, C. M. & J. A. STEYERMARK. 2004. *Oldenlandia* In: STEYERMARK, J. A., P. E. BERRY, K. YATSKIEVYCH & B. K. HOLST (eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana Volume 8 Poaceae-Rubiaceae*, pp. 664-666. Missouri Botanical Garden Press., St. Louis.
- TERRELL, E. 1990. Synopsis of *Oldenlandia* (Rubiaceae) in the United States. *Phytologia* 68: 125-133. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.19464>
- TERRELL, E. E. & H. ROBINSON. 2006. Taxonomy of North American species of *Oldenlandia* (Rubiaceae). *Sida* 22: 305-329.
- THIERS, B. Continuously updated. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available at: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> [Accessed: November 2021].

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 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, Argentina

E-mail: sabotanica@gmail.com

Domicilio legal: Av. Angel Gallardo 470. CP (C1405DJR)
Ciudad Autónoma de Buenos Aires - Argentina

Página WEB: 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.