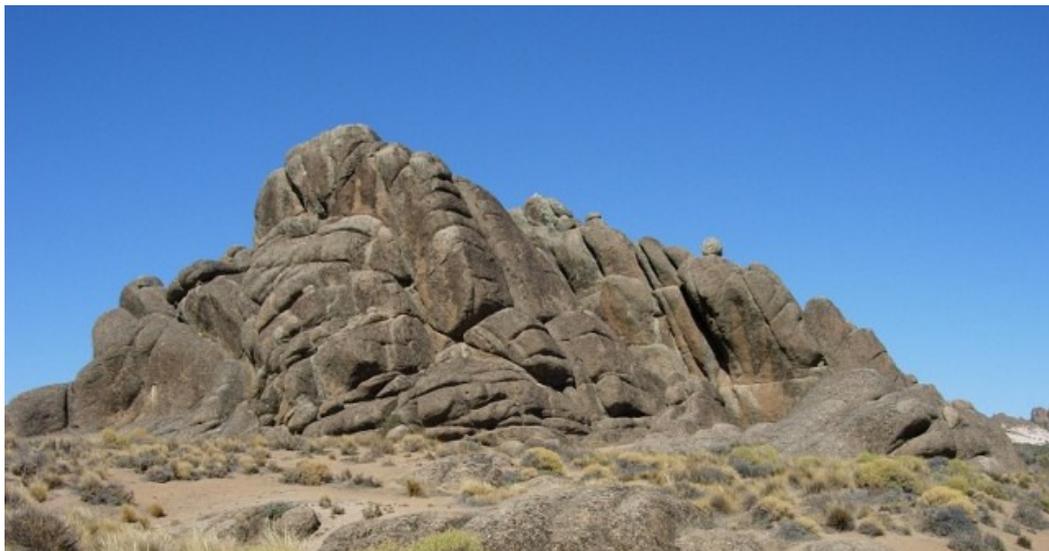




**Universidad Nacional del Comahue**  
**Centro Regional Universitario Bariloche**

**COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE LA FLORA DE  
AFLORAMIENTOS ROCOSOS DEL NORTE DE LA PATAGONIA Y SU  
RELACIÓN CON FACTORES AMBIENTALES A DISTINTAS ESCALAS**



**Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctor en Biología**

**Lic. Karina Lilian Speziale**

**Directora: Dra. Cecilia Ezcurra**

**2012**

## Tabla de contenidos

<b>Resumen</b> .....	4
<b>Abstract</b> .....	6
<b>Introducción General</b> .....	8
Los afloramientos rocosos del noroeste de la Patagonia .....	11
Hipótesis general.....	13
Objetivo general.....	13
Objetivos particulares .....	13
Metodología.....	14
Área de estudio .....	14
Recolección de datos.....	16
Estructura general de la tesis .....	18
Tabla.....	20
Figuras.....	23
<b>Capítulo 1: La composición florística de los roquedales nordpatagónicos y su relación con la matriz</b> .....	41
Resumen .....	42
Introducción.....	43
Objetivo.....	46
Hipótesis y predicciones .....	46
Métodos .....	48
Análisis de datos .....	48
Resultados.....	50
Características florísticas de la vegetación de los roquedales .....	50
Relaciones florísticas entre roquedales.....	51
Relaciones florísticas entre los roquedales y la matriz .....	51
Especies más allá de su distribución principal.....	52
Discusión .....	54
Tablas .....	60
Figuras .....	66
<b>Capítulo 2: El efecto del clima sobre la composición de especies de los roquedales</b> .....	69
Resumen .....	70
Introducción.....	72
Objetivo.....	74
Hipótesis y predicciones .....	74
Métodos .....	76
Recolección de datos.....	76
Análisis de datos .....	77
Resultados.....	79
Escala de micrositio .....	79
Escala local .....	80
Escala regional .....	81
Discusión .....	83
Tablas .....	88
Figuras .....	92

<b>Capítulo 3: La riqueza de especies a escala regional, local y de micrositio</b> .....	106
Resumen .....	107
Introducción.....	108
Objetivo .....	112
Hipótesis y predicciones .....	112
Métodos .....	114
Recolección de datos.....	114
Análisis de datos .....	115
Resultados.....	118
Escala de micrositio .....	118
Escala local .....	119
Escala regional .....	119
Discusión .....	120
Tablas .....	125
Figuras .....	130
<b>Capítulo 4: Las especies exóticas en los roquedales y la matriz</b> .....	135
Resumen .....	136
Introducción.....	138
Objetivo.....	140
Hipótesis y predicciones .....	140
Métodos .....	142
Recolección de datos.....	142
Análisis de datos .....	142
Resultados.....	144
Flora exótica de los roquedales y la matriz adyacente.....	144
Gradiente de la composición de especies exóticas en los roquedales.....	145
Determinantes de la riqueza de especies exóticas en los roquedales.....	145
Gradiente de la composición de especies exóticas en la matriz.....	146
Riqueza de especies exóticas en la matriz y sus determinantes.....	146
Composición de especies exóticas comparando los roquedales con la matriz	
.....	147
Discusión .....	148
Tablas .....	153
Figuras .....	163
<b>Conclusiones finales</b> .....	173
Resultados principales.....	174
Conclusiones.....	176
Consideraciones finales.....	179
<b>Bibliografía</b> .....	182
<b>Agradecimientos</b> .....	204
<b>Anexo</b> .....	205
<b>Trabajos publicados</b> .....	214

## Resumen

Frente a las graves consecuencias para la biota de los efectos del cambio global de origen antrópico, el estudio de alternativas que permitan la subsistencia de las especies reviste especial importancia. La hipótesis de trabajo de esta tesis es que los roquedales de la región nordpatagónica funcionan como refugio para especies de la flora regional que no pueden sobrevivir en la matriz. Para poner a prueba esta hipótesis me planteé como objetivo analizar los patrones de composición, formas de vida y riqueza florística de los afloramientos rocosos y su relación con factores ambientales a diferentes escalas, compararlos con los de la matriz de vegetación circundante, y estimar su función como refugios para la vegetación. Estudié la composición florística y la riqueza de especies en 50 roquedales (separando paredes norte de paredes sur) y 50 parcelas de vegetación de 100 m<sup>2</sup> en la matriz cercana a cada roquedal en el noroeste de la Patagonia argentina. Relacioné esta información con variables climáticas a dos escalas. A escala de micrositio y local utilicé sensores de temperatura y humedad colocados en las paredes norte, sur y en la parcela de matriz. A escala regional utilicé variables climáticas tomadas de la base de datos WorldClim. Los roquedales nordpatagónicos estudiados presentaron una flora diversa y particular que se diferencia de la de las estepas y matorrales que los rodean. La composición de la flora nativa de los roquedales varió en relación a gradientes geográficos siendo la longitud y la elevación los factores principales, aunque las formaciones geológicas también influyeron. Los resultados indicaron que tanto la flora nativa de los roquedales como la de la matriz circundante presentaron las mismas familias dominantes, y las mismas proporciones de formas de vida y porcentajes de especies exóticas. En cambio, la composición florística fue diferente entre ambos ambientes estudiados. Encontré en los roquedales especies que no encontré en la matriz. Esta flora particular de los roquedales se encontró especialmente en las paredes con orientación sur. La distribución principal conocida de varias de estas especies se encuentra en la región más fría en el sur de la Patagonia. En general, las paredes norte de los roquedales se asociaron a mayores temperaturas que las paredes sur, tanto en primavera como en verano, aunque las diferencias fueron menores en primavera. Los resultados indicaron que las paredes sur, que mantuvieron especies de distribución más austral, se diferenciaron por sus características ambientales, presentando un microambiente más frío respecto tanto de las paredes norte como de las parcelas de matriz. Esta característica de las paredes sur apoya la hipótesis de que los roquedales nordpatagónicos serían un refugio de una paleoflora glacial actualmente restringida a ambientes más australes y fríos. La riqueza de especies nativas de los roquedales fue explicada por variables diferentes según la escala considerada. La precipitación media anual afectó la riqueza a escala regional, mientras que la temperatura máxima de verano y la rugosidad de la roca con suelo disponible de los roquedales afectaron la riqueza a microescala. Encontré que las especies exóticas estuvieron presentes tanto a la matriz como a los roquedales. Las especies exóticas dominantes pertenecen a las familias Asteraceae y Poaceae al igual que la flora nativa y se caracterizaron por ser especies anuales o bianuales, a diferencia de la flora nativa dominada por especies perennes. La composición florística de las especies exóticas respondió al gradiente climático de la región, tanto en los roquedales como en la matriz. Sin embargo, la riqueza respondió a la disponibilidad de suelo en los roquedales y a la distancia al centro urbano más cercano y la temperatura mínima, en el caso de la matriz.

Comparando la flora exótica de los roquedales y la de la matriz encontré que es más similar que la flora nativa de los dos ambientes. Por lo tanto, las especies exóticas contribuirían a disminuir la particularidad florística de los roquedales generando un proceso de homogeneización. Considerando todos estos resultados, los roquedales podrían estar actuando como refugios de relictos de paleofloras glaciales adaptadas al frío que no podrían sobrevivir en la matriz de vegetación circundante, pero no de refugio contra la invasión de especies exóticas. Dadas las predicciones de aumento de la temperatura debido a los efectos del cambio climático, la función de los roquedales como refugios es sumamente importante para las especies que se verán más afectadas, por estar adaptadas al frío. Los roquedales también podrían funcionar como corredores que les permitan a estas especies encontrar nuevos ambientes. Sin embargo la presencia de especies exóticas podría poner en riesgo este rol, por lo que el monitoreo y la protección de estos ambientes es sumamente importante.

## Abstract

In view of the severe consequences of global change over native biotas, studying alternatives that could allow the survival of species is especially important. The hypothesis of this thesis is that rock outcrops in the north Patagonian region are acting as refugia for species of the regional flora that cannot survive in the surrounding environment. To test this hypothesis I aimed to analyze the patterns of floristic composition, life forms, and floristic richness of rock outcrops in relation to environmental factors studied at different scales, to compare them with the surrounding environment, and to estimate the function of outcrops as refugia for the vegetation. I studied floristic composition and species richness in 50 rock outcrops (separately for north and south faces), as well as 50 plots of 100 m<sup>2</sup> in the surrounding vegetation in northwestern Patagonia, Argentina. I related this information to climatic variables at two different scales. At microscale I used temperature and humidity sensors placing one on each north and south face of the outcrops, and on the corresponding matrix plot. At a regional scale I downloaded temperature and precipitation information from the public WorldClim database. North Patagonian outcrops presented a diverse and particular flora that differs from the surrounding shrublands and steppes. Native flora varied in relation to geographical gradients being longitude and altitude the prevailing factors, although the geological formation also played a role on the floristic composition. Results indicated that both outcrops and surrounding matrix presented the same dominant families, same proportions of life forms and percentages of exotic species. However, floristic composition was different among both studied environments with exclusive species of outcrops not found in the matrix. This particular flora of the outcrops was mainly found on the south oriented faces. The principal known distribution of several of these species is in colder area of southern Patagonia. In general, north walls were associated to higher temperatures than southern walls throughout spring and summer, although differences were less marked in spring. Results indicated that south faces, which maintained species of a southern distribution, had different environmental characteristics, presenting a colder microenvironment respect both to north faces and matrix plots. This characteristic of southern walls of the outcrops supports the hypothesis that north Patagonian outcrops could be acting as refugia for a glacial paleoflora, currently restricted to southern and colder environments. Native species richness was affected by different variables according to the studied scale. Mean annual precipitation affected native species richness at regional scale, whereas maximum summer temperature and availability of soil-filled crevices were important at microscale. I found exotic species on the outcrops inasmuch as on the surrounding matrix. Dominant exotic species belong to the Asteraceae and Poaceae families as the native flora, but were characterized by short lived annual and biannual species, in contrast to the native flora dominated by perennial species. Floristic composition of exotic species responded to a climatic gradient throughout the region, both in the outcrops as in the matrix. Exotic species richness responded to the availability of soil within rock crevices whereas distance to the closest urban centre and minimum annual temperature influenced the matrix exotic richness. When comparing the exotic flora between the outcrops and the matrix I found that they were more similar than the native floras of both environments. Thus, exotic species could contribute to a decrease of the floristic particularity of the outcrops, generating a homogeneization process. Considering these results, north Patagonian outcrops could be acting as refugia of relict

glacial paleofloras adapted to cold climates that may not survive in the vegetation matrix of the surroundings. Given the predicted rise in temperature due to climate change, the refugial characteristic of these outcrops is very important, especially for cold adapted species. Outcrops may also function as corridors or stepping stones that allow species to find new environments where to survive. However, the presence of exotic species could challenge this role so the protection and monitoring of these environments is highly important and recommended.

# INTRODUCCIÓN GENERAL



Las islas fueron grandes inspiradoras de importantes teorías biológicas: Darwin y los pinzones de las Galápagos y la teoría de la evolución, MacArthur y la teoría biogeográfica de islas (Darwin 1845; MacArthur y Wilson 1967). Su aislamiento las vuelve particulares y atrae a los científicos que intentan descifrar las similitudes o diferencias de sus patrones y procesos con los que se dan en ambientes continentales. Las biotas de pequeñas áreas continentales aisladas, por fragmentación u otras causas, también han sido estudiadas en muchos casos como islas dentro de los continentes (por ej., Burke 2002; Bellemain y Ricklefs 2008; Götmark et al. 2008; Kreft et al. 2008). Las islas son importantes en relación a la conservación de las especies, ya que son las depositarias de los mayores números de endemismos, pero así también de las mayores tasas de extinción (Groom et al. 2006).

La pérdida de biodiversidad y el cambio climático son dos de los cambios globales derivados de las actividades humanas actuales (Vitousek et al. 1996). El aumento de actividades industriales y de las prácticas de la ganadería y la agricultura para satisfacer necesidades de las poblaciones humanas generan el aumento del dióxido de carbono atmosférico, la alteración de procesos biogeoquímicos, el cambio del uso de la tierra y las invasiones biológicas, causantes entre otros de los cambios globales (Vitousek et al. 1996; Vitousek et al. 1997; Opdam y Wascher 2004). Frente a estas amenazas, se les pide a los ecólogos evaluar los impactos producidos y predecir las respuestas de las especies y comunidades frente a la presión antrópica (Parmesan et al., 2005). Para ello es necesario no sólo contar con la descripción de los patrones de distribución de las especies, sino también conocer las variables que los determinan, especialmente frente a los efectos del cambio climático, uno de los componentes principales del cambio global (Vitousek et al. 1997).

La evidencia indica que el cambio climático actual está alterando las distribuciones de especies de plantas y animales en todo el mundo (Parmesan y Yohe 2003). Particularmente sensibles al cambio climático son las poblaciones en el margen latitudinal del rango de su distribución (por ej., Thomas et al. 2001; Iverson et al. 2004). La hipótesis centro-periferia propone que las poblaciones marginales son más propensas a la extinción y son genéticamente menos diversas que las poblaciones del centro de su distribución (Lawton 1993; Vucetich y Waite 2003). Sin embargo, estudios más

recientes muestran que, frente a la migración latitudinal debida al cambio climático, las poblaciones del extremo de distribución ubicado a menores latitudes tendrían mayor diversidad genética que el resto de las poblaciones (Hampe y Petit 2005). Dado que estas poblaciones son importantes para la conservación de la diversidad genética a largo plazo, las características y el potencial evolutivo de las especies a las que pertenecen merecen ser considerados altamente prioritarios para la investigación y conservación (Scarano 2002; Hampe y Petit 2005).

La ciencia se enfrenta a la crisis de biodiversidad con un gran desarrollo de métodos y teorías científicas, pero con una baja disponibilidad de datos, especialmente en la biodiversa Sudamérica (Salazar et al. 2007; Barnard y Thuiller 2008; Speziale y Lambertucci 2010). Dos de las causas principales de la pérdida de diversidad son el cambio de uso de la tierra y las invasiones biológicas, ambas favorecidas en la región principalmente desde la llegada de los colonizadores europeos (Crosby 1986; Veblen et al. 1992; Rapoport 1989 y Marino; Vitousek et al. 1997). Cabe aclarar que en Patagonia argentina la llegada de los colonizadores europeos se dio hace poco más de un siglo, pero que sin embargo sus consecuencias a nivel de incremento de invasiones biológicas y cambios en el uso de la tierra han sido dramáticas, especialmente en las regiones actualmente más pobladas (por ej. Ezcurra y Brion 2005).

Frente a este tipo de disturbios muchas especies pueden sobrevivir por ejemplo gracias a la existencia de refugios (Milchunas y Noy-Meier 2002; Magoulick y Kobza 2003). La relación entre los refugios y las especies ha sido estudiada en muchos trabajos que resaltan su importancia (por ej., Stewart y Lister 2001; Church et al. 2003; Vidal-Russel et al. 2011). Detectar los sitios que podrían actuar como refugios para la biota amenazada frente a las condiciones ambientales cambiantes reviste un especial interés (Pearson 2006). Estos sitios desempeñan un rol fundamental en la estructuración de los ecosistemas ya que disminuyen el riesgo de depredación, ofrecen reparo frente a condiciones climáticas adversas, aumentan la disponibilidad temporal de agua o permiten un escape frente a disturbios como el fuego, entre otras características (Sedell et al. 1990; Porembski et al. 1996; Magoulick y Kobza 2003; Burke 2002).

Uno de los sitios que ha sido propuesto como refugio para plantas y animales son los roquedales, considerados islas terrestres, ya que generan microambientes en algunos

casos más favorables que la matriz (Porembski et al. 1996; Burke 2002). Los roquedales son ambientes que a menudo presentan especies raras y comunidades únicas que pueden ser remanentes de comunidades más extendidas en el pasado (Baskin y Baskin 1988; Burke et al. 1998; Burke 2001, 2004; Jacobi et al. 2007). Los ambientes rocosos son muchas veces considerados hostiles debido a la falta de una capa protectora de suelo como amortiguador térmico o evaporativo y a la exposición a los vientos (Larson et al. 2000). Sin embargo, la heterogeneidad microambiental puede crear ambientes más moderados (Larson et al. 2000). En zonas desérticas, generan microambientes más húmedos que la matriz, mientras que en zonas tropicales actúan como islas xéricas (Porembski et al. 1996; Burke 2002a). De esta manera, pueden actuar como refugios para especies que no pueden sobrevivir en la matriz circundante debido, por ejemplo, a causas como el aumento de la frecuencia de los incendios, el sobrepastoreo, o los cambios climáticos, permitiendo una potencial recolonización y posterior restauración del hábitat original (Burke et al. 1998; Larson et al. 2000; Burke 2002b; Clarke 2002b; Milchunas y Noy-Meir 2002; Pérez-García y Meave 2004). De esta manera, los roquedales son ecosistemas con importancia estratégica para la conservación (Chapin et al. 1998). Por lo tanto, el conocimiento de los factores que influyen en los patrones de distribución y las características florísticas de los afloramientos rocosos es fundamental para identificar el rol de los roquedales en el contexto de la diversidad local y regional, su importancia como refugios de biota amenazada, y para poder planear estrategias de manejo adecuadas a dichas características.

### ***Los afloramientos rocosos del noroeste de la Patagonia***

El estudio de comunidades de afloramientos rocosos del ecotono entre estepa y bosque del norte de los Andes patagónicos y serranías colindantes reviste especial interés, ya que estas comunidades se encuentran en un área de diversidad excepcional relacionada con un abrupto gradiente longitudinal de precipitación en el límite entre dos regiones fitogeográficas, la Subantártica y la Patagónica (Cabrera 1976; Ezcurra y Brion 2005; Speziale et al. 2010). En esta región existen grandes cambios en la vegetación dominante que incluye bosque húmedo, bosque mésico, tundra altoandina, matorral xérico y estepa semidesértica. En el ecotono entre el bosque y la estepa, los matorrales

altos dominados por especies rebrotantes son muy afectados por incendios (Mermoz et al. 2005).

Frente a la posibilidad de cambio climático, las interfases entre biomas son las primeras que mostrarán un cambio en la vegetación (Burke 2002b). El concepto de ecotono o zona de transición fue definido simplemente en un comienzo, como una zona transicional estática, pero se volvió mucho más rico con el reconocimiento que los ecotonos se mueven en un paisaje dinámico (Risser 1995). Los ecotonos contienen a menudo niveles relativamente altos de biodiversidad, y cumplen un rol fundamental en su producción y mantenimiento (Risser 1995; Smith et al. 1997; Speziale 2006).

En esta tesis estudié afloramientos rocosos del ecotono entre el bosque subantártico y la estepa patagónica del noroeste de la Patagonia argentina. Algunos de estos afloramientos ya habían sido señalados como ambientes con una flora diversa y posiblemente amenazada, e importantes para la conservación de especies animales raras o en riesgo (Anchorena y Cingolani 2002). Particularmente, me centré en el estudio de las características del medio abiótico (climáticas, geológicas y espaciales) y bióticas (especies exóticas, disturbios) que podrían estar afectando los procesos de colonización-extinción de las especies del conjunto regional que llegan y crecen en el lugar, determinando la composición y riqueza florística de un roquedal y de la matriz circundante.

La extensión limitada y la inaccesibilidad de muchos roquedales han hecho que estos ambientes sean poco estudiados en cuanto a los factores determinantes de su diversidad, en comparación con otros tipos de hábitats de los Andes nordpatagónicos (por ej., Bertiller y Aloia 1997; Nuñez et al. 1999; Jobbágy et al. 1996; Ferreyra et al. 1998a,b; Wardle 2001; Speziale 2006; Ezcurra et al. 2008). Por lo tanto decidí estudiar la diversidad de plantas de los afloramientos rocosos de los Andes norpatagónicos a lo largo del marcado gradiente ambiental presente en la zona. Analicé los factores ambientales que podrían estar influyendo en los patrones de diversidad de la flora de roquedales del ecotono de la región andina y serranías colindantes, y comparé los patrones observados a distintas escalas y entre distintas formas de vida, diferentes orígenes y grupos taxonómicos.

### ***Hipótesis general***

Los roquedales de la región nordpatagónica constituyen refugios para especies de la flora regional que no puede sobrevivir en la matriz.

### ***Objetivo general***

Analizar los patrones de composición, formas de vida y riqueza florística de los afloramientos rocosos y su relación con factores ambientales a diferentes escalas, compararlos con los de la matriz de vegetación circundante, y estimar su función como refugios para la vegetación.

### ***Objetivos particulares***

Estudiar la composición de la flora nativa de afloramientos rocosos de los Andes nordpatagónicos y serranías colindantes y compararla con la flora de la matriz vegetal circundante de estepa y matorral.

Evaluar el efecto de variables ambientales abióticas, especialmente climáticas, en los patrones de composición de especies observados a microescala y a escalas local y regional.

Evaluar el efecto de variables ambientales abióticas en los patrones de riqueza de los roquedales observados a microescala (entre paredes norte y sur de un mismo roquedal) y a escalas local y regional.

Analizar la composición, riqueza y formas de vida de las especies exóticas de los roquedales, y compararlas con las de la matriz.

Analizar si ante cambios climáticos, los roquedales podrían funcionar como refugios de una flora amenazada.

## **Metodología**

### *Área de estudio*

El trabajo lo llevé a cabo en afloramientos rocosos de la región andina de las provincias de Neuquén y Río Negro aproximadamente entre 39°30' - 41°30'S y entre 70°30' - 72°O, y en la matriz de vegetación circundante a los roquedales (Fig. 1). El área comprende la zona precordillerana de los Andes patagónicos y las serranías colindantes y está situada en las zonas ecotonales entre las provincias fitogeográficas Subantártica, Patagónica y Altoandina (Cabrera 1976; Cabrera y Willink 1980). El clima regional predominante es templado-frío y con un gran efecto de la Cordillera de los Andes que actúa como una barrera para los vientos del oeste, generando una sombra de lluvia (Barros et al. 1983). Los vientos húmedos provenientes del Pacífico generan una lluvia intensa sobre el lado oeste (sur de Chile) y un gradiente decreciente oeste-este muy marcado con poca precipitación en el lado este (sur de Argentina) a medida que se alejan de la cordillera (Barros et al. 1983). En esta región de Argentina, la precipitación anual declina exponencialmente con la distancia a la cordillera (Barros et al. 1983; Paruelo et al. 1998), particularmente entre 900 y 500 mm anuales en el área de estudio. La precipitación está concentrada principalmente en invierno, siendo el verano la estación más seca.

El área de estudio comprende diferentes tipos de paisajes (Figs. 2-7), mayormente un relieve erosivo sobre vulcanitas, planicies de lava y geoformas originadas por depósitos glaciofluviales y glaciolacutres (Giacosa y Heredia 2001). Se generaron así paisajes heterogéneos que permiten la presencia de una flora variada y diversa (Anchorena y Cingolani 2002). Los roquedales estudiados corresponden en su mayoría a la formación Huitrera (Paleoceno tardío - Eoceno medio; Figs. 2-3) (Giacosa y Heredia 2001). Esta formación es importante en lavas y basaltos porfiríticos y andesíticos. Los roquedales del suroeste de la región pertenecen a la formación Ñirihuau (Oligoceno tardío - Mioceno medio; Fig. 4), excepto por uno que pertenece a la formación Ventana (Oligoceno). La formación Ñirihuau se caracteriza por la presencia de conglomerados, tufas, calizas, areniscas y arcillitas, mientras que la formación Ventana contiene principalmente lavas y piroclastos andesíticos, riolíticos y basálticos,

así como arcillitas, areniscas y conglomerados continentales y marinos (Giacosa y Heredia 2001). Un grupo pequeño de roquedales de la zona sureste pertenecen a la formación Plutón de Pilcaniyeu (Jurásico inferior; Fig. 5). Esta formación se caracteriza por facies graníticas formadas por granitos biotíticos. El roquedal más al sureste corresponde a la formación Campana, caracterizada por basaltos olivínicos, mientras que el más alejado hacia el este pertenece a la formación Estratos de Comallo, la formación más antigua de los roquedales estudiados (Triásico - Jurásico inferior), compuesto por ignimbritas, andesitas y basaltos (Giacosa y Heredia 2001). A pesar de sus orígenes diferentes, los roquedales son generalmente similares debido a que la mayoría son de origen volcánico y compuestos predominantemente de lavas y basaltos porfíricos y andesíticos. Este tipo de afloramientos son abundantes en la región y tienen un valor paisajístico importante, por ejemplo en la región del Valle Encantado del Parque Nacional Nahuel Huapi (Fig. 6). Muchos afloramientos también tienen importancia arqueológica, como queda expresado por la presencia de pinturas rupestres en algunos de ellos (por ej. Pedersen 1979, Silveira 1978), que señalan el probable valor sagrado que le dieron pueblos originarios.

El trabajo se centró en la transición matorral - estepa patagónica. El matorral se encuentra hacia el oeste de la región estudiada, en la región más húmeda, y está dominado por especies arbóreas y arbustivas como el ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*), el radial (*Lomatia hirsuta*) y la laura (*Schinus patagonicus*) (Fig. 7). Hacia el este, a medida que disminuye la precipitación, la vegetación arbustiva se va haciendo más dispersa y baja, pasando a una estepa arbustiva y herbácea dominada por arbustos bajos o en cojín como el neneo (*Mulinum spinosum*), el charcao (*Senecio bracteolatus*) y la uña de gato (*Nassauvia glomerulosa*), y gramíneas perennes como el coirón dulce (*Festuca pallescens*), el coirón amargo (*Pappostipa speciosa*) y el pasto hilo (*Poa lanuginosa*) (Fig. 8). El área es utilizada principalmente para la cría extensiva de ganado vacuno. Existen también otras especies de fauna exótica introducidas durante el último siglo y medio (por ej., el ciervo colorado (*Cervus elaphus*), el jabalí (*Sus scrofa*), la liebre europea, (*Lepus europaeus*), y la codorniz californiana (*Callipepla californica*), Novaro et al. 2000). Entre los megavertebrados nativos que habitan la región se encuentran principalmente el guanaco (*Lama guanicoe*)

y el choique (*Rhea pennata*). Las especies de fauna que encontré utilizando los roquedales estudiados son el chinchillón (*Lagidium viscacia*) y el águila mora (*Geranoaethus melanoleucus*) entre otras. También observamos restos óseos que podrían indicar que los roquedales son utilizados por vertebrados carnívoros como zorros (*Pseudalopex culpaeus*) o puma (*Puma concolor*). Los roquedales de la región son muy utilizados también por otros vertebrados como las lagartijas y geckos (*Liolaemus* spp., *Homonota* spp.) o el emblemático cóndor andino (*Vultur gryphus*).

### ***Recolección de datos***

Para la selección de las estaciones de muestreo analicé la región a partir de imágenes satelitales y cartas geológicas. También realicé recorridos de la región a través de rutas accesibles. Seleccioné finalmente 50 estaciones de muestreo. La mayoría se encuentra a lo largo de las principales rutas del gradiente longitudinal para facilitar el acceso a las mismas (Fig. 1).

#### *Variables bióticas*

En cada estación delimité un afloramiento rocoso. En la mayoría de los casos el límite entre la roca y el terreno circundante era claro (Figura 9). En aquellos casos en que el límite parecía una transición de rocas cada vez más pequeñas consideraba roquedal siempre que debajo de las rocas pequeñas hubiera roca maciza, mientras que si debajo de las rocas pequeñas había suelo lo consideraba matriz (Figura 10). Tomé nota acerca del tipo de vegetación que rodea a cada afloramiento (matorral o estepa) y sus especies dominantes, y realicé un relevamiento de la composición y riqueza florística de plantas vasculares de las siguientes parcelas:

- \* el afloramiento rocoso completo, cuya superficie superara los 100 m<sup>2</sup> y que presentara más del 60% de roca desnuda, registrando si cada especie se encontraba en la pared norte o en la pared sur (región del afloramiento con orientación norte o sur).
- \* la base de cada afloramiento en franjas de 1m de alto por 10m de largo, tanto en la pared norte como en la pared sur, para realizar comparaciones de la riqueza a escala de micrositio.

- \* una parcela de muestreo de 10 x 10 m en la matriz circundante, alejada de los afloramientos más de 100 m.

Estas parcelas se ubicaron alejadas de mallines, zonas con signos de incendios recientes, sobrepastoreo, conos de deyección y otros ambientes diferentes a la matriz dominante en el lugar. El tamaño de la parcela de muestreo influye mucho en los resultados que se obtienen y depende del tipo de hábitat a estudiar (Barkman 1989). El tamaño más utilizado para este tipo de vegetación (matorrales y estepas) es de 100m<sup>2</sup> (Otýpková y Chytrý 2006). Realicé una prueba piloto mediante la construcción de la curva especies-área para confirmar el esa era área mínima necesaria.

Para la identificación de las especies utilicé la Flora Patagónica (Correa 1969-1998). La nomenclatura sigue a Zuloaga et al. (2008). Para todas las especies, los datos taxonómicos (familias, géneros y especies), distribución geográfica (provincias argentinas y regiones chilenas), origen (nativas o exóticas) y formas de vida (árboles, arbustos, hierbas perennes, y plantas anuales o bianuales) los tomé de las mismas fuentes. La región de origen de las especies exóticas la determiné con Wiersema y León (1999).

*Variables abióticas:*

- \* elevación, latitud y longitud del roquedal, con un georreferenciador posicional satelital (GPS).
- \* heterogeneidad topográfica del afloramiento rocoso a partir de la variedad y cantidad de microambientes particulares: grietas, grietas con suelo, depresiones, depresiones con suelo, y cuevas. Para ello utilicé un marco de madera dividido en 25 celdas de 10 x 10 cm (50x50 cm). sobre el cual conté la cantidad de celdas ocupadas por cada tipo de microambiente en dos lugares seleccionados al azar sobre cada pared (Fig. 11). Consideré grietas a toda hendidura en la roca producto de una fractura. Puede presentar ancho, largo, profundidad y dirección variables. Puede encontrarse cubierta de suelo o sedimentos (“Grieta con suelo” en esta tesis; Figura 12) o no (“Grieta” en esta tesis; Figura 13-14). Consideré depresión a toda concavidad de extensión variable en la superficie rocosa generalmente con lados a una inclinación menor de 45° respecto del plano horizontal. Puede encontrarse

cubierta de suelo o sedimentos (“Depresión con suelo” en esta tesis; Figura 14) o no (“Depresión sin suelo” en esta tesis; Figuras 14 y 15). Consideré cueva a toda concavidad con paredes extendidas hacia el centro del roquedal (Figuras 16-17).

- \* área del afloramiento estimada como la superficie de un cono a partir del largo, ancho y la elevación:  $(\pi \times (\text{largo} \times \text{ancho})^{1/2} \times ((\text{elevación} \times \text{elevación}) + (\text{largo} \times \text{ancho})^{1/2}) \times 2/3$ .
- \* temperatura y humedad a nivel del suelo incluyendo amplitud térmica estacional y humedad relativa y absolutas, con la colocación de 2 sensores por roquedal, uno en la pared norte y otro en la sur. Dichos sensores los coloqué durante dos intervalos de tiempo para registrar los datos de temperatura y humedad extremos a los que están expuestas las plantas durante el tiempo fresco y húmedo del inicio de la primavera y durante la estación más cálida y seca del fin del verano (ver detalles en Capítulo 2).
- \* distancia entre roquedales utilizando un distanciómetro, y el programa GoogleEarth.

Los valores de precipitación, humedad y temperatura media anual regionales los obtuve a partir de la base de datos WorldClim (Hijmans et al. 2005) disponible en internet. La litología de cada roquedal la tomé de mapas geológicos de la región y de bibliografía (Giacosa y Heredia 2001), y se documentó con muestras de rocas que se colectaron en cada afloramiento.

## **Estructura general de la tesis**

La presente tesis está estructurada en una introducción general que incluye la descripción del área de estudio, luego el desarrollo de cuatro capítulos, y por último las conclusiones incluyendo las implicancias para la conservación de la biota regional.

**Capítulo 1:** Aborda el estudio de la composición florística de los roquedales. Primero se incluye una descripción general de la misma y luego se centra en las particularidades de los roquedales, estudiando sus especies nativas en comparación con la composición florística de la matriz circundante.

**Capítulo 2:** Analiza el efecto de variables climáticas sobre la composición florística de especies nativas en los roquedales y la matriz. En un principio se incluye una descripción y comparación de las características ambientales de los roquedales y la matriz. Luego se estudia el efecto de las variables a escala de micrositio (entre las paredes norte y sur), a escala local (entre los roquedales y las parcelas de matriz) y por último a escala regional (entre los roquedales entre sí).

**Capítulo 3:** Estudia la riqueza de especies nativas en los roquedales y su relación con variables que influyen en su variación a las mismas escalas que en el capítulo 2, para poner a prueba hipótesis derivadas de la teoría biogeográfica de islas (MacArthur 1967 y Wilson 1967). A escala de micrositio se analizan modelos explicativos de la riqueza en las paredes norte y sur por separado. A escala local se compara la riqueza de los roquedales con la de la matriz. A escala regional se analizan modelos explicativos de la riqueza de los roquedales completos.

**Capítulo 4:** Aborda el estudio de las especies exóticas encontradas en los roquedales. Primero se analiza la composición de exóticas comparando los roquedales con las parcelas de matriz que los rodean. Luego se estudian estos patrones en relación con las variables ambientales. Por último se analiza la riqueza de especies exóticas a escala local (roquedal vs. matriz) y a escala regional para evaluar si hay coincidencias o diferencias con lo encontrado para las especies nativas.

**Conclusiones finales:** Incluye una síntesis a partir de los resultados principales de cada uno de los capítulos y consideraciones finales en relación a la conservación de la biota del noroeste patagónico. Al final se incluyen los dos trabajos ya publicados a partir de esta tesis (Speziale y Ezcurra 2010, y Speziale y Ezcurra 2012) y un apéndice con la lista de todas las especies encontradas.

**Tabla**

Tabla 1. Lista de afloramientos rocosos estudiados, indicando el nombre del sitio, la latitud y longitud (grados decimales), la altitud (m.s.m), el área (m<sup>2</sup>), la formación geológica (Formación) (Giacosa y Heredia 2001), y tipo de vegetación que los rodea (Matriz).

Nro	Sitio	Latitud	Longitud	Altitud	Área	Formación	Matriz
1	Notros antes Pobla SR	-41.07	-71.13	868	156.02	Huitrera	Matorral
2	Puesto San Ramón	-41.08	-71.12	989	391.67	Huitrera	Matorral
3	San Ramón canal R407	-41.06	-71.10	982	385.87	Huitrera	Estepa
4	Los Juncos	-41.14	-71.23	1014	4179.69	Huitrera	Estepa
5	Curva San Ramón	-41.05	-71.09	1065	573.38	Huitrera	Estepa
6	Curva SR Junellia	-41.05	-71.10	1066	184.12	Huitrera	Estepa
7	Curva ciprés	-41.05	-71.08	1132	879.62	Huitrera	Estepa
8	Subida SR R408	-41.06	-71.04	1000	1226.13	Huitrera	Estepa
9	Fragua Grande	-41.04	-71.00	963	827.86	Huitrera	Estepa
10	Roca buhos	-41.06	-71.00	909	633.00	Huitrera	Estepa
11	Tranquera antes F Ruta	-41.07	-70.98	950	349.15	Huitrera	Estepa
12	Notros	-41.08	-70.96	1005	248.71	Huitrera	Estepa
13	A° Fragua Ruta	-41.09	-70.94	968	208.62	Huitrera	Estepa
14	Ciprés F Ruta	-41.09	-70.95	1075	1042.76	Huitrera	Estepa
17	Pichileufu	-41.11	-70.84	955	227.67	Huitrera	Estepa
18	Pichileufu 2	-41.09	70.84	968	173.97	Huitrera	Estepa
19	Poblador	-41.11	-70.81	993	134.28	Huitrera	Estepa
20	Roca feca antes Pilca	-41.12	-70.77	1016	772.63	Huitrera	Estepa
21	Mirador Pilca	-41.12	-70.77	1026	71.35	Huitrera	Estepa
22	Roca blanca vias	-41.13	-70.75	961	675.51	Huitrera	Estepa
23	El Beso	-41.13	-70.75	981	107.61	Huitrera	Estepa
24	Esculturas	-41.19	-70.69	1049	1940.76	Plutón Pilcaniyeu	Estepa
25	Buitrera Pilcanyeu	-41.20	-70.69	1030	307.50	Huitrera	Estepa
26	Pilcaniyeu Castillo	-41.22	-70.69	1046	322.14	Huitrera	Estepa
27	Buzón rojo	-41.19	-70.69	1135	198.26	Huitrera	Estepa
28	Tranquera amarilla	-41.36	-70.71	1179	589.52	Huitrera	Estepa
29	Las Bayas	-41.47	-70.65	1048	2173.60	Campana	Estepa
30	Esculturas de Pilca	-41.07	-70.67	1086	267.55	Plutón Pilcaniyeu	Estepa
31	Esculturas de Pilca II	-41.08	-70.67	1082	528.17	Plutón Pilcaniyeu	Estepa
32	Chinchillones	-41.02	-70.57	1017	195.06	Estratos Comallo	Estepa
33	Estancia el Carmen	-41.19	-71.37	1006	90.75	Ventana	Matorral
34	Ñirihuau	-41.28	-71.23	1049	115.27	Ñirihuau	Matorral
35	Buitrera arriba	-41.30	-71.15	1440	288.88	Ñirihuau	Estepa
36	Buitrera arriba 2	-41.30	-71.14	1416	1021.38	Ñirihuau	Estepa
37	Buitrera refugio	-41.30	-71.14	1336	320.39	Ñirihuau	Estepa
38	Buitrera refugio grande	-41.30	-71.14	1340	6492.25	Ñirihuau	Estepa
39	Buitrera enfrente	-41.29	-71.13	1282	140.79	Ñirihuau	Estepa
40	Pico Quemado	-41.61	-71.01	1364	362.15	Ñirihuau	Estepa
41	Pico Quemado 2	-41.61	-71.01	1408	1006.62	Ñirihuau	Estepa
42	Curva chacay	-41.04	-71.21	896	327.12	Huitrera	Estepa
43	2 km cruce Angostura	-41.04	-71.18	863	790.89	Huitrera	Estepa
44	Entrada 2° Angostura	-40.96	-71.04	758	1692.15	Huitrera	Estepa
45	2° Angostura neneo	-40.96	-71.04	758	158.02	Huitrera	Estepa
46	2° Angostura bis	-40.96	-71.14	804	734.46	Huitrera	Estepa
47	Pasando puente	-40.70	-71.15	737	246.83	Huitrera	Matorral
48	Cuyin Manzano	-40.74	-71.07	793	833.63	Huitrera	Matorral

49	Cuyin chico	-40.73	-71.15	774	355.67	Huitrera	Matorral
50	Confluencia	-40.72	-71.10	740	183.63	Huitrera	Matorral
51	Curva 2 roquedales	-40.72	-71.03	797	63.92	Huitrera	Matorral
52	Pilpilcura	-40.95	-70.86	879	249.62	Huitrera	Matorral

---

## **Figuras**

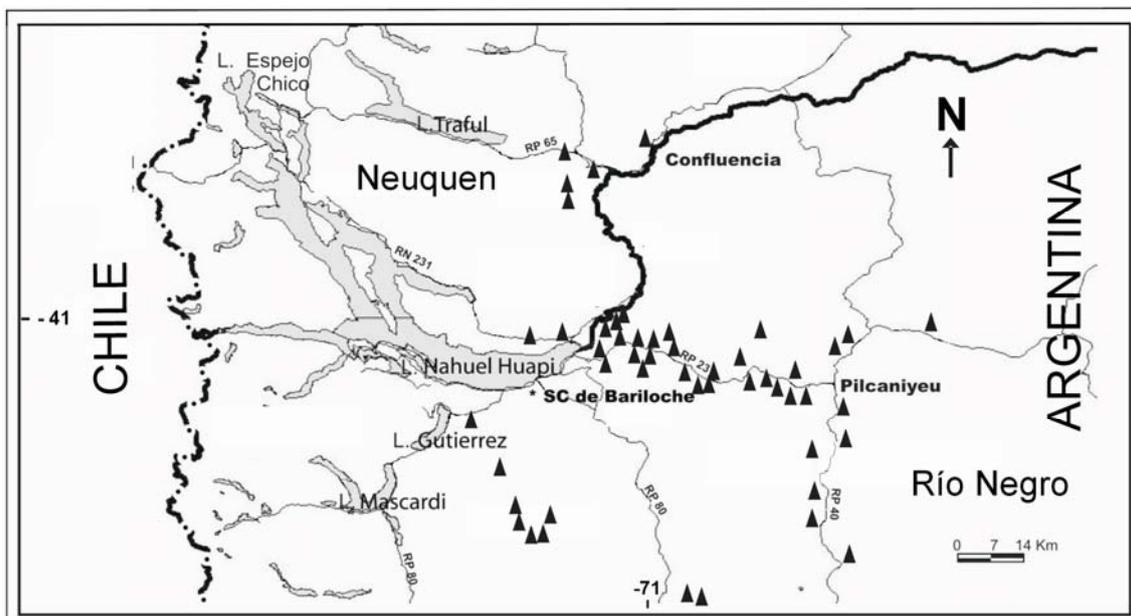


Figura 1. Región de estudio indicando la localización de los sitios de estudio (triángulos negros). Provincias de Neuquén y Río Negro.



Figura 2. Roquedal perteneciente a la Formación Huitrera hacia el sudeste del área de estudio. Provincia de Río Negro.



Figura 3. Roquedal perteneciente a la Formación Huitrera hacia el noroeste del área de estudio. Provincia de Río Negro.



Figura 4. Roquedal perteneciente a la formación Ñirihuau, en el suroeste del área de estudio. Provincia de Río Negro.



Figura 5. Roquedal perteneciente a la formación Plutón de Pilcaniyeu hacia el este del área de estudio. Provincia de Río Negro.



Figura 6: Valle Encantando, con profusión de afloramientos rocosos de diferentes morfologías y tamaños. Provincia de Neuquén.



Figura 7. Matriz de estepa rodeando roquedales en la zona de Las Bayas, hacia el sur del área de estudio. Provincia de Río Negro.



Figura 8. Matriz de matorral rodeando roquedales en la zona de Cuyín Manzano, hacia el noroeste del área de estudio. Provincia de Neuquén.



Figura 9. Límite claro entre un roquedal y el terreno adyacente.



Figura 10. Límite difuso entre un roquedal y el terreno adyacente.



Figura 11. Cuadrado de madera dividido en celdas utilizado para estimar la rugosidad de las paredes a partir de la presencia/ausencia de microambientes como grietas, depresiones, depresiones con suelo, cuevas y aleros en cada celda.



Figura 12. Grieta con suelo. Ancho aproximado a la altura de la flecha de cuatro centímetros.

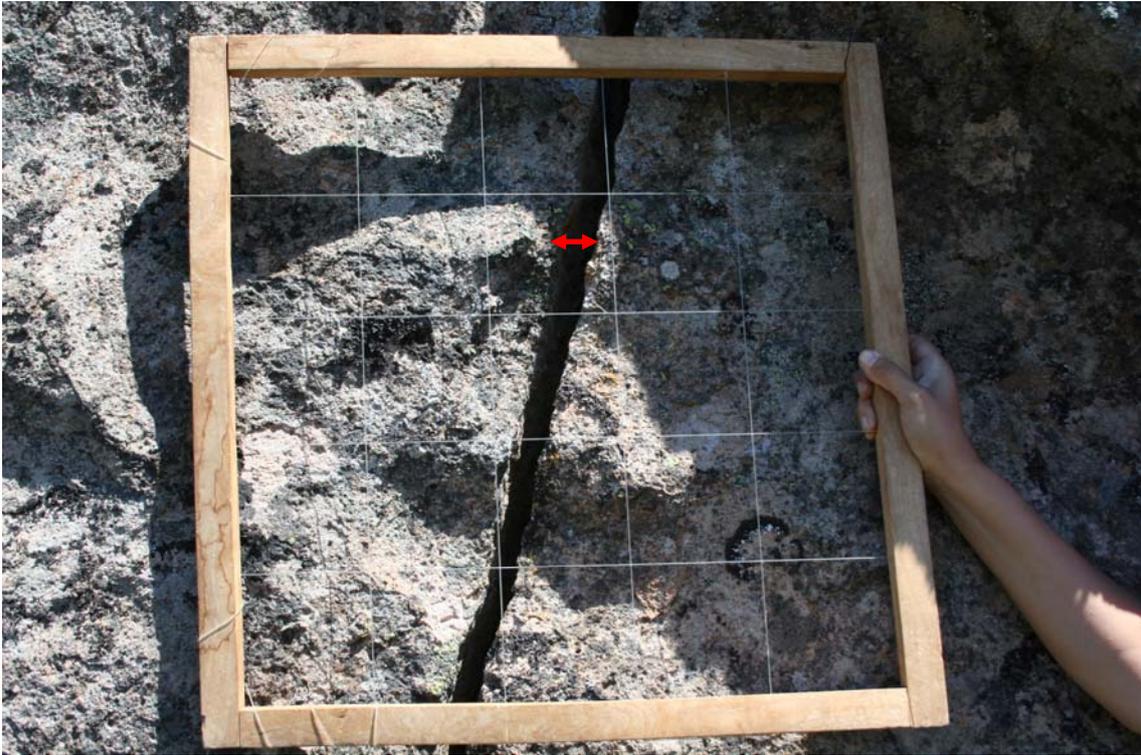


Figura 13. Grieta sin depósito de suelo. Ancho aproximado a la altura de la flecha 4 centímetros.



Figura 14. Grietas (indicadas por flechas) y depresión sin suelo (encerrada en el círculo). Largo aproximado de la depresión 35 centímetros.



Figura 15. Depresión con suelo.



Figura 16. Cueva.



Figura 17. Roquedal con cuevas.

# CAPÍTULO 1

*La composición florística de los roquedales  
nordpatagónicos y su relación con la  
matriz*



## Resumen

Los roquedales de todo el mundo aumentan la biodiversidad local y regional dado que proveen de ambientes heterogéneos y hábitats variados para especies con requerimientos diferentes a aquellas que viven en los alrededores. De este modo incrementan tanto la diversidad alfa (riqueza o número de especies en un hábitat) como la beta (recambio de especies a lo largo de gradientes ambientales). Estudié la composición florística de roquedales del noroeste de la Patagonia argentina y la comparé con la de la matriz circundante de estepa y matorral. Para ello muestreé 50 roquedales y sus parcelas de matriz cercana, identifiqué todas las especies presentes y analicé la composición florística con análisis de correspondencia destendenciado (ACD). También analicé con el mismo método las floras de las paredes norte y sur de los afloramientos rocosos. Comparé la proporción de especies exóticas y nativas, de formas de vida diferentes y de grupos filogenéticos distintos entre la flora de los roquedales y de la matriz por medio de pruebas de  $\chi^2$ . Los ordenamientos de los roquedales según su composición florística mostraron que la flora nativa de los mismos varía en relación a gradientes geográficos, especialmente en cuanto a longitud geográfica y elevación, pero que las formaciones geológicas también pueden influir en su composición. Los resultados de las comparaciones entre los roquedales y la matriz circundante mostraron familias dominantes, proporciones de formas de vida y porcentajes de especies exóticas similares. Sin embargo, la composición de especies de los roquedales fue marcadamente diferente. Los roquedales nordpatagónicos tienen mayor riqueza de gramíneas y presentan varios taxones que no se encuentran en la matriz, especialmente en las paredes sur, menos insoladas. La distribución principal conocida previamente de varias de estas especies exclusivas presentes en las paredes sur se encuentra en áreas más frías hacia la región austral del continente. Por lo tanto, hipotetizo que los roquedales podrían estar actuando como relictos de paleofloras adaptadas al frío, que estaban probablemente más extendidas durante épocas glaciales y que se retrajeron hacia el sur luego del último máximo glacial.

## Introducción

La pérdida de biodiversidad está afectando características importantes de los ecosistemas mundiales (Naeem et al. 1994; Diaz et al. 2006). Servicios ecosistémicos como la mitigación de la erosión y las inundaciones, la purificación del aire y el agua, la polinización de cultivos y de ambientes naturales, la dispersión de semillas y la provisión de belleza estética y estímulo intelectual (Holdren y Ehrlich 1974) se encuentran entre algunas de las características ecosistémicas que se ven disminuidas por la pérdida de biodiversidad y que afectan al bienestar humano (Díaz et al. 2006). Para poder desarrollar acciones de conservación que detengan esta amenaza deben conocerse bien los factores que afectan la biodiversidad de la región considerada. Esto incluye el estudio de afloramientos rocosos dado que la heterogeneidad proveniente de ambientes particulares puede aumentar la biodiversidad (Barthlott et al. 1993). Los roquedales generalmente proveen hábitats para especies con requerimientos especiales diferentes a los de las especies capaces de habitar los alrededores. Por ejemplo, roquedales de tipo inselberg (roquedal aislado, elevándose abruptamente de una peneplanicie, compuesto en general de granito) en regiones tropicales pueden ser ambientes microclimáticamente y edáficamente muy secos, poniendo límites severos a la vegetación (Porembski et al. 1996; Changwe y Balkwill 2003). Esto puede favorecer la evolución de especies endémicas adaptadas a la sequía (Williamson et al. 1997). Si los roquedales se ubican en ambientes boscosos y húmedos pueden proveer de ambientes aptos para elementos de praderas (Porembski et al. 1996), si se encuentran en desiertos pueden proveer microambientes más favorables y húmedos (Burke 2002a). De esta forma, los afloramientos rocosos pueden aumentar la biodiversidad local. Los roquedales también pueden actuar como refugio para formas de vida diferentes respecto de la matriz debido a diferencias en las presiones de fuego y/o herbivoría (Clarke 2002a; Milchunas y Noy-Meir 2002).

Debido a sus características distintivas, los roquedales llamaron la atención de los científicos por más de dos siglos (Walters y Wyatt 1982). Muchos de estos estudios se realizaron principalmente en regiones templadas y subtropicales de Norteamérica y

Sudáfrica (por ej., en África: Burke, 2003; Changwe y Balkwill 2003; en América del Norte: Burbank y Platt 1964; Wyatt y Fowler 1977; Porembski et al. 1996). Otros estudios fueron llevados a cabo en regiones tropicales de Sudamérica como en Brasil y Venezuela (por ej., Gröger y Barthlot 1996; Porembski et al. 1998; Meirelles et al. 1999; Jacobi et al. 2007). Algunos de estos estudios se focalizaron en la aplicación de la teoría biogeográfica de islas (MacArthur y Wilson 1967; MacArthur 1972) o en la biodiversidad de los roquedales (Wyatt y Fowler 1977), otros analizaron procesos de sucesión y especiación (Burbank y Platt 1964; Houle y Phillips 1989; Williamson et al. 1997) o mostraron adaptaciones específicas a estos ambientes (Porembski y Barthlot 2000). Pero la mayoría se ocupó de estudiar la composición florística de estos ambientes particulares en relación a la relevancia de su conservación (Wyatt y Fowler 1977; Phillips 1982; Walters y Wyatt 1982; Escudero y Pajarón 1996; Porembski et al. 1996; Clarke 2002a; Changwe y Balkwill 2003).

La composición florística de los roquedales y la relación con la matriz de vegetación que los rodea varía de acuerdo a la región estudiada. Comparaciones realizadas entre roquedales y matriz muestran similitudes florísticas en el Karoo suculento de Sudáfrica (Desmet y Cowling 1999). Sin embargo, las mismas comparaciones realizadas en la costa este de Australia, en la Costa de Marfil en África o en el este de Sudáfrica y en Brasil muestran diferencias (Porembski et al. 1996; Porembski et al. 1998; Clarke 2002a; Changwe y Balkwill 2003). En el valle de Dunbar, Sudáfrica, los ambientes serpentínicos son muy particulares debido a los niveles muy altos en la concentración de níquel del suelo, y la composición florística es muy diferente a los ambientes no serpentínicos de la matriz (Changwe y Balkwill 2003). Los roquedales de Nueva Inglaterra, en Australia, también muestran diferencias florísticas con el bosque que los rodea (Clarke 2002a). La composición de los inselbergs de la Costa de Marfil, en África, también difiere completamente de la selva circundante (Porembski et al. 1996), y resultados similares se observan para la vegetación saxícola en inselbergs del bosque lluvioso Atlántico de Brasil (Porembski et al. 1996). Conocer si la composición de los roquedales es particular y diferente de la matriz circundante es relevante para el desarrollo de estrategias de conservación adecuadas, tendientes a maximizar la efectividad de la protección.

En muchas regiones del mundo, la diversidad de microhábitats dentro de roquedales que difieren en cuanto a temperatura y humedad respecto de la matriz, ha permitido la presencia de especies más allá de su rango de distribución normal, especialmente frente a fluctuaciones climáticas (Hopper et al. 1997). Roquedales de zonas desérticas han sido reportados como refugios para plantas que, si bien hoy en día no se las encuentra fuera de los roquedales, habrían vivido en la región en períodos de mayor humedad (Danin 1999). En regiones templadas, se ha sugerido que los roquedales pueden contener relictos de floras adaptadas al frío que se están retrayendo hacia los polos debido al cambio climático (Hampe y Petit 2005). En general, la presencia de estas floras, presumiblemente relictuales, ha sido relacionada con las grandes oscilaciones climáticas que se dieron durante el Pleistoceno y el Holoceno (Danin 1999; Habel et al. 2010 a,b). Los afloramientos rocosos funcionarían como amortiguadores topográficos y serían importantes a la vista de los cambios esperados en las condiciones climáticas en el futuro cercano, más allá de la naturaleza del cambio (Burke 2003b). Por lo tanto, los roquedales pueden ser muy relevantes en relación a la conservación de especies, poblaciones y comunidades que puedan verse afectadas por el cambio climático global.

Una de las principales amenazas del mundo globalizado actual, es la invasión de especies exóticas, y la flora particular y distintiva de los roquedales podría verse seriamente afectada a causa de ella. A pesar de que en algunos lugares todavía pueden encontrarse roquedales libres de especies invasoras (Meirelles et al. 1999), numerosos estudios indican la presencia de especies exóticas en ambientes rocosos (Porembski et al. 1996; Wiser et al. 1996; Biedinger y Fleischmann 2000). La ausencia de especies exóticas en algunos roquedales brasileños ha sido explicada por las características muy adversas y los períodos de sequía pronunciada de los roquedales, siendo aparentemente las nativas, las únicas especies adaptadas a dichas condiciones extremas, a pesar de encontrarse muy cerca o incluso inmersa en centros urbanos (Meirelles et al. 1999). Por el contrario, la presencia de especies exóticas en roquedales de los Apalaches del sur o en la Costa de Marfil también se ha explicado por características propias de las especies, ya que las malezas exóticas estarían preadaptadas a colonizar ambientes de distribución en parches o efímeros, generados por fluctuaciones ambientales en regiones de climas estacionales (Porembski et

al. 1996; Wisser et al. 1996). Sin embargo, se ha observado que la composición de la comunidad de plantas de la matriz que rodea a los roquedales influye sobre su flora exótica (Wisser y Buxton 2008). Por lo tanto, a pesar del caso particular encontrado en Brasil (Meirelles et al. 1999), asentamientos humanos cercanos, disturbios y rutas pueden introducir especies exóticas y afectar la flora de los roquedales.

A pesar de que hay muchos estudios acerca de la flora de inselbergs tropicales y de roquedales en regiones templadas del Hemisferio Norte, pocos estudios se han llevado a cabo en regiones templadas del Hemisferio Sur. Particularmente, las floras de los roquedales en la región templada de Sudamérica no han sido muy consideradas. Unos pocos estudios en Argentina describen la diversidad de plantas en roquedales (Frangi 1975; Cabido et al. 1990; Funes y Cabido 1995; Anchorena y Cingolani 2002; Méndez 2010). En este capítulo mi objetivo es analizar el rol de los roquedales en el mantenimiento o incremento de la biodiversidad de la región a partir del estudio de la composición florística de los mismos en el noroeste de la Patagonia, comparándola con la composición de la vegetación de la matriz circundante. También considero diferencias entre las paredes norte y sur debido a que las paredes más secas y menos insoladas o las más húmedas y más frías podrían proveer de hábitats diversos para especies con requerimientos diferentes.

### ***Objetivo***

Estudiar la composición de la flora de afloramientos rocosos en la zona ecotonal de los Andes nordpatagónicos y serranías colindantes y compararlas con la matriz vegetal circundante de estepa y matorral.

### ***Hipótesis y predicciones***

H1) Los roquedales del noroeste de la Patagonia mantienen una flora nativa distintiva, diferente a la de la matriz de vegetación circundante en cuanto a composición y formas de vida, debido a sus características ambientales particulares.

P1) Encontraré especies rupícolas presentes en los roquedales que no encontraré en la matriz.

H2) La flora nativa varía a escala regional entre roquedales y a escala de micrositio entre las paredes norte y sur de un mismo roquedal, en función de las diferencias climáticas a nivel regional y de micrositio.

P2) Podré observar una diferencia en la composición florística a escala regional entre roquedales ubicados hacia el norte, el sur, el este o el oeste, mientras que a microescala las diferencias se observarán entre las paredes norte y sur.

H3) La flora exótica de los roquedales es diferente de la flora exótica de la matriz debido a las diferencias ambientales en los dos ambientes.

P3) Encontraré una composición florística de especies exóticas diferente al comparar los roquedales con la matriz.

H4) Los roquedales pueden permitir la persistencia de especies más allá de su rango principal y conocido de distribución, en relación a las fluctuaciones climáticas pasadas y a las esperadas en un futuro próximo.

P4) Habrá en los roquedales poblaciones de especies cuya distribución principal conocida no sea dentro del área de estudio.

## Métodos

### *Análisis de datos*

Registré las especies de cada roquedal y parcela de matriz en una matriz de presencia-ausencia. Para analizar estos datos utilicé análisis de correspondencias destendenciado (ACD) (ter Braak y Smilauer 1998). Este análisis agrupa los afloramientos y las parcelas de la matriz en un plano factorial de acuerdo a sus similitudes florísticas. Para relacionar la ordenación resultante con la formación geológica y variables geográficas de latitud, longitud y altitud, incluí estas variables en el análisis como suplementarias. Además comparé los datos de composición florística de los afloramientos en relación con las parcelas de la matriz, y con la composición de la flora de altura del parque nacional Nahuel Huapi y con la flora austral de Tierra del Fuego que obtuve de otros autores (Moore 1983; Ferreyra et al. 1998). También traté los datos de estas floras como suplementarios en los análisis. Los ACD fueron realizados sólo sobre las especies nativas, y a las especies raras se les quitó peso (fueron “downweighted”, ter Braak y Smilauer 1998) en todos los análisis.

Para comparar las floras de los afloramientos y la matriz, le asigné su familia a cada género de cada especie y luego las clasifiqué en siete grupos filogenéticos: (1) pteridófitas, (2) gimnospermas, (3) monocotiledóneas, (4) angiospermas basales, (5) eudicotiledóneas basales, (6) rosídeas y (7) asterídeas según el árbol filogenético de Angiosperms Phylogeny Site (Stevens 2001) realizado sobre la base de la filogenia molecular publicada por APG (2009). Comparé la proporción de géneros de los diferentes grupos filogenéticos entre los afloramientos y la matriz con una prueba  $\chi^2$ . También comparé las proporciones de las diferentes formas de vida, las familias más ricas en especies, las especies más frecuentes, y las proporciones de especies exóticas y nativas entre roquedales y matriz con pruebas  $\chi^2$  o pruebas G si no se cumplían los supuestos de la primera (N mayor a 30 y valores mayores a 5). Evalué las diferencias entre los hábitats estudiados (afloramientos rocosos y vegetación de la matriz), entre las paredes de los roquedales (especies que se encuentran en paredes norte o paredes sur) o en la posición dentro del

gradiente florístico con las pruebas no paramétricas U de Mann-Whitney o Kruskal-Wallis, dado que los datos no se ajustaron a los supuestos paramétricos. Utilicé ANOVAs para comparar la distribución de las especies que se encuentran más allá de su área de distribución principal, ya sea en una pared particular, en ambas paredes, o en la matriz.

## Resultados

### *Características florísticas de la vegetación de los roquedales*

La flora vascular de los afloramientos estudiados en las zonas áridas del noroeste de la Patagonia incluye 189 especies pertenecientes a 117 géneros de 51 familias, mientras que en la matriz se encontraron 179 especies de 48 familias (Tabla 1 y Apéndice al final de esta tesis). El número promedio de especies por afloramiento es de 15, variando entre 1 y 33 especies en cada roquedal. Aproximadamente el 50% de las especies pertenecen a solo tres familias. Las familias mejor representadas son Poaceae (49 especies), Asteraceae (35), y Rosaceae (7), seguidas por Caryophyllaceae y Onagraceae (5 cada una). Existen 32 familias de plantas que están representadas por un solo género y 23 familias que están representadas por una sola especie. Los géneros mejor representados son *Poa* (7), *Senecio* (6), *Festuca* (6), y *Bromus*, *Jarava* y *Trisetum* (5 cada uno). Más del 55% de las especies sólo se encontraron en una muestra y más del 65% en tan solo dos. Sólo 15 especies se pueden considerar comunes, encontrándose en el 30% de las muestras o más. Las hierbas perennes son la forma de vida más frecuente, seguidas por los arbustos, y las hierbas anuales o bienales (Tabla 1). Las especies exóticas representan 15% de la flora de los afloramientos, siendo las hierbas anuales o bienales su forma de vida más común. Las familias con más especies exóticas fueron Poaceae (9), Asteraceae (4), Caryophyllaceae (3), y Brassicaceae (2).

Encontré 69 especies nativas que se hallan exclusivamente en los afloramientos estudiados, y no en la matriz circundante (Tabla 2). Cinco especies de helechos y 23 de gramíneas pertenecen a este grupo. Las especies exclusivas más frecuentes en los afloramientos son *Ribes cucullatum*, *Trisetum spicatum*, *Cheilanthes glauca*, *Cystopteris fragilis* y *Agrostis inconspicua* (Tabla 2). Veinte las encontré solamente en las caras norte y 26 las encontré en las caras sur (Tabla 2). La distribución del 64% de las especies que encontré en las paredes sur se extiende a las regiones frías de latitudes mayores, llegando a Tierra del Fuego (Moore 1983; Zuloaga et al. 2008), mientras que ocurre lo mismo solo con el 35% de las especies que encontré en las paredes norte.

### ***Relaciones florísticas entre roquedales***

Los resultados del ACD mostraron que la ordenación de los afloramientos de acuerdo a la composición florística nativa siguió mayormente gradientes altitudinales, latitudinales y longitudinales con una inercia total de 4,839 (Fig. 1). En el área de estudio, estos gradientes geográficos están relacionados con la temperatura y la precipitación. Los sitios más húmedos del oeste se ubicaron hacia el extremo positivo del eje 2 y en el centro del eje 1, mientras que los lugares más altos y fríos del sur se ubicaron hacia el extremo positivo del eje 1 y el centro del eje 2 (Fig. 1). Las formaciones geológicas diferentes también podrían estar influenciando la composición florística, especialmente la formación Ventana que se presenta situada a la derecha arriba (Fig. 1). Por lo tanto, la flora de los afloramientos del área de estudio muestra un recambio importante de especies a través de estos gradientes que podría también estar relacionado con el sustrato debido a la influencia posible de las formaciones geológicas. Las especies que más contribuyen en el eje 1 son (el número de ocurrencias entre paréntesis) *Chilotrimum diffusum* (1), *Nothofagus pumilio* (2), *Bromus pellitus* (1), *Oxalis adenophylla* (2), hacia el extremo positivo, y *Blechnum microphyllum* (1), *Polemonium micranthum* (2) y *Blumenbachia silvestris* (1) hacia el negativo. En el eje 2 contribuyen *Diplolepis descolei* (1), *Epilobium nivale* (1), *Festuca magellanica* (1), *Imperata condensata* (1) hacia el extremo positivo, y *Perezia calophylla* (2), *Rytidosperma virescens* (2), y *Montiopsis polycarpoides* (1) hacia el negativo. A pesar de que las especies raras, con una o dos ocurrencias, pueden ser considerados como que ejercen demasiada influencia en los ordenamientos, hay que tener en cuenta que se les quitó peso durante el análisis, y que son importantes porque en muchos casos representan las singularidades de los afloramientos.

### ***Relaciones florísticas entre los roquedales y la matriz***

Cuando estudié la flora de los afloramientos en relación con la vegetación de las parcelas de la matriz (Tabla 1) no encontré diferencias significativas en el número total de especies, géneros y familias ( $\text{Chi}^2=0,18$ ;  $p=0,91$ ; gl: 2), o el porcentaje de especies exóticas y nativas ( $\text{Chi}^2= 0,62$ ;  $p = 0,43$ ; gl: 1). Sin embargo, la proporción de especies de gramíneas (Poaceae) y helechos (Filicales) sí resultó diferente, siendo mayor la cantidad de

especies de gramíneas y helechos en los roquedales que en la matriz ( $\text{Chi}^2= 34,03$ ;  $p<0,001$ ; Tabla 2). Las especies exóticas representan 16% de la flora de la matriz, siendo principalmente hierbas anuales o bienales. Los porcentajes de las formas de vida presentes en cada ambiente tampoco fueron diferentes ( $\text{Chi}^2=4,64$ ;  $p=0,20$ ; gl: 3), ni las proporciones de géneros pertenecientes a los grandes grupos filogenéticos ( $\text{Chi}^2=8,2$ ;  $p=0,22$ ; gl: 5).

El ordenamiento del ACD mostró que la flora de cada afloramiento rocoso se separa de la de su parcela de matriz correspondiente (Figura 2). Se formaron así dos grupos, los afloramientos rocosos en la parte inferior derecha del ordenamiento y las parcelas de matriz en la parte superior izquierda. Las posiciones de los afloramientos en el eje 1 de la ordenación florística fueron diferentes a las posiciones de las parcelas de la matriz (Mann-Whitney  $U = -7,05$ ;  $p \leq 0,001$ ). Se incluyeron en este análisis las floras de un "sitio" hipotético de alta montaña (AA, con las especies altoandinas que alcanzan gran elevación, es decir, por encima de 1700 m de altura, Ferreyra et al. 1998) y uno de "Tierra del Fuego" (TF, con especies que llegan a latitudes más al sur, es decir, superiores a 50° de latitud sur, Moore 1983) como suplementarias. Los resultados del ACD muestran que la flora de estos sitios se ubica cerca de los roquedales, porque estos últimos tienen varias especies que también están presentes en sitios altoandinos y en Tierra del Fuego.

### ***Especies más allá de su distribución principal***

Alrededor del 17% de las especies exclusivas de los roquedales se encuentran fuera de su rango principal de distribución en Argentina y Chile, registrada de acuerdo con Zuloaga et al. (2008), lo que corresponde a 12 especies (Tabla 3). Las especies nativas halladas fuera de su rango principal de distribución (10 especies en total) y que sólo se encuentran en afloramientos corresponden mayoritariamente a taxones de distribución austral, las cuales se encuentran mayoritariamente en las paredes sur (Tabla 3). Sólo 3 especies encontradas fuera de su distribución principal no corresponden a taxones exclusivamente australes. Uno de ellos habita el este de la provincia de Río Negro, y los otros dos tienen una distribución disyunta (más al norte y más al sur de la región de estudio). Otras 13 especies que encontré fuera de su distribución principal estuvieron presentes tanto en los roquedales como en la matriz. De éstas, todas se encontraban en una de las dos provincias

estudiadas: podía estar citada para Neuquén y la encontré en Río Negro o viceversa. Teniendo en cuenta la distribución de las especies que se hallaron fuera de su rango principal de distribución, encontré que aquellas que sólo se encontraron en afloramientos están menos ampliamente distribuidas que las especies que encontramos tanto en los afloramientos como en las parcelas de la matriz (ANOVA  $F_{(1,19)} = 19,02$ ;  $p \leq 0,001$ ).

## Discusión

Los resultados de este trabajo muestran que la flora de los afloramientos rocosos del noroeste patagónico es rica y diversa, y que la variación en su composición florística sigue en general gradientes de altitud, latitudinales y longitudinales. En esta región, estos gradientes geográficos están relacionados con gradientes pronunciados en la temperatura y las precipitaciones, determinantes importantes de la estructura de la vegetación y de la composición de las comunidades vegetales (por ej., Ferreyra et al. 1998; Speziale 2006; Speziale et al. 2010). Sin embargo, dada la heterogeneidad de formaciones geológicas en el área de estudio, también éstas podrían contribuir a las diferencias entre las floras de estos roquedales. Afloramientos que actúan como reservorios de especies raras o especialistas se han reportado en sustratos especiales, tales como los afloramientos de piedra caliza del sur de África, los de granito-gneis y los inselbergs de mineral de hierro de Brasil (Meirelles et al. 1999; Changwe y Balkwill 2003; Jacobi et al. 2007), y los afloramientos de serpentina como por ejemplo en Estados Unidos y África (Harrison 1999a; Harrison et al. 2000; Changwe y Balkwill 2003). Además, la interacción entre los componentes de las rocas y el clima generaría una variedad de microambientes que ampliaría la disponibilidad de nichos a ser usados por diferentes especies (Larson et al. 2000).

Los espectros de formas de vida de diferentes localidades reflejan las condiciones ambientales en las que crecen las especies (Raunkier 1934). A pesar de que las terófitas y las especies perennes de corta duración son abundantes en varios roquedales y se han propuesto como indicadoras de los factores edáficos y climáticos extremos en los afloramientos de África (Porembski et al. 1996) y América del Norte (Phillips 1982), encontré que son las especies perennes de larga vida las dominantes en los afloramientos de la Patagonia. En el caso de los afloramientos africanos considerados, los roquedales se encuentran inmersos en un bosque húmedo carente de especies anuales mientras que en Norte América, si bien hay terófitas en la vegetación circundante a la matriz, se indica que hay menos hemicriptófitas y más terófitas en los roquedales (Phillips 1982; Porembski et al. 1996). La dominancia de formas de vida perenne que encontré en los roquedales

estudiados también se encontró en los afloramientos de gneis de granito en Brasil, donde las monocotiledóneas perennes son las preponderantes (Meirelles et al. 1999). En este estudio, Poaceae fue la familia con más especies, seguida de la familia Asteraceae. Ambas familias se diversificaron en la Patagonia durante el Mioceno tardío y el Plioceno temprano cuando el proceso de enfriamiento y aridización se establecía, y dominaron desde el período glacial tardío, por lo que son representantes de ambientes hostiles (Whitlock et al. 2006; Barreda y Palazzesi 2007). Por lo tanto, especies anuales y perennes pueden habitar ambientes hostiles y ninguna de estas formas de vida es particularmente indicativa de este tipo de ambientes. Si la vegetación de la matriz sería un factor determinante de las formas de vida de los roquedales dado que en este estudio y en Brasil las especies perennes dominaban ambos ambientes, hubiera sido esperable que los roquedales de África y Norte América nombrados más arriba hubieran también tenido dominancia de especies perennes. Por lo tanto la búsqueda de la explicación acerca de la dominancia de esta forma de vida no es exclusiva para los roquedales patagónicos.

Los afloramientos de la Patagonia muestran una importante presencia de especies exóticas (15%), y un porcentaje similar a las que se encuentran en la matriz. Los períodos de sequía y la hostilidad de los afloramientos se han propuesto como factores determinante de la ausencia de especies exóticas en roquedales en Brasil (Meirelles et al. 1999). Sin embargo, especies exóticas se han encontrado en numerosos afloramientos de otras regiones del mundo, con una invasión que varía ampliamente entre un 3% en afloramientos del sur de los Apalaches, un 29% en inselbergs pequeños en África Occidental, hasta el 46% en los afloramientos graníticos de las islas Seychelles (Wiser 1994; Porembski et al. 1996; Biedinger y Fleischmann 2000). Las malezas están especialmente preadaptadas para la colonización de los ambientes efímeros que pueden generarse debido a fluctuaciones como ocurren en los roquedales sometidos a oscilaciones climáticas (Porembski et al. 1996). En el norte de la Patagonia, la introducción de especies exóticas ha modificado mucho los ambientes naturales (Rapoport 1990; Rapoport y Brion 1991; Margutti et al. 1996). Resultados anteriores apoyan la predicción de que, a medida que la matriz circundante se vuelve más modificada, la invasión por especies exóticas hace que la vegetación de los afloramientos sea más similar a la de su matriz (Wiser y Buxton 2008).

Sería importante poner a prueba estas ideas para entender cómo influyen los afloramientos en la biodiversidad regional y asegurar el mantenimiento de su integridad (Wiser y Buxton 2009).

Los datos revelaron que a pesar de que la flora de los afloramientos rocosos del noroeste de la Patagonia comparten las mismas familias dominantes y las mismas proporciones de los diferentes grupos filogenéticos con la matriz adyacente, albergan un conjunto particular de especies nativas con una gran parte de las cuales (36,5%) exclusivas de los roquedales. A pesar de la singularidad que encontré en la flora nativa de los roquedales, el número de especies endémicas estrictas de los afloramientos es bajo. Solamente dos especies exclusivas de los afloramientos rocosos están presentes en un área realmente reducida (dos provincias de Argentina y ausentes en Chile): *Nassauvia juniperina* y *Pappostipa sorianoi*. La proporción de las especies endémicas de los roquedales varía enormemente en todo el mundo. Es alta en afloramientos rocosos de los Estados Unidos (Baskin y Baskin 1988). Es baja en inselbergs de roquedales de piedra caliza del sur de África (2%) y nula en inselbergs de Costa de Marfil y en Sudáfrica (Porembski et al. 1996; Burke et al. 1998; Changwe y Balkwill 2003; Mignaut et al. 2010). Las explicaciones de bajos niveles de endemismos en la flora de roquedales se centran en la extinción del endemismo local y/o en la imposibilidad de evolución de nuevas especies endémicas. Las altas tasas de extinción pueden estar favorecidas por las duras condiciones ambientales de los afloramientos, o por una combinación de la disponibilidad de una superficie reducida que habitar y un alto aislamiento (Porembski et al. 1996; Burke et al. 1998). Esto estaría de acuerdo con la teoría biogeográfica de islas, que propone que un área reducida está asociada a una menor riqueza de especies a mayores tasas de extinción (Brown y Lomolino 1998). En otros casos, la falta de tiempo en escala evolutiva y un clima dominado por vientos fuertes pueden impedir la evolución de especies endémicas (Porembski et al. 1996; Burke et al. 1998). La baja proporción de especies endémicas (4%) que encontré en el área de estudio, en una zona de fuertes vientos que en parte estuvo bajo glaciares hasta hace 14.000 años (Markgraf 1991) podría explicar la ausencia de especies endémicas estrictas de los roquedales nordpatagónicos.

A pesar del bajo número de elementos endémicos, la singularidad de la flora de los roquedales se da en parte por especies exclusivas que se encuentran fuera de su rango principal de distribución, y que en general, se distribuyen más al sur respecto del área de estudio. Parte de estos nuevos registros podría reflejar la falta de colecciones botánicas en algunas áreas, o también podría ser un sesgo de los estudios florísticos hacia determinados grupos taxonómicos; sin embargo, la Patagonia es una de las regiones cuya flora ha sido más coleccionada y que mejor se conoce del sur de América del Sur (Correa 1969-1998). Por lo tanto, los nuevos registros podrían implicar ampliaciones o reducciones de la distribución debido a cambios climáticos pasados y/o recientes (Larson et al. 2000). La dinámica de las distribuciones de las especies sujetas a las fluctuaciones producidas por cambios climáticos pasados puede influir en los patrones de vegetación observados en la actualidad (Ferreyra et al. 1998). Por lo tanto, a pesar de que los patrones de vegetación actual de la Patagonia están muy asociados con las condiciones ambientales actuales, también pueden ser el resultado de interacciones entre el clima actual y acontecimientos climáticos históricos (Ferreyra et al. 1998).

Es muy probable que las especies encontradas fuera de su área de distribución principal en las paredes sur hayan sido dominantes durante períodos anteriores con diferentes condiciones climáticas. Información paleoambiental de los Andes del sur en el último máximo glacial (unos 14.000 años AP) sugieren que las temperaturas habrían sido 4°C más frías que las actuales, que los pisos de vegetación habrían descendido más de 600 m, y que la humedad efectiva y el viento habrían sido mayores (Markgraf 1991). Estas condiciones probablemente ofrecían una superficie disponible mucho más amplia que la actual para las especies de sitios fríos y húmedos. Durante la época postglacial el cambio climático produjo condiciones más cálidas y xéricas, especialmente desde 8000 años AP (Markgraf 1991), lo cual se tradujo en un aumento de la superficie disponible para las especies de ambientes cálidos y secos. Estos cambios producidos en el Holoceno podrían haber reducido la disponibilidad de hábitats para especies adaptadas al frío (Ferreyra et al. 1998), a pesar de que durante los últimos 5000 años AP hubo intervalos cortos de temperatura relativamente baja (Rabassa y Clapperton 1990).

La distribución conocida de muchas de las especies que encontré fuera de su rango principal de distribución se halla hacia la región más fría y austral del continente. Es posible que con la tendencia del clima más cálido y seco que se inició después del último período glacial, la mayoría de las especies adaptadas al frío (microtérmicas), presentes en el norte de la Patagonia, se hayan retirado hacia la cima de las montañas andinas o hacia el sur del país, a altitudes y latitudes más altas que las de su distribución periglacial o glacial. Sin embargo, algunas podrían haber sido capaces de sobrevivir en refugios climáticos, como las paredes frías del sur de los afloramientos rocosos. Esto podría explicar la presencia en la Patagonia extra-andina de varias especies más australes que encontré aisladas de su rango de distribución principal. Los ensambles de especies de las paredes sur de los afloramientos rocosos del noroeste de la Patagonia pueden por lo tanto representar relictos de una paleoflora glacial, como se ha sugerido para floras de roquedales de otras regiones del mundo (por ej., Danin 1999; Anthelme et al. 2008; Catling 2009).

Otra particularidad a resaltar de la flora de los roquedales es la diferencia con la flora de la matriz en cuanto al mayor número de especies de gramíneas y de helechos. La abundancia de helechos ya ha sido descrita para ambientes rocosos de otras regiones de Argentina (por ej., Frangi 1975; Méndez 2010), e incluso, algunas especies de helechos como *Cheilantes glauca*, presente en los roquedales estudiados, han sido descritas como rupícolas específicamente (Correa 1998). En cambio, el mayor número de especies de gramíneas podría estar relacionado a la historia de pastoreo (Soriano 1948). Al aumentar la carga ganadera, especies palatables, con baja resistencia a la herbivoría pueden llegar a desaparecer (Bisigato y Bertiller 1997). Si bien la información acerca de la palatabilidad de las especies estudiadas es escasa (Velasco y Siffredi 2009; Siffredi et al. 2010), las gramíneas son más apetecidas por el ganado que otras plantas (por ej. Soriano 1948). Por lo tanto, este resultado sería una señal de que los roquedales también podrían estar funcionando como refugios para especies afectadas por la herbivoría del ganado doméstico.

En resumen, los afloramientos de la Patagonia mantienen una flora localmente diversa y regionalmente variada que es distinta de la vegetación de la matriz en un grupo de especies exclusivas. Varias de estas especies son importantes ya que son representantes de una flora

más austral, posiblemente adaptada al frío, por lo que sería especialmente propensa a la extinción debido al calentamiento climático. Otras son importantes porque podrían ser reservorios de propágulos de especies que podrían haber sufrido extinción local por efectos de sobrepastoreo en la matriz. Las especies exóticas relacionadas con un entorno perturbado son una amenaza considerable a estas floras de roquedales, y su presencia y abundancia deberían ser estudiadas más en profundidad y monitoreadas.

## **Tablas**

Tabla 1. Descripción general de la flora de los roquedales y la matriz.

	<b>Roquedal</b>	<b>Matriz</b>
<b><i>Taxonomía</i></b>		
Especies totales	189	179
Géneros totales	117	120
Familias totales	51	48
<b><i>Familias más ricas</i></b>		
Poaceae	49	32
Asteraceae	35	39
Rosaceae	7	7
Caryophyllaceae	5	6
Fabaceae	4	9
<b><i>Generos con más especies</i></b> (entre paréntesis el # de especies por género)		
	<i>Poa</i> (7)	<i>Poa</i> (8)
	<i>Festuca</i> (6)	<i>Adesmia</i> (5)
	<i>Senecio</i> (6)	<i>Baccharis</i> (5)
	<i>Bromus</i> (5)	<i>Senecio</i> (5)
<b><i>Formas de vida</i></b>		
Hierbas perennes	105	94
Arbustos	45	42
Hierbas anuales/bianuales	29	38
Árboles	3	4
<b><i>Origen</i></b>		
Nativas	155	151
Exóticas	27	31
<b><i>Distribución de nativas</i></b>		
Exclusivas de cada ambiente (Resultados de esta tesis)	70	72
Endémicas de Patagonia árida (Beeskow et al. 2005)	7	7
Endémicas regionales (Zuloaga et al. 2008)	122	109
Endémicas de Argentina (Zuloaga et al. 2008)	33	42

## Capítulo 1: Composición

Tabla 2. Especies de gramíneas encontradas en los sitios de estudio. H: hábitat, Frec: frecuencia. R: especie encontrada exclusivamente en los roquedales, M: especies encontradas exclusivamente en las parcelas de vegetación de la matriz. \*: no forrajera, \*\*: forrajera intermedia, \*\*\*: Buena forrajera (Velasco y Siffredi 2009; Siffredi et al. 2010). Las especies que no tienen asterisco son especies para las cuales no hay información acerca de su capacidad forrajera (Bran com.pers.).

H	Especie	Frec	H	Especie	Frec	H	Especie	Frec
R	<i>Agrostis inconspicua</i>	11	M	<i>Agrostis kuntzei</i>	1	M	<i>Poa pratensis</i> ***	2
	<i>Agrostis vidalii</i>	2		<i>Amelichloa brevipes</i>	2		<i>Poa scaberula</i>	1
	<i>Briza subaristata</i>	2		<i>Apera interrupta</i>	8		<i>Trisetum caudulatum</i>	2
	<i>Bromus pellitus</i>	1		<i>Bromus araucanus</i>	1		<i>Vulpia australis</i>	1
	<i>Bromus tunicatus</i>	1		<i>Bromus berterioanus</i>	1		<i>Vulpia bromoides</i>	1
	<i>Festuca magellanica</i>	1		<i>Bromus catharticus</i>	1		<i>Vulpia myuros</i>	5
	<i>Festuca scabriuscula</i>	1		<i>Bromus setifolius</i> ***	11			
	<i>Festuca thermarum</i>	1		<i>Elymus angulatus</i>	3			
	<i>Jarava neaei</i> **	3		<i>Festuca argentina</i> *	11			
	<i>Nassella filiculmis</i>	2		<i>Festuca gracillima</i>	1			
	<i>Nicoraepoa subenervis</i>	1		<i>Festuca kurtziana</i>	2			
	<i>Pappostipa ibarii</i>	2		<i>Festuca pallescens</i>	14			
	<i>Pappostipa sorianoi</i>	1		<i>Festuca weberbaueri</i>	1			
	<i>Poa secunda</i>	1		<i>Hordeum comosum</i> ***	24			
	<i>Poa spiciformis</i>	1		<i>Hordeum murinum</i>	1			
	<i>Podagrostis sesquiflora</i>	1		<i>Imperata condensata</i>	2			
	<i>Rytidosperma lechleri</i>	1		<i>Pappostipa chrysophylla</i>	1			
	<i>Rytidosperma virescens</i>	2		<i>Pappostipa humilis</i> *	4			
	<i>Trisetum barbinode</i>	1		<i>Pappostipa speciosa</i> **	28			
	<i>Trisetum flavescens</i>	1		<i>Poa alopecurus</i>	1			
	<i>Trisetum preslei</i>	3		<i>Poa bergii</i>	1			
	<i>Trisetum spicatum</i>	5		<i>Poa denudata</i>	3			
	<i>Vulpia antucensis</i>	2		<i>Poa lanuginose</i> ***	9			
				<i>Poa ligularis</i> ***	10			
				<i>Poa obvallata</i>	2			

Capítulo 1: Composición

Tabla 3. Especies nativas encontradas solo en roquedales y no en parcelas de matriz. N-S indica si la especie fue encontrada solo en la pared norte (N) o sur (S), o si estaba en ambas paredes (N-S) ya sea en un mismo roquedal o en roquedales diferentes. Argentina se refiere a distribución en las provincias argentinas: Buenos Aires (BSA), Catamarca (CTM), Chubut (CHU), Córdoba (COR), Corrientes (CRT), Formosa (FMS), Entre Ríos (ETR), Jujuy (JJY), La Pampa (LPM), La Rioja (LRJ), Mendoza (MDZ), Neuquén (NQN), Río Negro (RNG), Salta (SLT), Santa Cruz (STC), San Juan (SJM), San Luis (SLS), Tierra del Fuego (TRF), Distrito Federal (DF). Chile corresponde a la distribución en las regiones chilenas. Frecuencia es el número de roquedales en que se encontró la especie. La forma de vida “arbustos” comprende también a los sufrútices y cojines con base leñosa.

<i>Pared</i>	<i>Familia</i>	<i>Especies</i>	<i>Formas de vida</i>	<i>Distribución</i>		<i>Frecuencia</i>
				<i>Argentina</i>	<i>Chile</i>	
S	Apocynaceae	<i>Diplolepis descolei</i>	Hierba perenne	CHU, NQN, RNG		1
	Asteraceae	<i>Chilotrichum diffusum</i>	Arbusto	CHU, MDZ, NQN, RNG, STC, TRF	VIII-XII	1
		<i>Hieracium glaucifolium</i>	Hierba perenne	CHU, NQN, RNG, STC	VII-X	1
		<i>Leucheria millefolium</i>	Hierba perenne	CHU, NQN, RNG, STC	VII-XII	1
		<i>Nassauvia juniperina*</i>	Hierba perenne	CHU, STC		1
		<i>Perezia fonkii</i>	Hierba perenne	NQN, RNG	IX-X	1
		<i>Senecio gnidioides</i>	Arbusto	NQN, RNG	VIII-XII	1
		<i>Senecio pachyphyllos</i>	Arbusto	MDZ, NQN, RNG	VI-IX	2
	Boraginaceae	<i>Phacelia nana</i>	Hierba anual	CHU, JJY, LRJ, MDZ, SLT, TCM	I-II	1
	Brassicaceae	<i>Noccaea magellanica</i>	Hierba perenne	CHU, MDZ, NQN, RNG, STC, SJN, TRF	V-XII	1
	Caryophyllaceae	<i>Colobanthus lycopodioides</i>	Arbusto	CHU, MDZ, NQN, RNG, STC, SJN, TRF	XII	2
		<i>Spergula depauperata</i>	Hierba perenne	MDZ, NQN, RNG, SJN	V-X	2
	Loasaceae	<i>Blumenbachia sylvestris</i>	Hierba perenne	CHU, MDZ, NQN, RNG	V-IX	1
	Onagraceae	<i>Epilobium nivale</i>	Hierba perenne	CHU, MDZ, NQN, RNG, STC	IV-XII	1
	Poaceae	<i>Bromus pellitus*</i>	Hierba perenne	STC, TRF	XII	1

Capítulo 1: Composición

	<i>Bromus tunicatus</i>	Hierba perenne	CHU, MDZ, NQN, RNG, STC	IV-XII	1
	<i>Festuca magellanica</i>	Hierba perenne	CTM, CHU, COR, LRJ, MDZ, NQN, RNG, STC, TRF	IV-XII	1
	<i>Festuca thermarum*</i>	Hierba perenne	CHU, NQN, TRF	VII-XII	1
	<i>Jarava sorianoii*</i>	Hierba perenne	CHU, STC		1
	<i>Poa secunda</i>	Hierba perenne	CHU, NQN, RNG, STC	V-VI, XII	1
	<i>Poa spiciformis*</i>	Hierba perenne	CHU, STC, TRF	XII	1
	<i>Rytidosperma lechleri</i>	Hierba perenne	CHU, MDZ, NQN, RNG	IV-XII	1
	<i>Trisetum flavescens</i>	Hierba perenne	NQN, RNG	XII	1
Pteridaceae	<i>Adiantum chilense</i>	Hierba perenne	BSA, CTM, CHU, COR, LPM, LRJ, MDZ, NQN, RNG, STC, SJN, SNL	I-XII	2
Saxifragaceae	<i>Saxifraga magellanica</i>	Hierba perenne	CHU, COR, JJY, NQN, RNG, STC, SNL, TRF	VII-XII	2
Verbenaceae	<i>Junellia seriphioides</i>	Arbusto	CTM, CHU, JJY, LPM, LRJ, MDZ, NQN, RNG, SLT, SJN, SNL	II	1
N Asteraceae	<i>Baccharis patagonica</i>	Arbusto	CHU, NQN, RNG, STC, TRF	VII-XII	1
	<i>Conyza aff. Magnimontana*</i>	Hierba perenne	RNG		1
	<i>Gamochaeta neuquensis</i>	Hierba perenne	NQN, RNG	XII	3
	<i>Gamochaeta nivalis</i>	Hierba perenne	CHU, MDZ, NQN, RNG, TRF	VII-X	1
Escalloniaceae	<i>Escallonia rosea*</i>	Arbusto	CHU	VII-XII	1
	<i>Escallonia rubra</i>	Arbusto	CHU, NQN, RNG, STC	VI-X	1
Euphorbiaceae	<i>Stillingia patagonica</i>	Arbusto	CHU, MDZ, NQN, RNG, STC		1
Fabaceae	<i>Astragalus cruckshanksii</i>	Hierba perenne	CHU, MDZ, NQN, RNG, STC, SJN	III-VII	1
Onagraceae	<i>Clarkia tenella</i>	Hierba anual	CHU, NQN, RNG	IV-X	1
	<i>Oenothera odorata</i>	Hierba perenne	BSA, CHU, COR, LPM, MDZ, NQN, RNG, STC, SJN	XI-XII	1
Poaceae	<i>Agrostis vidalii</i>	Hierba perenne	CHU, NQN, RNG	X-XI	2
	<i>Chascolytrum subaristatum</i>	Hierba perenne	BSA, CTM, CHC, CHU, COR, CRT, ETR, JJY, LPM, MSN, NQN, RNG	IV-X	2
	<i>Festuca scabriuscula</i>	Hierba perenne	NQN, RNG	VIII-X	1
	<i>Poa subenervis*</i>	Hierba perenne	MDZ, STC, SJN	XII	1
	<i>Podagrostis sesquiflora*</i>	Hierba perenne	MDZ, RNG	VII-X	1

Capítulo 1: Composición

	<i>Trisetum barbinode</i>	Hierba perenne	MDZ, NQN, RNG	VII-IX	1	
	<i>Vulpia antucensis</i>	Hierba anual	BSA, CHU, LPM, MDZ, NQN, RNG, STC	II-XII	2	
Rhamnaceae	<i>Discaria chacaye</i>	Arbusto	CHU, NQN, RNG, STC, TRF	V, IX-XII	1	
Rosaceae	<i>Potentilla chiloensis</i>	Hierba perenne	CHU, NQN, RNG	VI-XI	1	
Solanaceae	<i>Pantacantha ameghinoi</i>	Arbusto	CHU, MDZ, NQN, RNG		1	
N-S	Asteraceae	<i>Conyza larrainiana</i>	Hierba perenne	CHU, MDZ, NQN, RNG, SCR	X-XII	3
		<i>Gamochaeta polybotrya</i>	Hierba perenne	CHU, MDZ, NQN, RNG, SCR, TRF	VIII	2
		<i>Perezia calophylla</i>	Hierba perenne	NQN, RNG	X	2
		<i>Senecio tricuspoidatus*</i>	Arbusto	CHU, SCR, TRF	XI-XII	1
	Buddlejaceae	<i>Buddleja araucana</i>	Arbusto	MDZ, NQN, RNG	III-VIII	2
	Cactaceae	<i>Austrocactus patagonicus</i>	Arbusto	LPM, MDZ, NQN, RNG, SCR	IX-XI	3
	Dryopteridaceae	<i>Cystopteris fragilis</i>	Hierba perenne	CTM, CHU, COR, JJY, MDZ, NQN, RNG, SLT, SCR, SJN, SNL, TRF	VII, XII	8
		<i>Polystichum chilense</i>	Hierba perenne	CHU, NQN, RNG, SCR, TRF	X-XII	3
		<i>Polystichum plicatum</i>	Hierba perenne	BSA, CHU, COR, MDZ, NQN, RNG, SCR, TRF	IV-XII	1
	Ericaceae	<i>Gaultheria mucronata</i>	Arbusto	CHU, NQN, RNG, SCR, TRF	IV, VI, VIII-XII	1
	Grossulariaceae	<i>Ribes cucullatum</i>	Arbusto	CHU, MDZ, NQN, RNG, SCR, TRF	V-XII	5
	Nothofagaceae	<i>Nothofagus pumilio</i>	Árbol	CHU, NQN, RNG, SCR, TRF	VII-XII	2
	Plumbaginaceae	<i>Armeria maritima</i>	Hierba perenne	CHU, COR, MDZ, NQN, RNG, SCR, TRF	IV-XII	3
	Poaceae	<i>Agrostis inconspicua</i>	Hierba perenne	CTM, CHU, JJY, LRJ, NQN, RNG, SCR, TRF, TCM	V-XII	11
		<i>Jarava neaei</i>	Hierba perenne	BSA, CTM, CHU, LPM, MDZ, NQN, RNG, SCR, SJN	IV-VII, XI	3
		<i>Nassella filiculmis</i>	Hierba perenne	BSA, CHU, COR, CRT, ETR, LPM, MDZ, MSN, NQN, RNG, STF, SNL	VIII-X	2
		<i>Jarava ibarii</i>	Hierba perenne	CHU, MDZ, NQN, SCR	XII	2
		<i>Rytidosperma virescens</i>	Hierba perenne	CHU, MDZ, NQN, RNG, SCR, TRF	IV-XII	2
		<i>Trisetum preslei</i>	Hierba perenne	CHU, MDZ, NQN, RNG, SJN	IV-XII	3
		<i>Trisetum spicatum</i>	Hierba perenne	CHU, COR, NQN, RNG, SCR, TRF	V-XII	5
	Pteridaceae	<i>Cheilanthes glauca</i>	Hierba perenne	CHU, MDZ, NQN, RNG, SCR	IV-XI	6
	Valerianaceae	<i>Valeriana carnosa</i>	Hierba perenne	CHU, MDZ, NQN, RNG, SCR, TRF	VI-XII	2

## **Figuras**

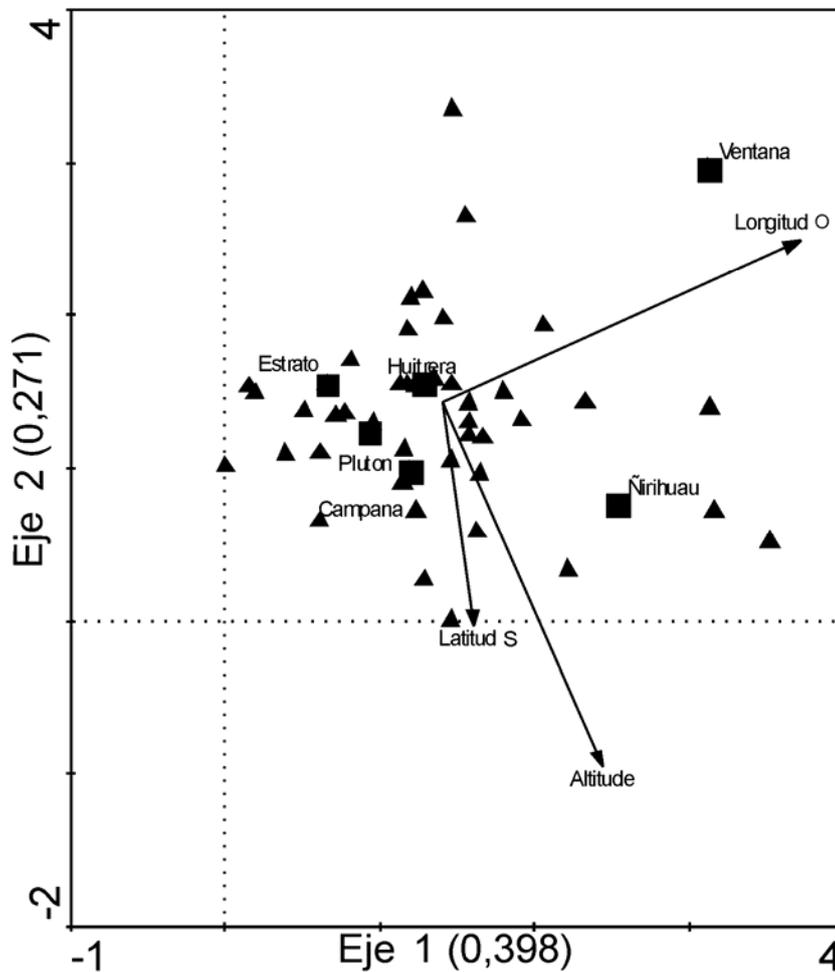


Fig. 1. Ordenamiento del ACD de los roquedales de acuerdo a la composición florística de especies nativas. Las variables geográficas latitud, longitud y altitud, así como la formación geológica del roquedal fueron tratadas como variables suplementarias y proyectadas como cuadrados negros en la ordenación. Inercia total = 4,84. Porcentaje acumulado de varianza en los datos de las especies = 13,9% para los dos primeros ejes. Los autovalores de los ejes se indican entre paréntesis.

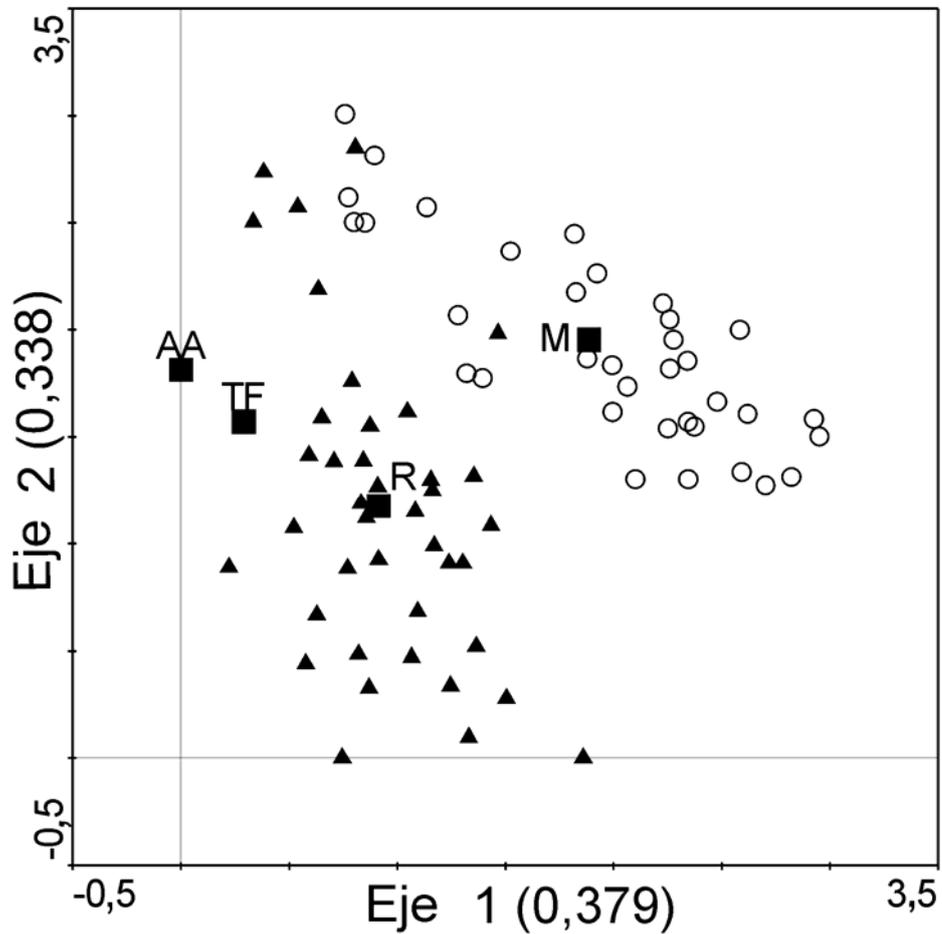


Fig. 2. Ordenamiento del ACD de los roquedales y parcelas de matriz de acuerdo a su composición florística de especies nativas. Las variables nominales roquedal (R) o matriz (M), así como los centroides de la composición florística altoandina (AA) y austral (TF) son tratadas como suplementarias y proyectadas en el ordenamiento. Inercia total= 5,087. Porcentaje acumulado de varianza en los datos de las especies = 12,5% para los dos primeros ejes. Los autovalores de los ejes se indican entre paréntesis.

## CAPÍTULO 2

*El efecto del clima sobre la composición de especies de los roquedales*



## Resumen

Los afloramientos rocosos podrían servir de refugio para especies que no pueden sobrevivir en la matriz debido a los efectos del cambio climático global. En este capítulo evalué el efecto de las diferencias microclimáticas entre las paredes norte y sur de los roquedales y entre éstas respecto de la matriz, así como el efecto del clima regional sobre los patrones de composición de especies encontrados, para apoyar la hipótesis de que los roquedales nordpatagónicos estarían actuando como refugio de una paleoflora más extendida en el pasado. Para obtener datos de clima a escala de micrositio y a escala local, en cada uno de 21 roquedales coloqué un sensor de temperatura y humedad en la pared norte, uno en la pared sur y otro en la parcela de matriz circundante durante un mes en verano y un mes en primavera. De esta manera obtuve datos locales de humedad relativa y de temperatura mínima, media y máxima para cada período. A escala regional utilicé datos de temperatura media anual, estacionalidad intraanual y precipitación media anual de cada roquedal a partir de la base de datos WorldClim. Luego comparé las características ambientales de las paredes norte y sur y las parcelas de matriz mediante ANOVAs y análisis de componentes principales (ACP). Para analizar el efecto del clima sobre la composición de especies nativas utilicé análisis de correspondencia canónica (ACC). Los resultados indican que las paredes sur de los roquedales representan un microambiente más frío respecto tanto de las paredes norte como de las parcelas de matriz, apoyando la hipótesis planteada en el Capítulo 1 de que los roquedales nordpatagónicos serían un refugio de una paleoflora glacial antes extendida y actualmente restringida a ambientes más australes y fríos. Los resultados permiten inferir que los roquedales en la Patagonia aumentan la diversidad local y regional logrando la supervivencia de especies distintas a las que pueden habitar la matriz que los rodea gracias a sus características ambientales diferentes. El cambio climático actual podría afectar a los roquedales tanto como a la matriz de manera de que dejen de ser refugio para las especies que actualmente dependen de ellos

para su supervivencia local y regional. Sin embargo, podrían actuar como refugio para nuevas especies o como “stepping stones” o corredores que permitan la dispersión de especies entre ambientes favorables a través de una matriz desfavorable.

## Introducción

Los estudios sobre cambio climático prevén que las especies cambien su rango de distribución, pudiendo llegar muchas a extinguirse (Parmesan 1996; Peters y Darling 1985). La mariposa *Euphydryas editha* ya ha cambiado su distribución en Norteamérica debido a los efectos del calentamiento climático global (Parmesan 1996). En Noruega se observaron cambios en la composición y abundancia de la flora de alta montaña entre el 2001 y el 2008, atribuibles al calentamiento global (Michelsen et al. 2011). También se registró la extinción de especies de flora endémica en California (Scout et al. 2008). Se espera que ante los aumentos de temperatura que se prevén en los próximos años, la biota adaptada al frío quede refugiada en espacios cada vez más reducidos, especialmente la biota de alta montaña (Pauli et al. 2007). Esto sugiere la posibilidad de extinción de muchas especies altoandinas. Además se espera para la zona andina y extraandina un aumento de temperatura y del estrés hídrico, lo que puede aumentar la frecuencia de incendios afectando especialmente a las especies no adaptadas a los mismos (CONAMA 2006). Ya hay evidencias que indican una migración altitudinal hacia la cima de la montaña y una declinación de especies nivales o sub-nivales en su límite inferior en otras regiones del mundo (Walther et al. 2005; Pauli et al. 2007). Por lo tanto es importante priorizar el estudio y la protección de sitios que sirvan como refugio para estas especies.

Parte de estas especies amenazadas podrían refugiarse en ambientes localizados, como algunos sectores de roquedales y afloramientos rocosos (Clarke 2002b; Hunter 2003; Signell y Abrams 2006). Los roquedales muchas veces presentan características microclimáticas diferentes de la matriz que los rodea o están físicamente aislados de ciertos disturbios (Porembski et al. 1996; Burke 2002; Clarke 2002a; Milchunas y Noy-Meir 2002). Por ello podrían albergar relictos de una flora más extendida en el pasado, y funcionar como refugios en relación a cambios climáticos como el actual, tal como se ha visto para afloramientos de otras regiones del mundo (Burke et al. 1998; Wiser et al. 1996;

Larson et al. 2000) y se ha sugerido en el capítulo anterior. De esta manera, la distribución de algunas especies en estos hábitats especiales puede ser indicativa de respuestas potenciales de la vegetación y del rol de los roquedales frente al cambio climático global.

Las especies se encuentran adaptadas a las condiciones ambientales en las que se originaron. Si éstas se modifican más allá de lo que toleran sus características, se ven obligadas a modificar su distribución. En regiones áridas y semiáridas, la asociación entre los estreses térmico e hídrico genera un aumento de la temperatura foliar que puede llegar a ser letal para las especies no adaptadas a estas condiciones (Taiz y Zeiger 1998). Las adaptaciones al calor son similares a las adaptaciones al estrés hídrico: presencia de pelos y ceras en las hojas, enrollamiento y orientación vertical de las hojas, desarrollo de hojas pequeñas y disectadas o dimórficas (Ezcurra et al. 1997; Taiz y Zeiger 1998; Black y Prichard 2002). Cuando las especies se encuentran adaptadas a temperaturas bajas su aclimatación a ambientes muy cálidos es pobre, declinando su rendimiento con el aumento de temperatura (Taiz y Zeiger 1998), o siendo inviable su permanencia bajo esas condiciones.

Las adaptaciones al estrés hídrico también constituyen exaptaciones a la herbivoría de manera que las respuestas de las plantas al pastoreo dependen tanto de la historia de aridez como de la historia de pastoreo de cada sitio (Milchunas et al. 1988; Díaz et al 1999; Ezcurra 2002; Adler et al. 2004; Golluscio et al. 2011). En zonas semiáridas con una corta historia de pastoreo, la diversidad es baja y las especies no presentan adaptaciones particulares antiherbívoros (Milchunas et al. 1988). Si bien la historia de pastoreo por ganado doméstico en la Patagonia argentina es corta, la flora patagónica pudo haber coevolucionado con herbívoros nativos como los camélidos (representados actualmente por *Lama guanicoe*) (Ezcurra 2002) que alcanzaron densidades elevadas durante los últimos 10.000 años (Lauenroth 1998; Adler et al. 2004; Golluscio et al. 2011). Con la llegada de los colonizadores, el ganado doméstico vacuno, ovino y caprino reemplazó casi totalmente a los herbívoros nativos ejerciendo presiones de pastoreo diferentes en características e intensidad. Por lo tanto, podría esperarse que los roquedales estuvieran funcionando

también como refugio para especies no adaptadas a la herbivoría por ganado doméstico.

La capacidad de movimiento y adaptación de las especies no sólo depende de sus características; también influyen la disponibilidad de hábitat y limitaciones que impone la geografía (Lenoir et al. 2008; Angert et al. 2011). Se encontró que el período de dispersión de las semillas y el tiempo generacional (las herbáceas cambian más rápido que las leñosas) tienen un efecto positivo sobre el movimiento de las especies. En cambio, el rango de hábitat presenta un efecto negativo ya que especies más restringidas presentan un mayor corrimiento de su rango (Lenoir et al. 2008). Sin embargo, el poder explicativo de las características biológicas consideradas en estos estudios es muy bajo, por lo que otros factores estarían en juego (Angert et al. 2011).

Si la particularidad florística de los afloramientos nordpatagónicos respecto de la matriz que los rodea es la presencia de especies de distribución principalmente austral adaptadas al frío, actuando éstos así como refugios paleo-climáticos (Capítulo 1), debería encontrarse que los roquedales presentan ambientes más fríos que la matriz.

### ***Objetivo***

Evaluar el efecto de variables ambientales climáticas en los patrones de composición de especies observados a microescala y a escalas local y regional.

### ***Hipótesis y predicciones***

H1) Los afloramientos rocosos presentan diferencias microclimáticas entre las paredes norte y sur, de manera que pueden albergar especies distintas y con requerimientos diferentes en cada una de ellas.

P1) Las paredes norte de los afloramientos (más insoladas y afectadas por los vientos predominantes) presentarán mayores temperaturas y menor humedad que las sur en la interfase aire-suelo.

H2) Los afloramientos rocosos presentan microambientes más fríos o calientes y/o

más húmedos o secos que la matriz circundante, de manera que pueden albergar especies distintas a las que puede mantener la matriz.

P2) Las paredes de los afloramientos presentarán menores o mayores temperaturas y mayor o menor humedad que la matriz circundante en la interfase aire-suelo.

H3) La composición florística de los roquedales varía espacialmente en función de la variación regional de las variables climáticas.

P3) La composición florística de los roquedales será diferente a escala regional entre roquedales con diferencias en temperatura, precipitación y humedad.

## **Métodos**

### ***Recolección de datos***

En este capítulo relacioné los datos de composición de la flora de los roquedales con datos de las variables abióticas que podrían estar afectando los patrones de composición florística encontrados. Para obtener datos de clima a escala de micrositio sobre las paredes de los roquedales y a escala local sobre los roquedales y la matriz circundante coloqué sensores de temperatura y humedad (HOBBO H8 logger, Onset Computer Corporation, MA, USA). En cada sitio de estudio usé un sensor en la pared sur (S), otro en la pared norte (N) y otro en el centro de la parcela de matriz (M). Los sensores colocados sobre los roquedales los ubiqué en el medio de la pared correspondiente, a unos 50 cm del suelo, sobre una estaca de madera que, sostenida con rocas, sostenía el sensor lo más cerca posible de la pared. Cada sensor registró datos cada dos horas por día, durante un mes en verano, entre el 15 de enero y el 15 de febrero, y un mes en primavera, entre el 15 de octubre y el 15 de noviembre, de 2009. Los valores utilizados los calculé como los promedios de temperatura mínima ( $T^{\circ}\text{Min}$ ), media ( $T^{\circ}\text{Med}$ ) y máxima ( $T^{\circ}\text{Max}$ ) y humedad relativa (HR) para cada período. De esta manera obtuve un valor para primavera (Pr) y uno para verano (Vr) para cada variable en cada pared de roquedal y parcela de matriz asociada. La elección de los momentos para medir las variables climáticas a escala de micrositio y local se fundamentaron en las características del clima regional, con un marcado período de sequía en verano y probabilidad de heladas casi todo el año. Seleccioné el mes de primavera sobre la base de que es el momento del inicio del crecimiento de las plantas y puede ser especialmente afectado por las precipitaciones (nevadas tardías) y las bajas temperaturas (heladas), y el de verano porque es el final del período de crecimiento y puede ser afectado especialmente por las bajas precipitaciones (déficit hídrico) y altas temperaturas (perjudiciales para el funcionamiento metabólico). Debido a restricciones de presupuesto no conté con la cantidad necesaria de sensores para todos los sitios de estudio, por lo que

elegí colocar 63 sensores en 21 sitios espaciados en el área de estudio, uno en cada parcela de muestreo (pared sur, norte y parcela de matriz), abarcando la mayor representatividad posible a escala geográfica. En el verano, 12 sensores no registraron correctamente los datos o aparecieron rotos presumiblemente debido al ganado. Por lo tanto sólo 11 sitios tuvieron datos completos de sus paredes norte y sur y la matriz correspondiente, mientras que 10 sitios más tuvieron datos disponibles para una o dos de las parcelas solamente. En la primavera siguiente pude entonces colocar 51 sensores. En primavera nueve sensores no registraron correctamente los datos o aparecieron rotos, es decir que nueve sitios de estudio tuvieron sensores que colectaron datos en las tres parcelas mientras que 9 sitios más sólo tuvieron datos para una o dos de sus parcelas.

A escala regional utilicé datos de las principales variables bioclimáticas: temperatura media anual, estacionalidad intraanual en la temperatura (calculada como la desviación estándar de la temperatura media anual, multiplicada por cien), y precipitación media anual de la base de datos WorldClim (disponible en [www.worldclim.org](http://www.worldclim.org)). Ésta es una base digital de superficies climáticas globales elaborada a partir de datos de los últimos 10 años de estaciones meteorológicas, interpolados para alcanzar una resolución espacial de 1 km<sup>2</sup>. Estos datos pueden ser extraídos para cualquier sitio de la tierra, excluyendo la Antártida, mediante la utilización de un GIS u otro programa similar (Hijmans et al. 2005). A partir de las coordenadas geográficas de cada parcela de muestreo, extraje de cada grilla los valores de las variables climáticas para cada una de los sitios de estudio utilizando el programa ArcView 3.2.

### ***Análisis de datos***

Para detectar ejes de ordenamiento de los sitios de estudio a escala de micrositio sobre la base de las variables ambientales tomadas por los sensores usé análisis de componentes principales (ACP), mientras que para analizar las diferencias o similitudes entre sitios en los valores de las variables registradas por los sensores a escala de micrositio y a escala local utilicé análisis de varianza (ANOVAs).

Luego realicé análisis de correspondencias destendenciados (ACD) y análisis de correspondencias canónicos (ACC) para estudiar los datos de composición de especies en función de las variables ambientales (ter Braak y Smilauer 1998). La similitud entre el ordenamiento resultante de ambos análisis indica que las variables seleccionadas son adecuadas para explicar el patrón de ordenamiento. A escala de micrositio analicé la composición florística de las paredes norte y sur en función de la temperatura y humedad registradas *in situ* durante el verano y la primavera de 2009 ( $T^{\circ}\text{Min Pr}$ ,  $T^{\circ}\text{Med Pr}$ ,  $T^{\circ}\text{Máx Pr}$ ,  $T^{\circ}\text{Min Vr}$ ,  $T^{\circ}\text{Med Vr}$ ,  $T^{\circ}\text{Máx Vr}$ , HR Pr, HR Vr). A escala local comparé la composición florística de las paredes de los roquedales con la de las parcelas de la matriz en función de las variables registradas con los sensores *in situ*. A escala regional analicé la composición de cada afloramiento en función de la temperatura media ( $T^{\circ}\text{Med}$ ), mínima ( $T^{\circ}\text{Min}$ ) y máxima ( $T^{\circ}\text{Máx}$ ) anual, de la estacionalidad intraanual en la temperatura (Var  $T^{\circ}$ ), y de la precipitación media anual (Prec) obtenidas de WorldClim. También realicé estos mismos análisis para las parcelas de la matriz.

## Resultados

### *Escala de micrositio*

#### *Características climáticas de las paredes norte y sur*

El ACP de micrositios según sus características microclimáticas muestra que las paredes norte son en general más cálidas (aunque no necesariamente más secas) que las paredes sur, tanto en primavera como en verano (Fig. 1-2). También se observa que los roquedales son más similares entre sí respecto a la temperatura y humedad durante la primavera que durante el verano (Fig. 1-2). Los resultados además indican que en primavera las temperaturas mínimas y la humedad relativa de las paredes de los roquedales se encuentran correlacionadas (Fig. 1). En verano las temperaturas máxima y mínima de las paredes se correlacionan entre sí pero no con la humedad relativa (Fig. 2). Considerando ambas estaciones, las paredes norte y sur de los roquedales forman grupos claramente diferentes. El eje 1 está asociado a la temperatura: hacia el extremo negativo se ubican las paredes orientadas al norte, con mayores temperaturas medias y máximas en primavera y verano, pero con valores variables de humedad. A lo largo del eje 2 se observa un gradiente desde paredes de roquedales con menor humedad en primavera hacia el extremo negativo, a paredes de roquedales más húmedas en primavera hacia el extremo positivo (Fig. 3).

Los ANOVAs (Fig. 4-5) muestran que las temperaturas máximas de primavera y verano (Primavera:  $F_{(1,27)}=12.25$ ,  $p \leq 0,01$ ; Verano:  $F_{(1,27)}=7.12$ ,  $p=0,013$ ) así como la temperatura media de primavera ( $F_{(1,27)}=6,03$ ;  $p=0,021$ ) son mayores en las paredes norte que en las paredes sur. La temperatura mínima y la humedad relativa no muestran diferencias entre las paredes en ninguna de las estaciones estudiadas ( $T^{\circ}\text{Med Vr}$ :  $F_{(1,27)}=2,89$ ;  $p=0,10$ ;  $T^{\circ}\text{Min Pr}$ :  $F_{(1,27)}=0,87$ ;  $p=0,36$ ;  $T^{\circ}\text{Min Vr}$ :  $F_{(1,27)}=1,96$ ;  $p=0,17$ ;  $\text{HR Pr}$ :  $F_{(1,27)}=0,01$ ;  $p=0,92$ ;  $\text{HR Vr}$ :  $F_{(1,27)}=3,07$ ;  $p=0,09$ ).

*Composición florística de las paredes en relación a las variables ambientales*

El ACD de las paredes muestra un ordenamiento de las paredes norte y sur según su flora que se relaciona en mayor medida con la temperatura mínima de verano (Fig. 6). La inercia total de los datos es 5,557 y el porcentaje de varianza acumulado de la relación especies-variables ambientales en los primeros dos ejes= 19,6. El ACC muestra una inercia total de 5,55 con eigenvalores de 0,286 para el eje 1 y 0,203 para el eje 2 (Fig. 7). El porcentaje de varianza acumulada en los dos primeros ejes = 51,9. Si bien la composición florística de las paredes norte y sur no es muy diferente, puede verse que la variación en la composición de especies de las paredes está determinada principalmente por gradientes de humedad relativa de verano y temperatura mínima de primavera (Fig. 7, Tabla 1). Además, hacia el extremo negativo del eje 1 y positivo del eje 2 se ubica un grupo de paredes sur que coinciden con una menor temperatura mínima de primavera y corresponden a sitios del este del área de estudio. En el resto del ordenamiento se ubican las paredes norte y sur mezcladas.

***Escala local***

*Características climáticas de sitios de roquedal y matriz*

Las paredes sur presentan menores temperaturas máximas tanto en primavera como en verano, respecto de las paredes norte y de las parcelas de matriz (Primavera:  $F_{(2, 39)}=9,54$ ,  $p\leq 0,001$ ; Verano:  $F_{(2, 43)}=4,36$ ,  $p=0,019$ ) así como en la temperatura media de primavera ( $F_{(2, 39)}= 5,10$ ;  $p=0,01$ ; Fig. 8-9). En cambio en verano, las parcelas de matriz tienen temperaturas mínimas menores que los roquedales, tanto respecto de las paredes norte como de las sur ( $F_{(2, 43)}=11,47$ ,  $p\leq 0,001$ ; Fig. 9). El resto de las variables analizadas no muestran diferencias entre las paredes y la matriz o las paredes entre sí ( $T^{\circ}\text{Med Vr}$ :  $F_{(2, 43)}= 2,8$ ,  $p=0,07$ ;  $T^{\circ}\text{Min Pr}$ :  $F_{(2, 39)}= 0,28$ ,  $p=0,76$ ;  $\text{HR Pr}$ :  $F_{(2, 39)}= 0,27$ ;  $p=0,76$ ;  $\text{HR Vr}$ :  $F_{(2, 43)}= 2,24$ ;  $p=0,12$ ).

*Composición florística de sitios en relación a las variables ambientales*

El ACD de los sitios de matriz y de roquedal (Fig. 10) muestra una inercia total de los datos de 5,683 con un porcentaje de varianza acumulada para la relación especies-variables = 34. El ordenamiento agrupa las parcelas de matriz hacia los extremos negativos de los ejes, asociadas a una mayor temperatura mínima de primavera, y las paredes de los roquedales hacia el extremo positivo de los ejes asociadas a una mayor humedad relativa en primavera y mayor temperatura mínima de verano (Fig. 10). El ACC muestra una inercia total de 5,737 (Fig. 11) y un porcentaje de varianza acumulada para la relación especies-variables = 42,3. El ordenamiento indica que las paredes norte y sur tienden a ubicarse hacia el extremo positivo del eje 1 y 2, mientras que las parcelas de matriz hacia los extremos negativos opuestos (Fig. 11). El eje 1 está asociado a la temperatura mínima de verano, la cual es la única significativa en el ordenamiento (Tabla 2) mientras que la temperatura máxima de verano se asocia al eje 2 y es marginalmente significativa (Tabla 2).

***Escala regional***

El ACD de los roquedales en función de su composición florística muestra una inercia total de los datos de 4,795. El ordenamiento los roquedales en el plano está asociado a gradientes en la precipitación y en la temperatura con los roquedales más fríos hacia el extremo negativos del eje 2, y los roquedales más húmedos hacia los extremos positivos de ambos ejes (Fig. 12). El ordenamiento de los roquedales en función de su composición florística y sus características ambientales (ACC) muestra una inercia total igual a 5,655 con un porcentaje de variación en la relación especies-variables ambientales acumulado en los dos primeros ejes = 77,3 (Fig. 13). El test de permutaciones de Monte Carlo indica que la precipitación y la temperatura máxima son significativas en el ordenamiento (Tabla 3). Se quitaron del análisis por estar correlacionadas (factor de inflación >20) las temperaturas media y mínima. La precipitación está asociada al eje 2 (correlación interset= -0,76) al igual que la temperatura máxima (correlación = -0,70). La variación de la temperatura

colabora poco al ordenamiento en el plano formado por los dos primeros ejes, ya que está asociada al eje 3 (correlación interser= -0.79).

Se forman 4 grupos de roquedales (Fig. 13). Uno, en el extremo negativo del eje 1 y hacia el extremo positivo del eje 2 agrupa roquedales que presentan mayor variación en la temperatura y menor precipitación media anual. La mayoría de los mismos se encuentran en la zona esteparia, en el este del área de estudio. Otro grupo, ubicado hacia el extremo opuesto, agrupa roquedales de mayor precipitación y menor variación en la temperatura, aunque hay que recordar que dicha variable aporta poco al ordenamiento analizado en este plano. Se trata de roquedales ubicados en la zona de matorral, en el noroeste del área de estudio. Un tercer grupo se forma hacia el extremo positivo de ambos ejes, hacia donde disminuye la temperatura máxima y las precipitaciones son intermedias. Son roquedales ubicados hacia el sur. El cuarto grupo, en el centro del plano, incluye roquedales caracterizados por valores medios de las variables consideradas, los cuales a su vez se localizan en el centro, del área de estudio.

## Discusión

Los análisis de este capítulo mostraron que las paredes sur de los roquedales se diferencian de las paredes norte por presentar temperaturas medias máximas menores. Las variables climáticas estudiadas afectan la composición de especies de los roquedales nordpatagónicos de forma diferente según la escala de estudio. A escala regional, la composición de los roquedales responde a un gradiente geográfico oeste-este que se relaciona con la gran variación en la precipitación y en las temperaturas existentes en la región (Paruelo et al. 1998; Speziale et al. 2010). A microescala y escala local, las menores temperaturas máximas que caracterizan a las paredes sur de los roquedales, tanto en invierno como en verano, determinan diferencias florísticas. Estas condiciones microclimáticas más frescas que las de las paredes norte y de la matriz podrían estar favoreciendo la presencia de especies de distribución más austral adaptadas a climas fríos como se postuló en el Capítulo 1. Esto apoyaría las hipótesis planteadas en este Capítulo, proponiendo que los roquedales presentan diferencias microclimáticas entre las paredes norte y sur, y que presentan microambientes distintos a la matriz que los rodea, permitiendo la presencia de otras especies.

Sin embargo, no todas las predicciones se cumplieron. A pesar de la gran variación en humedad relativa entre las paredes de los roquedales, la falta de diferencias en humedad entre las paredes norte y sur y la matriz podría deberse al efecto de las diferencias regionales en precipitación que oscurecerían las tendencias a nivel local y de micrositio. También podría estar influenciada por la manera de medir la variable, ya que en roquedales tipo acantilado se encontró que hay un mayor volumen de agua disponible que en los alrededores pero por un período corto de tiempo (Larson et al. 2000). De todos modos es importante tener en cuenta que los roquedales son ambientes complejos, y que nuestros resultados son generalidades ya que no hemos analizado la variación extrema que puede encontrarse en micrositos a una escala espacial menor de la que estudiamos (Larson et al.

2000).

Los resultados también apoyan la hipótesis propuesta en el Capítulo 1 de que los roquedales de la región de estudio podrían estar actuando como refugios paleo-climáticos para especies que se distribuían extensivamente en la zona durante la época glacial, con aproximadamente 4°C menos de temperatura que la actual (Markgraf 1991). La mayor temperatura mínima de verano en roquedales en relación con la matriz podría deberse a que los mismos, por las características de inercia térmicas de las rocas, mantienen temperaturas moderadas respecto a los alrededores (Larson et al. 2000). La matriz de matorral, y sobre todo la de estepa, por ser ambientes poco protegidos y abiertos, presentan en cambio oscilaciones amplias de temperatura (Speziale 2006). Esta menor temperatura mínima en la matriz no invalida que los roquedales sean refugio para especies adaptadas al frío. Posiblemente, las altas temperaturas máximas en verano registradas en la matriz limiten la presencia de las especies que se refugian en las paredes sur. Esto podría deberse a que especies adaptadas al frío no se aclimatan bien a ambientes con altas temperaturas, las que pueden llegar a ser letales para ellas (Taiz y Zeiger 1998).

El apoyo a la hipótesis de refugio climático no excluye la posibilidad de que los roquedales también funcionen como refugio contra el ganado y/o el fuego. La ausencia en las parcelas de matriz de varias especies presentes en los roquedales, incluyendo numerosas gramíneas (Capítulo 1) podría también deberse a que son especies no adaptadas al fuego o a la herbivoría, o que esté operando algún otro factor que impida la presencia de las mismas en la matriz. La interacción entre herbívoros y fuego afecta las comunidades vegetales (Veblen et al. 1992b; Relva y Veblen 1998; Raffaele y Veblen 2001). El área de estudio fue quemada con frecuencia tanto por los cazadores nativos de la Patagonia como por los primeros colonos durante los siglos XVII y XVIII, alcanzando la frecuencia máxima a mediados del siglo XIX (Veblen et al. 1992b). Asimismo, el incremento en la variación climática interanual observado en la misma época indica que el aumento de la frecuencia de fuego se debe tanto a causas antrópicas como climáticas (Veblen et al. 2003). Respecto a la herbivoría, Lauenroth (1998) propuso que la flora patagónica habría estado sujeta a una

larga coevolución con los guanacos, por lo cual estaría adaptada al ramoneo. Sin embargo, luego de que los europeos se instalaron en forma permanente en la región en la década de 1880, en algunas zonas tanto los incendios provocados como la herbivoría por ganado doméstico alcanzaron niveles nunca antes logrados por la naturaleza o los pueblos originarios (Veblen y Lorenz 1988; Veblen et al 1992a).

Si bien no encontramos diferencias en formas de vida (Capítulo 1), otras características de las especies podrían ser indicativas de adaptaciones al fuego y a la herbivoría como la capacidad de rebrote (por ej., Clarke 2002; Veblen et al. 1992a; Ghermandi et al. 2004). En la zona de matorral del área de estudio, se sabe que las especies en general tienen capacidad de rebrote, lo que indica una adaptación al fuego y/o a la herbivoría (Raffele y Veblen 1998; Ghermandi et al. 2004). Pero como se ha visto en Australia, los incendios resultan menos frecuentes en los roquedales que en la matriz que los rodea debido a la barrera física que éstos imponen (Clarke 2002a). Por lo tanto, las especies exclusivas de roquedales no necesitan estar adaptadas al fuego, y entre ellas puede haber especies semilleras obligadas. Sin embargo, en Australia, Hunter (2003) encontró que si se consideran sólo las especies exclusivas de roquedales, la forma reproductiva predominante es el rebrote, que le permite a las especies colonizar ambientes edáficos y climáticos extremos como son los afloramientos rocosos (sin embargo ver Clarke 2002b; Prembski 1996). Por lo tanto, la estrategia de rebrote puede ser tanto una adaptación al fuego, a la herbivoría, y/o a los ambientes hostiles. Es así que el uso de las adaptaciones de las especies a ambientes hostiles, como el rebrote, no permite distinguir si los datos apoyan la hipótesis de refugio contra el fuego y la herbivoría, y la hipótesis de adaptación a ambientes hostiles

Otra característica que podría indicar que los roquedales podrían servir de refugio contra la herbivoría de ganado doméstico es la mayor riqueza de especies de gramíneas respecto de la matriz (Soriano 1948; Capítulo 1). En particular, la composición de especies cambia hacia especies menos palatables en presencia de ganado, y se ha visto un retrocambio hacia dominancia de especies palatables y más inflamables en ausencia de

ganado (Veblen et al. 1992a; Raffaele y Veblen 2001). Sin embargo, los datos existentes sobre palatabilidad e inflamabilidad abarcan pocas especies en relación al total encontrado en este estudio (Veblen et al. 1992a; Ghermandi et al. 2004; Velasco y Siffredi 2009; Siffredi et al. 2010). Tampoco hay información sobre la presencia de defensas anti-herbívoro químicas y/o mecánicas para la mayoría de las especies de la región. No obstante, entre las especies estudiadas de la Patagonia, se vio que incluso aquellas con defensas mecánicas como las espinas reducen su cobertura con la presencia de ganado vacuno o lanar (Bisigato y Bertiller 1997), lo cual complicaría el apoyo a la hipótesis basándose en la presencia de defensas. Por lo tanto, un análisis acerca de la posibilidad de que los roquedales nordpatagónicos estén actuando como refugio contra los herbívoros o el fuego como se ha hecho en otras partes del mundo es todavía inviable (Clarke 2002b). Sin embargo se menciona que los roquedales de la región de la estepa en el noroeste de la Patagonia funcionan como refugio del fuego para *Austrocedrus chilensis*, y *Fabiana imbricata* también suele asociarse a los roquedales (Ghermandi et al. 2010; Oddi et al. 2010). Aunque sí sería interesante estudiar a futuro la palatabilidad y defensas antiherbívoros de las gramíneas presentes en los roquedales respecto de la matriz para dilucidar esta función de refugio de los roquedales. Sería importante determinar si ante disminuciones en las cargas ganaderas o cambios de uso de la tierra, estas especies podrían servir como fuente para restaurar la matriz.

Sin embargo, sí encontramos apoyo en nuestros resultados a la hipótesis de refugio climático. Frente a cambios climáticos pasados en la región como el del último período glacial, especies leñosas como el notro (*Embothrium coccineum*), el alerce (*Fitzroya cupressoides*) y la lenga (*Nothofagus pumilio*), o herbáceas como *Calceolaria polyrhiza* e *Hypochoeris incana*, se refugiaron en ambientes libres de hielo, pudiendo luego comenzar la recolonización postglaciaria desde allí (Premoli et al. 2000; Souto y Premoli 2007; Tremetsberger et al. 2009; Cosacov et al. 2010; Premoli et al. 2010; Vidal-Russell et al. 2011). En el Hemisferio Sur, las respuestas dominantes frente al calentamiento observado durante los períodos interglaciares han sido cambios en elevación y expansión a partir de

múltiples refugios (Markgraf et al. 1995; Premoli et al. 2010 y citas allí). Sin embargo, la respuesta es especie-específica y por ejemplo, *Hypochoeris incana* y ciertas especies de *Hordeum* habrían estado ampliamente distribuidas durante la época glacial, viéndose más o menos restringida su distribución frente al calentamiento y la aridización posterior (Tremetsberger et al. 2009). En relación a esto, las especies más microtérmicas serían las más afectadas por aumentos en la temperatura. Los estudios sobre el efecto del cambio climático actual ya indican cambios en la biota debidos a al aumento de la temperatura y del estrés hídrico (Walther et al. 2005; Pauli et al. 2007). Un metaanálisis sobre 279 especies del Hemisferio Norte, Costa Rica y la Antártida, indica una migración hacia los polos a una tasa de 6,1 kilómetros por década (Parmesan y Yohe 2003). En Sudamérica se proyecta un aumento en la temperatura de 2 a 6°C para el 2100, siendo las especies mejor adaptadas a las características proyectadas de los nuevos biomas aquellas típicas de las praderas tropicales y subtropicales (Salazar et al. 2007).

La identificación de refugios climáticos debería ser considerada en la selección de áreas candidatas para la conservación (Rose y Burton 2011). Esto resulta particularmente importante frente a un panorama de cambio global, donde los ambientes disponibles para las especies se encuentran cada vez más fragmentados (Laurence y Williamson 2001; Opdam y Wascher 2004). En el Hemisferio Sur, las especies de zonas frías se encuentran especialmente amenazadas. Por lo tanto, estrategias de conservación eficaces deberían contemplar la protección de los afloramientos rocosos, tanto como refugios presentes y futuros o como “stepping stones” que favorezcan la dispersión de especies vegetales hacia ambientes que les sean aptos a través de una matriz hostil.

**Tablas**

Tabla 1. Determinantes climáticos de la variación a escala de micro-sitio en la composición de especies de las paredes norte y sur de los roquedales. Efectos condicionales (habilidad para explicar el patrón de composición de especies considerando el efecto de otras variables exploratorias) de cada variable resultante del ACC ordenando la composición de especies vegetales presentes en los roquedales. P=probabilidad asociada a la prueba. \*= P< 0.05.  $\lambda A$ = varianza adicional explicada al momento de ser incluida en el modelo. F=estadístico calculado por la prueba.

<i>Variable</i>	<i><math>\lambda A</math></i>	<i>P</i>	<i>F</i>
HR Vr	0,22	0,024*	1,36
T°Min Pr	0,21	0,062	1,30
T°Máx Pr	0,21	0,058	1,33
HR Pr	0,20	0,096	1,29
T°Máx Vr	0,14	0,458	0,88
T°Med Pr	0,15	0,472	0,98
T°Min Vr	0,15	0,538	0,95

Tabla 2. Determinantes climáticos de la variación local en la composición de especies de las paredes norte y sur de los roquedales y de las parcelas de matriz. Efectos condicionales (habilidad para explicar el patrón de composición de especies considerando el efecto de otras variables exploratorias) de cada variable resultante del ACC ordenando la composición de especies vegetales presentes en los roquedales. P=probabilidad asociada a la prueba. \*=  $P < 0.05$ .  $\lambda A$ = varianza adicional explicada al momento de ser incluida en el modelo. F=estadístico calculado por la prueba.

<i>Variable</i>	<i><math>\lambda A</math></i>	<i>P</i>	<i>F</i>
T°Min Vr	0,20	0,004*	1,70
T°Máx Vr	0,14	0,056	1,27
HR Vr	0,15	0,100	1,25
T°Min Pr	0,12	0,284	1,10
T°Med Pr	0,12	0,366	1,05
HR Pr	0,12	0,466	1,01
T°Máx Pr	0,12	0,276	1,06

Tabla 3. Determinantes climáticos de la variación regional en la composición de especies de los roquedales. Efectos condicionales (habilidad para explicar el patrón de composición de especies considerando el efecto de otras variables exploratorias) de cada variable resultante del ACC ordenando la composición de especies vegetales presentes en los roquedales. P=probabilidad asociada a la prueba. \*= P< 0.05.  $\lambda A$ = varianza adicional explicada al momento de ser incluida en el modelo. F=estadístico calculado por la prueba.

<i>Variable</i>	<i><math>\lambda A</math></i>	<i>P</i>	<i>F</i>
Prec	0,24	0,002*	1,99
T°Máx	0,23	0,002*	2,00
Var T°	0.17	0,088	1,42

## **Figuras**

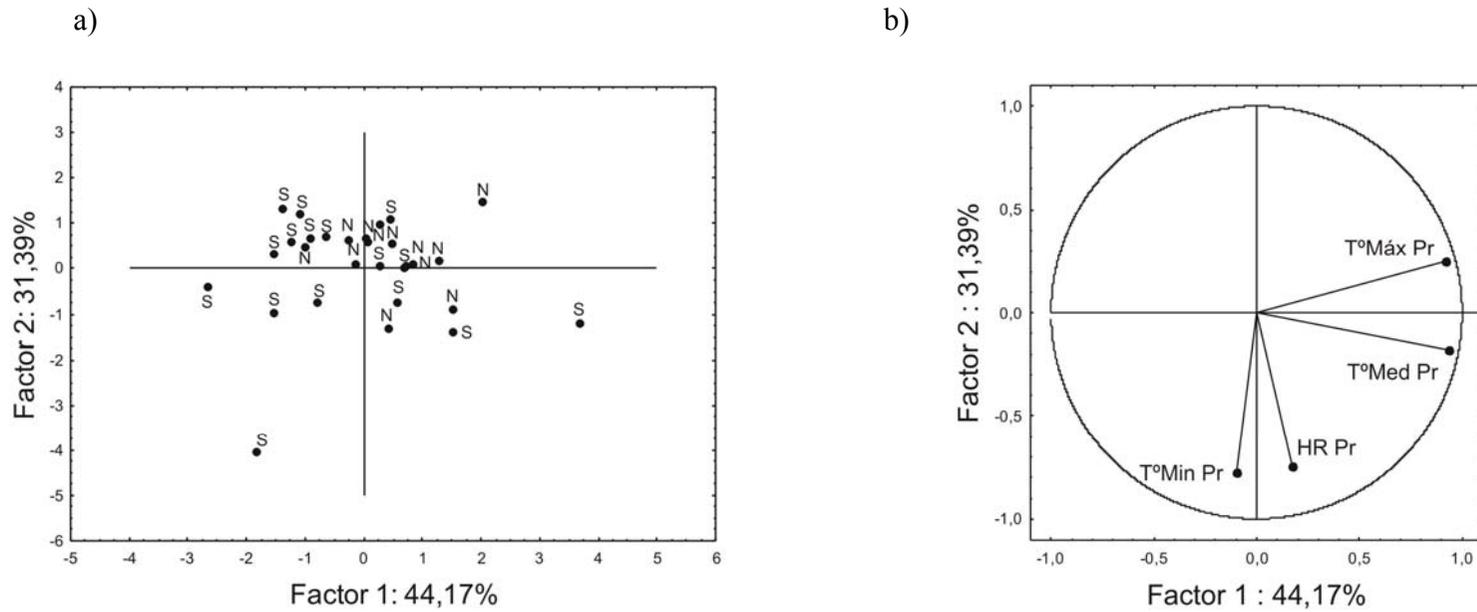


Figura 1: Características microclimáticas de los roquedales en primavera. ACP ordenando las paredes norte y sur de los roquedales en función de variables climáticas registradas con los sensores de temperatura y humedad durante la primavera. a) proyección de los valores de los sitios sobre los factores de ordenamiento 1 y 2; b) proyección de los valores de las variables sobre los factores de ordenamiento 1 y 2.

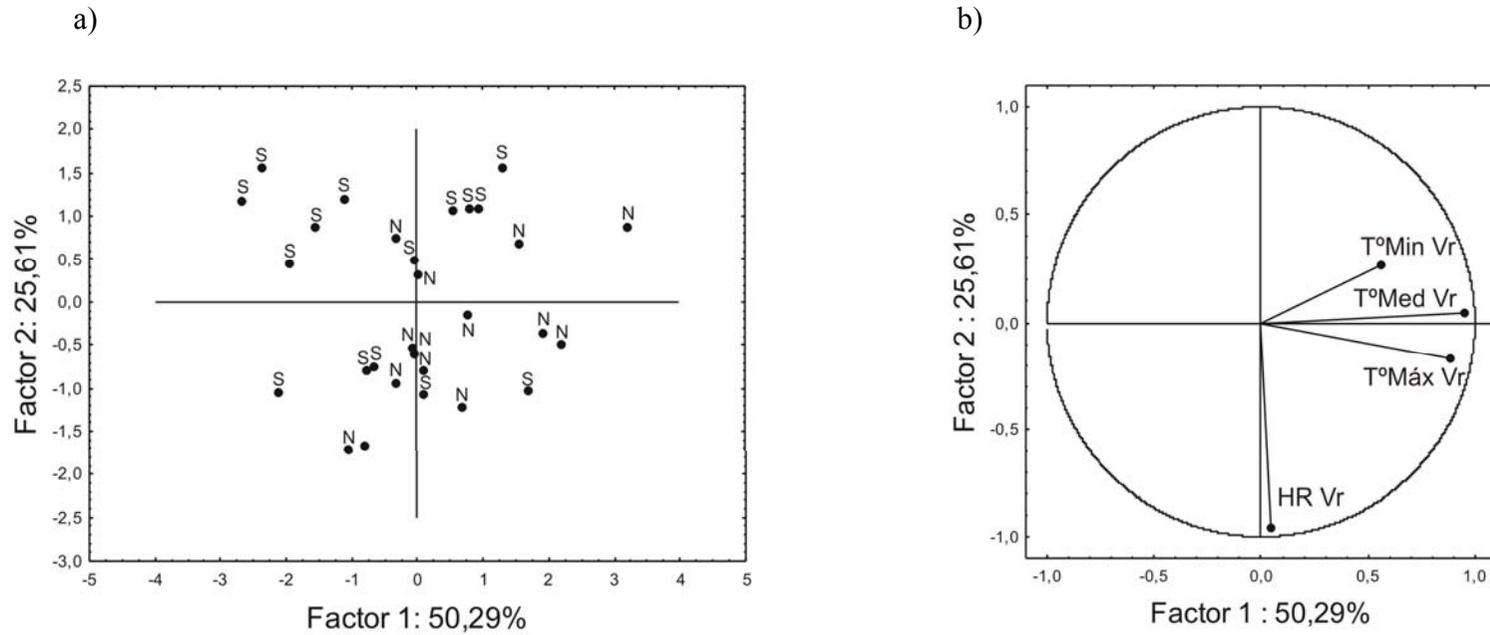


Figura 2: Características microclimáticas de los roquedales en verano. ACP ordenando las paredes norte y sur de los roquedales en función de variables climáticas registradas con los sensores de temperatura y humedad durante el verano. a) proyección de los valores de los sitios sobre los factores de ordenamiento 1 y 2; b) proyección de los valores de las variables sobre los factores de ordenamiento 1 y 2.

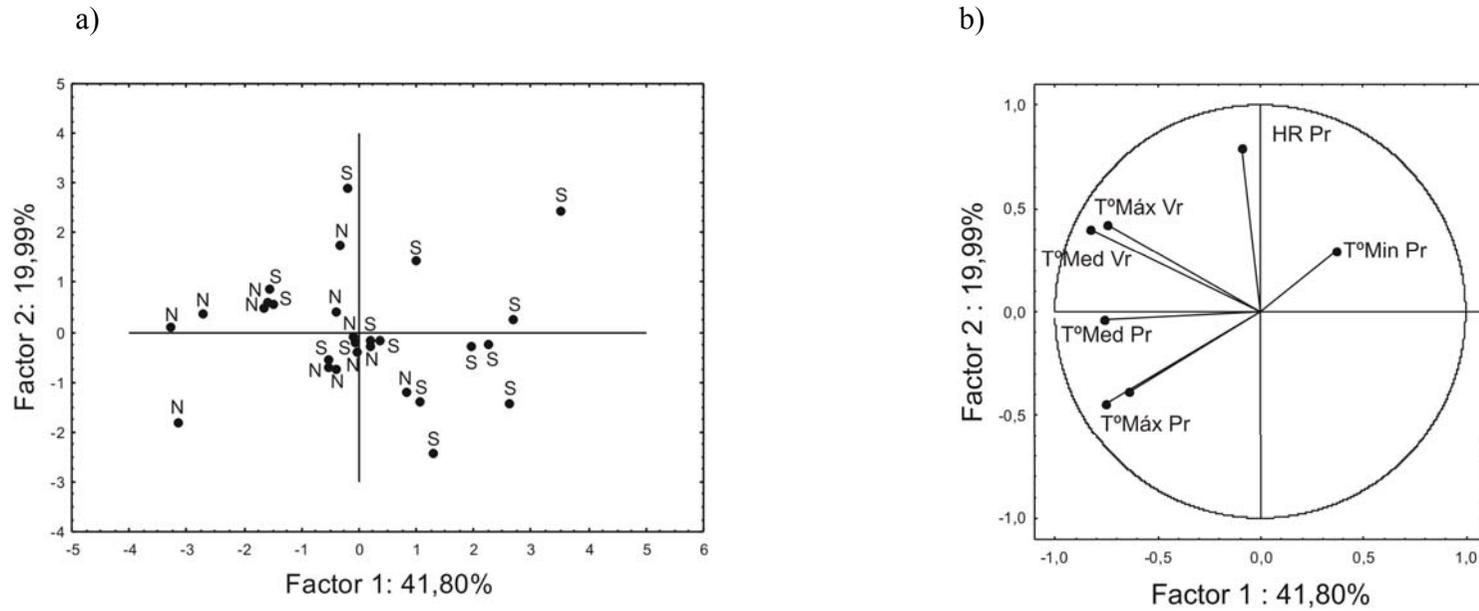


Figura 3: Características microclimáticas de los roquedales. ACP ordenando las paredes norte y sur de los roquedales en función de variables climáticas registradas con los sensores de temperatura y humedad durante primavera y verano. a) proyección de los valores de los sitios sobre los factores de ordenamiento 1 y 2; b) proyección de los valores de las variables sobre los factores de ordenamiento 1 y 2.

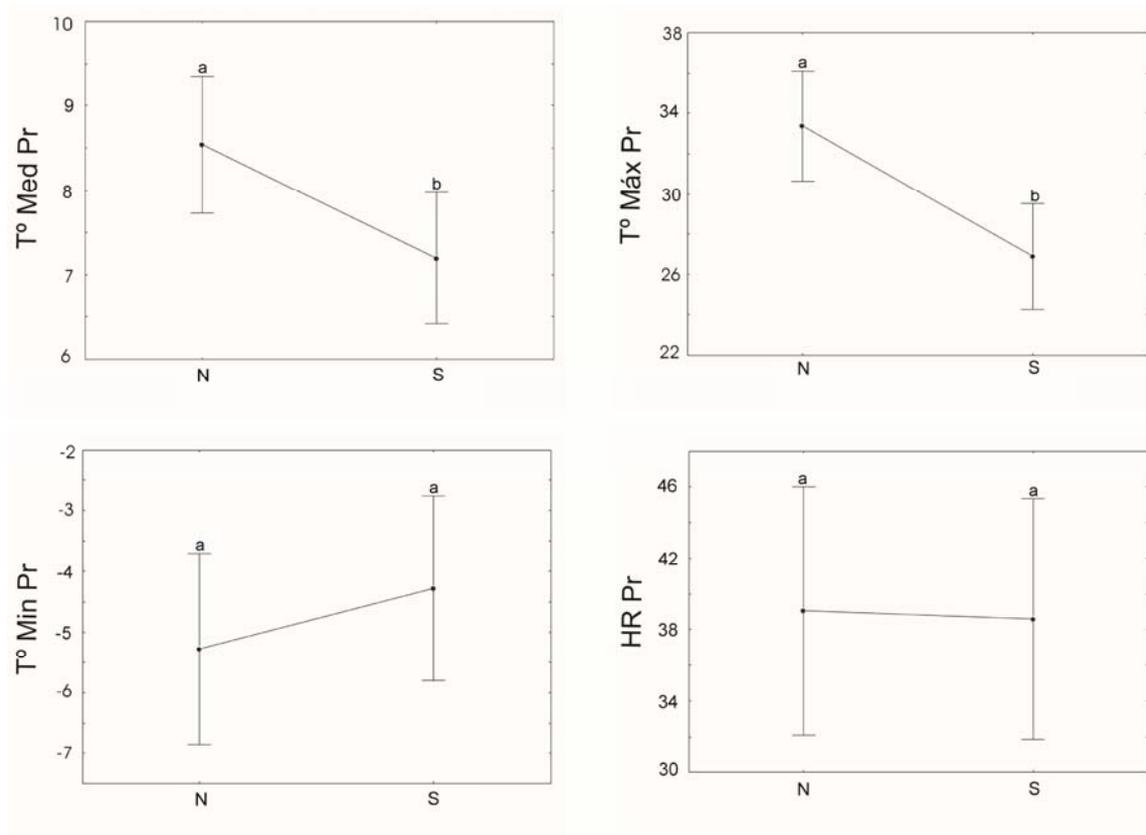


Figura 4: Diferencias entre las paredes sur (S) y norte (N) de los roquedales respecto de las variables climáticas registradas por los sensores durante la primavera (de arriba-abajo y de izquierda a derecha): temperatura media de primavera (T°Med Pr), temperatura máxima de primavera (T°Máx Pr), temperatura mínima de primavera (T°Min Pr), humedad relativa de primavera (HR Pr). N= paredes norte y S= paredes sur. Las barras denotan el error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas.

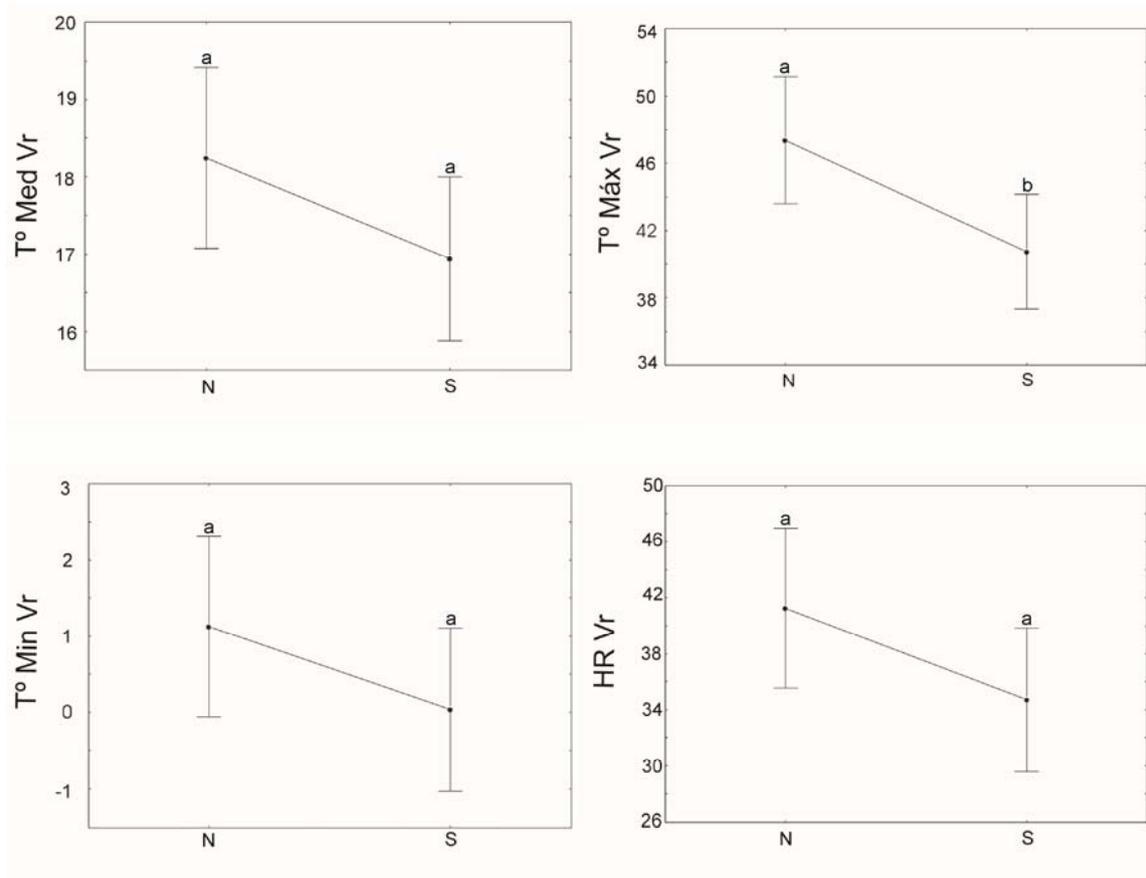


Figura 5: Diferencias entre las paredes sur (S) y norte (N) de los roquedales respecto de las variables climáticas registradas por los sensores durante el verano (de arriba-abajo y de izquierda a derecha): temperatura media de verano ( $T^{\circ}\text{Med Vr}$ ), temperatura máxima de verano ( $T^{\circ}\text{Máx Vr}$ ), temperatura mínima de verano ( $T^{\circ}\text{Min Vr}$ ), humedad relativa de verano (HR Vr). Las barras denotan el error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas.

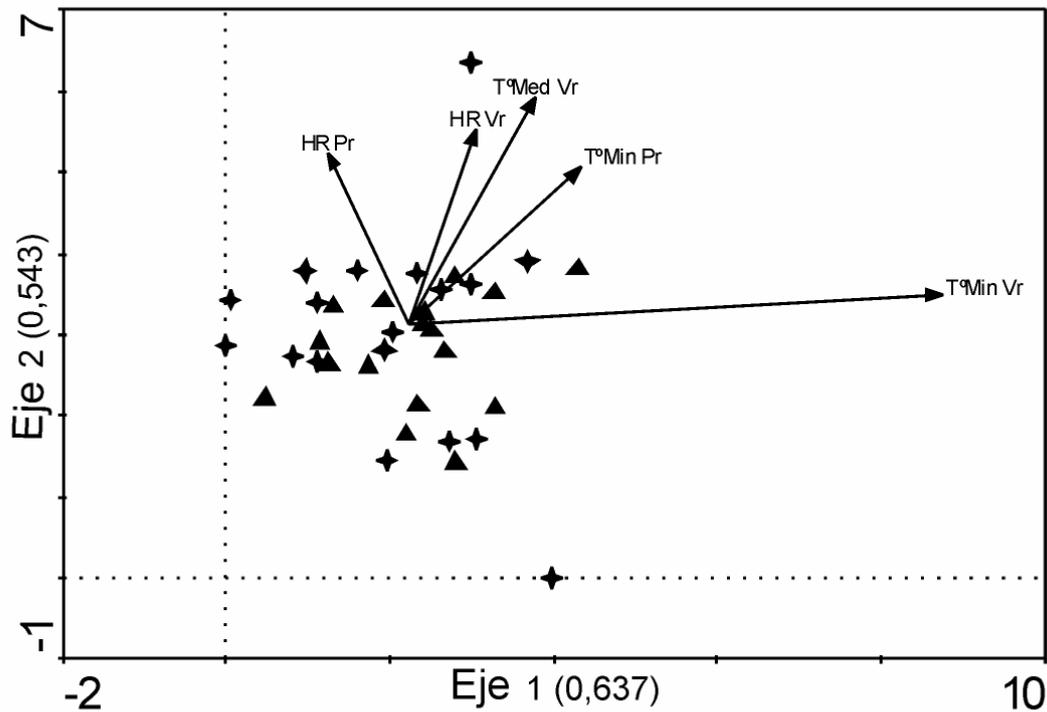


Figura 6: Relación entre la flora de las paredes de los roquedales y sus características microclimáticas. ACD proyectando en el plano del ordenamiento las paredes norte (triángulos) y sur (estrellas) en función de su composición florística. Las características ambientales registradas con los sensores de temperatura y humedad son proyectadas como variables suplementarias: temperatura mínima (TMin Vr) y media de verano (T°Med Vr), temperatura mínima de primavera (T°Min Pr), y humedad relativa de primavera y verano (HR Pr y HR Vr respectivamente).

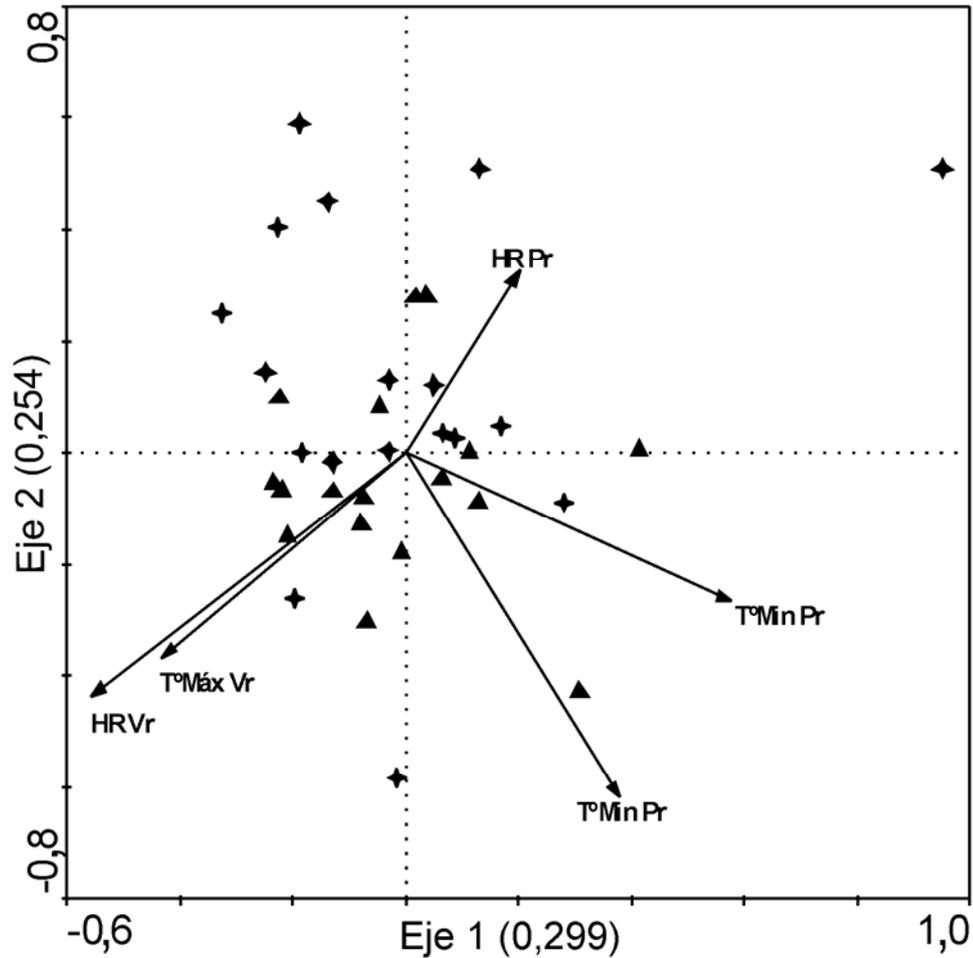


Figura 7: Relación entre la flora de las paredes de los roquedales y sus características microclimáticas. ACC proyectando en el plano del ordenamiento de las paredes norte (triángulos) y sur (estrellas) en función de su composición florística y de las características ambientales registradas con los sensores de temperatura y humedad: temperatura mínima de primavera ( $T^{\circ}\text{Min Pr}$ ) y verano ( $T^{\circ}\text{Min Vr}$ ), temperatura máxima de verano ( $T^{\circ}\text{Máx Vr}$ ), y humedad relativa de primavera (HR Pr) y verano (HR Vr).

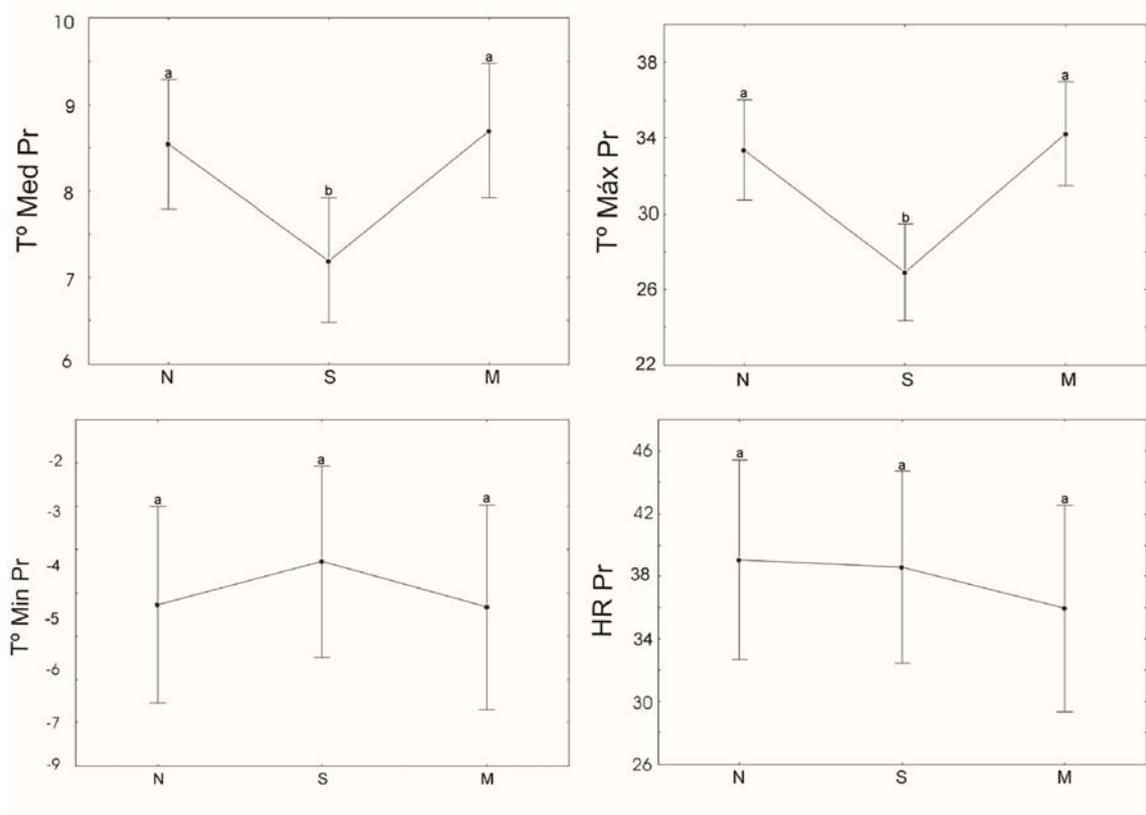


Figura 8. Diferencias entre las paredes norte (N), sur (S) y las parcelas de matriz (M) respecto de las variables climáticas registradas por los sensores durante la primavera (de arriba-abajo y de izquierda a derecha): temperatura media de primavera ( $T^{\circ}\text{Med Pr}$ ), temperatura máxima de primavera ( $T^{\circ}\text{Máx Pr}$ ), temperatura mínima de primavera ( $T^{\circ}\text{Min Pr}$ ), humedad relativa de primavera ( $\text{HR Pr}$ ). Las barras denotan el error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas.

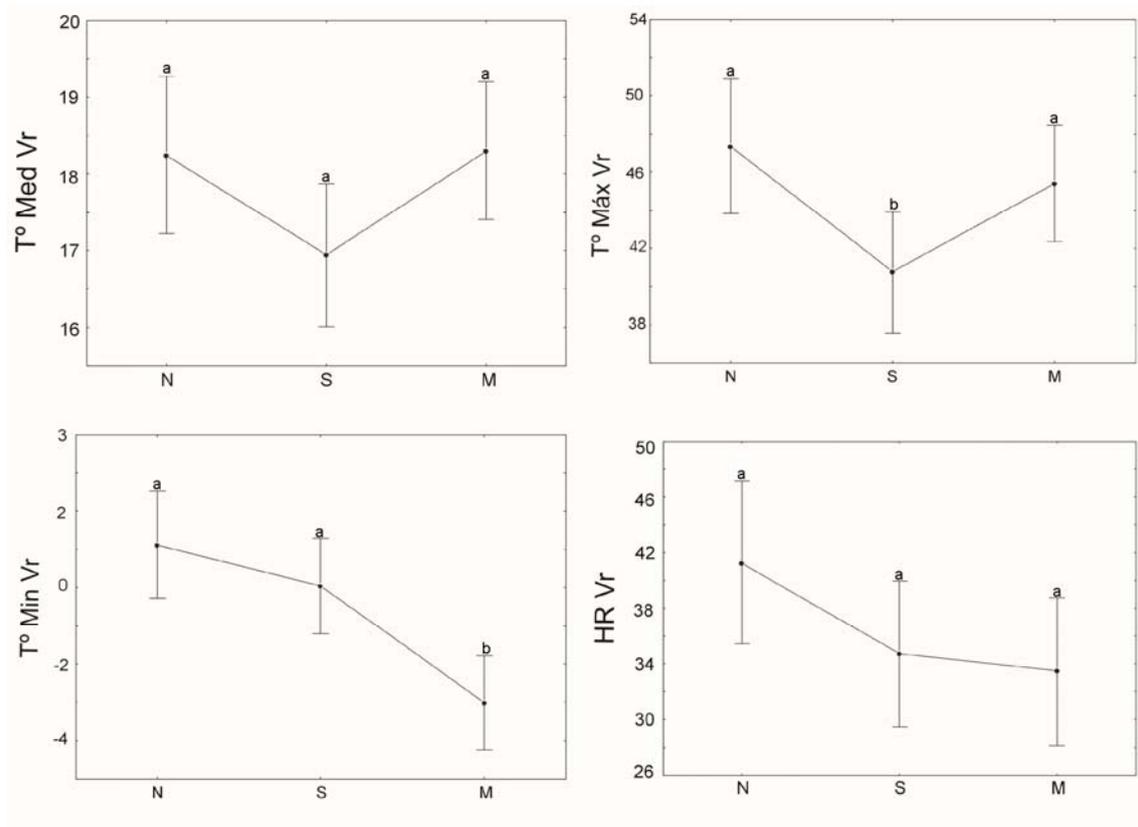


Figura 9. Diferencias entre las paredes norte (N), sur (S) y las parcelas de matriz (M) respecto de las variables climáticas registradas por los sensores durante el verano (de arriba-abajo y de izquierda a derecha): temperatura media de verano ( $T^{\circ}\text{Med Vr}$ ), temperatura máxima de verano ( $T^{\circ}\text{Máx Vr}$ ), temperatura mínima de verano ( $T^{\circ}\text{Min Vr}$ ), humedad relativa de verano ( $\text{HR Vr}$ ). Las barras denotan el error estándar. Letras diferentes indican diferencias significativas.

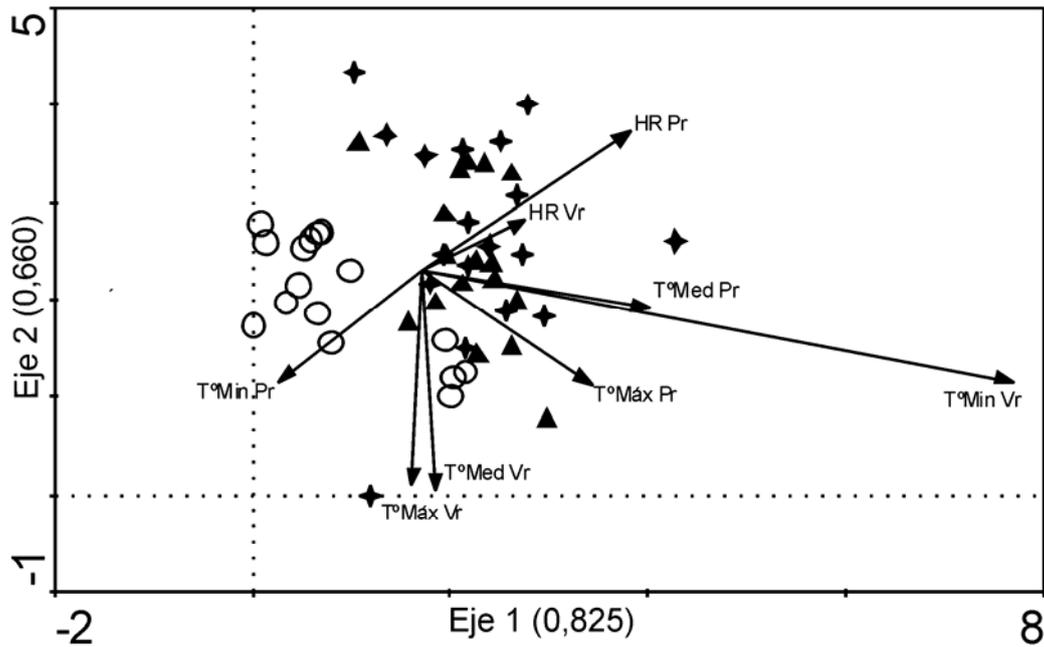


Figura 10. Relación entre la flora de los roquedales y de la matriz según sus características microclimáticas. ACD proyectando en el plano del ordenamiento de las parcelas de matriz (círculos vacíos) y de las paredes norte (triángulo hacia arriba) y sur (estrellas) en función de su composición florística. Las características ambientales registradas con los sensores de temperatura y humedad se proyectan como suplementarias: temperatura media ( $T^{\circ}\text{Med}$ ), mínima ( $T^{\circ}\text{Min}$ ) y máxima ( $T^{\circ}\text{Máx}$ ) y humedad relativa (HR) de primavera (Pr) y verano (Vr).

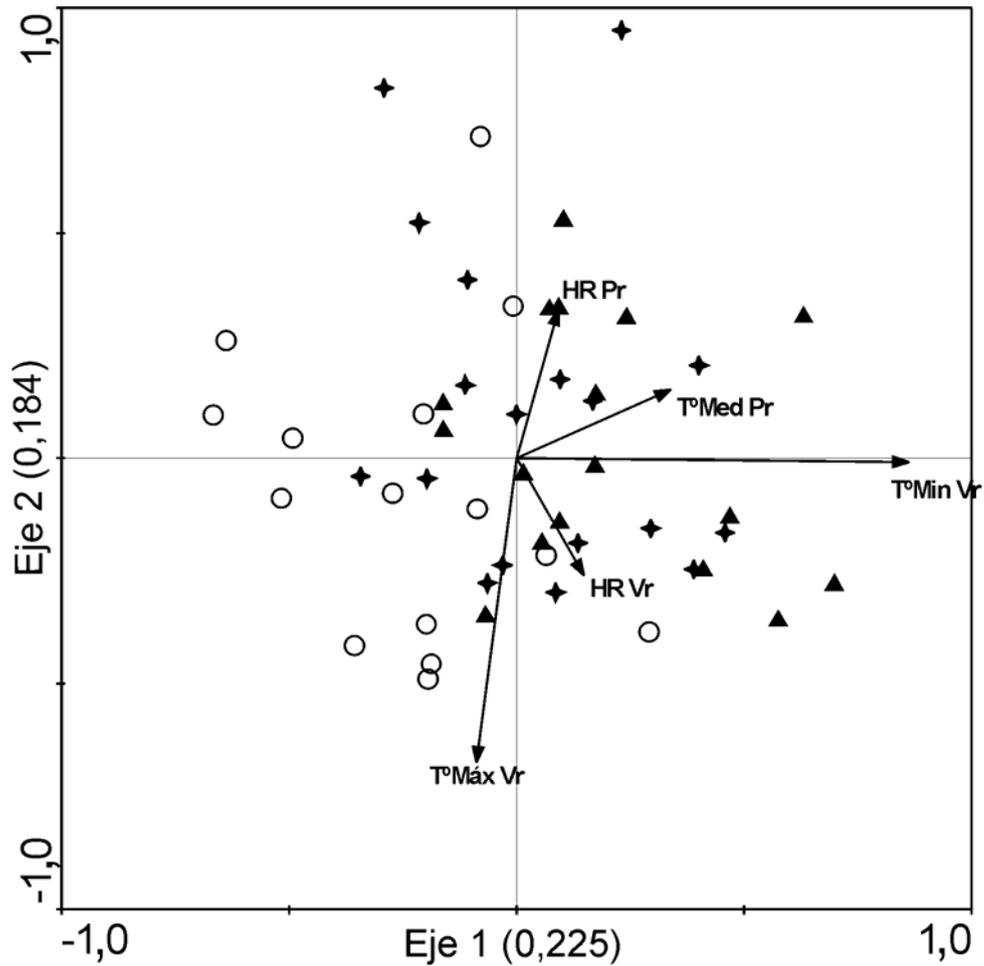


Figura 11. Relación entre la flora de los roquedales y de la matriz según sus características microclimáticas. ACC proyectando en el plano del ordenamiento de las parcelas de matriz (círculos vacíos) y de las paredes norte (triángulo hacia arriba) y sur (estrellas) en función de su composición florística y de las características ambientales registradas con los sensores de temperatura y humedad: humedad relativa de primavera (HR Pr) y verano (HR Vr), temperatura media de primavera (T°Med Pr), y temperaturas máxima y mínima de verano (T°Máx Vr y T°Min Vr respectivamente).

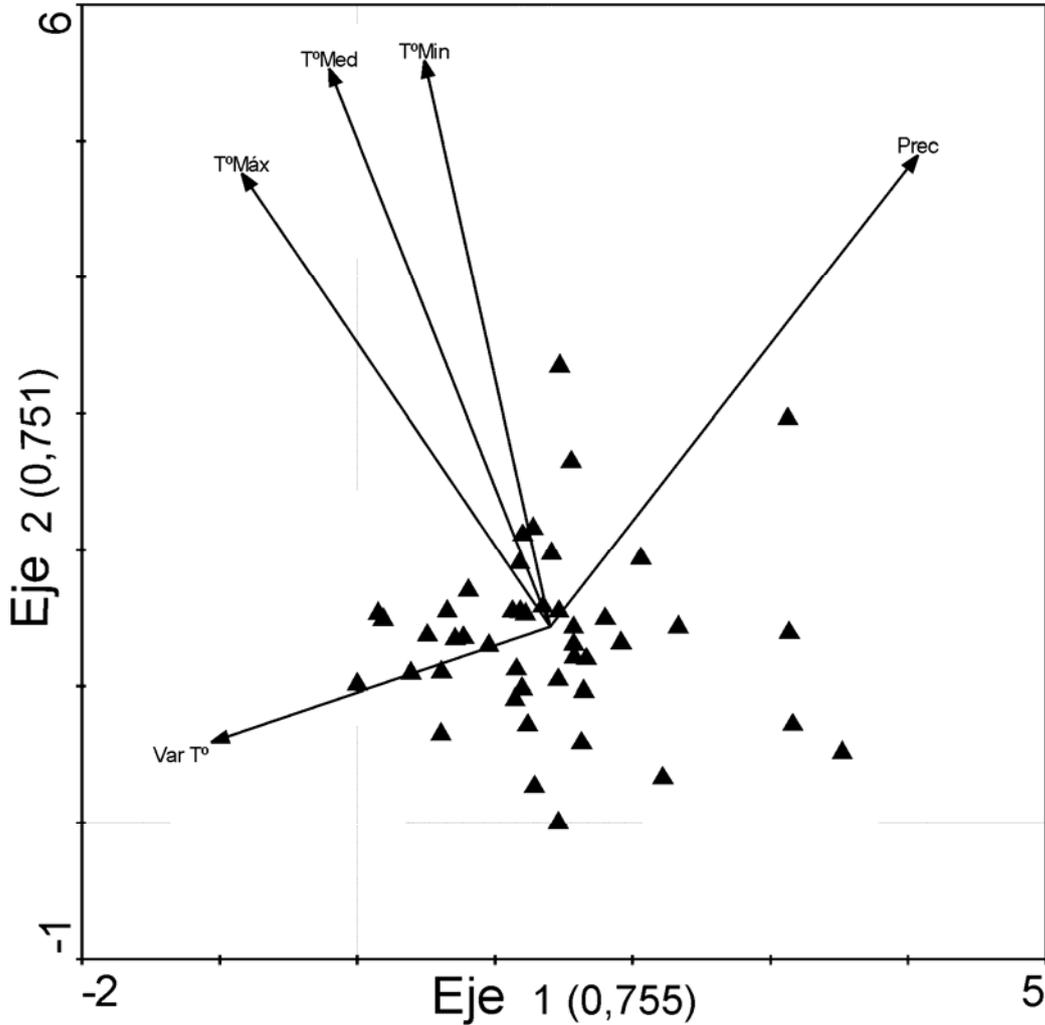


Figura 12. Relación entre la flora de los roquedales y el clima regional. ACD proyectando en el plano del ordenamiento de todos los roquedales estudiados en función de su composición florística. Las características ambientales tomadas de la base de datos WorldClim se proyectan como suplementarias: precipitación media anual (Prec), temperatura media ( $T^{\circ}\text{Med}$ ), mínima ( $T^{\circ}\text{Min}$ ) y máxima ( $T^{\circ}\text{Máx}$ ) anual, y variación anual en la temperatura ( $\text{Var } T^{\circ}$ ).

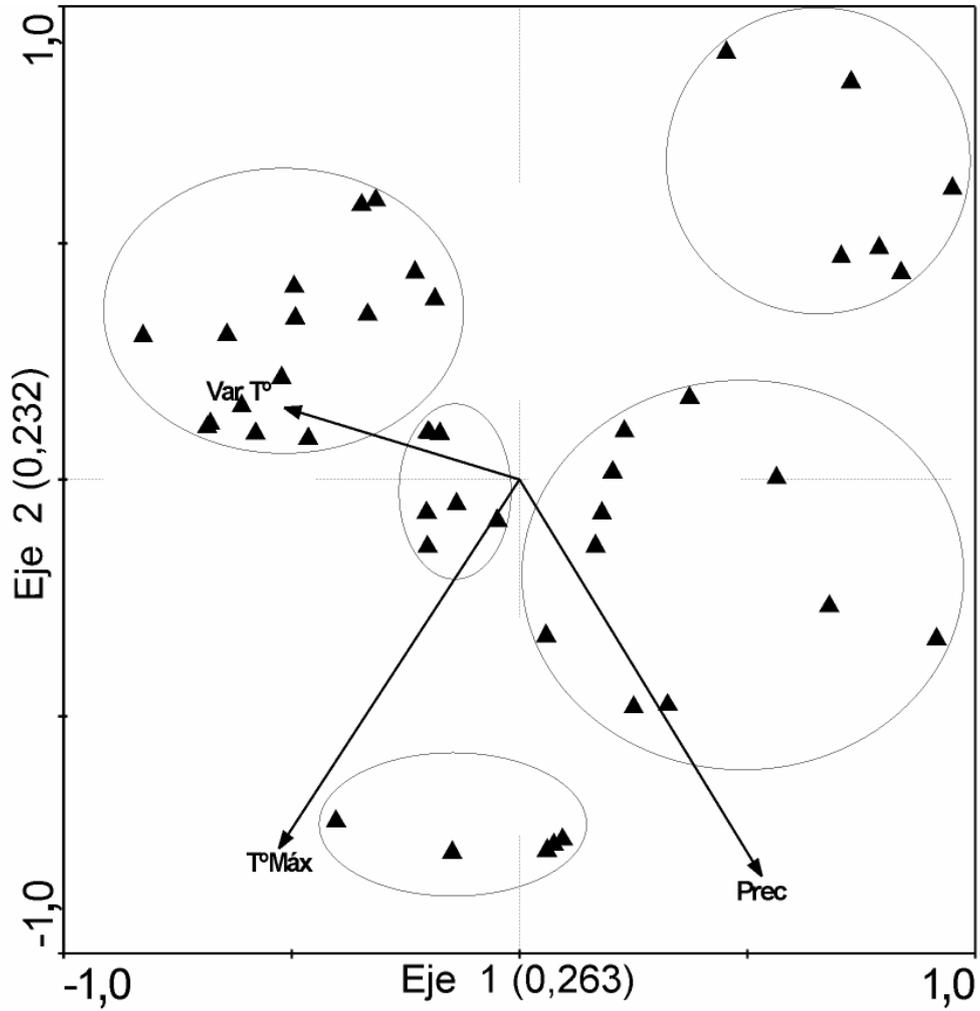


Figura 13. Relación entre la flora de los roquedales y el clima regional. ACC proyectando en el plano del ordenamiento de todos los roquedales estudiados en función de su composición florística y de las características ambientales tomada de la base de datos WorldClim: precipitación media anual (Prec), temperatura máxima anual ( $T^{\circ}\text{Máx}$ ) y variación anual en la temperatura ( $\text{Var}T^{\circ}$ ).

## CAPÍTULO 3

*La riqueza de especies nativas a escala regional, local y de micrositio*



## Resumen

Los roquedales, debido a su aislamiento, podrían estar actuando de manera similar a islas oceánicas. Así, estos sitios podrían presentar patrones de riqueza que reflejen la disponibilidad de espacio, la distancia entre roquedales, y otras variables derivadas de la teoría biogeográfica como las climáticas, de heterogeneidad ambiental, y de estabilidad climática. En este capítulo pongo a prueba estas hipótesis para explicar la riqueza de especies nativas presentes en los roquedales y su relación con la riqueza de especies en la matriz circundante. Para ello utilicé modelos de regresión para cada hipótesis por separado a escala de micrositio y a escala regional, con el fin de seleccionar las variables más importantes que expliquen la riqueza de especies en los roquedales. Con estas variables armo un modelo final para explicar la variación en la riqueza de especies de los roquedales. Los resultados indican que la riqueza florística de los roquedales nordpatagónicos responde a factores ambientales y climáticos que varían según la escala de estudio. A microescala, la riqueza de especies de las paredes sur responde positivamente a la temperatura máxima de verano. A escala regional la riqueza de los roquedales aumenta con la precipitación media anual y la rugosidad con suelo disponible. Por lo tanto, la *hipótesis climática*, clásica explicativa de la riqueza de especies, encontró apoyo en las dos escalas estudiadas a través de dos variables diferentes, la precipitación y la temperatura máxima de verano. En cambio, la *hipótesis de la heterogeneidad ambiental* sólo obtuvo apoyo a escala regional a través de la rugosidad de la roca con suelo. Por lo tanto los roquedales más ricos en especies se encuentran especialmente en las regiones más húmedas del oeste y presentan superficies rugosas con suelo acumulado. Las paredes sur, que en general son más frías que las paredes norte y que la matriz, tienden a tener más riqueza cuando tienen mayores temperaturas de verano, de manera de que no se limitaría el crecimiento de las plantas. En conclusión, la riqueza florística de los roquedales se ve afectada por factores climáticos y ambientales que varían con la escala de estudio.

## Introducción

Dentro de la biogeografía, la rama que estudia los patrones de diversidad en islas se enfoca en la explicación de los factores que afectan la riqueza de especies en comunidades insulares (MacArthur 1972). Esta disciplina comenzó estudiando las islas oceánicas o “islas verdaderas” (MacArthur y Wilson 1967), mientras que luego se amplió el objeto de estudio a otros hábitats insulares dentro de los continentes (por ej., Burke 2002a; Bellemain y Ricklefs 2008; Kreft et al. 2008). Las extensiones ininterrumpidas de roca expuesta rodeadas de una matriz de vegetación diferente pueden variar de pocos a varios miles de metros cuadrados, y son consideradas islas rodeadas de tierra (Wyatt y Fowler 1977; Poremski et al. 1996; Begon et al. 2006). Por lo tanto, los roquedales pueden servir como sistemas modelo para estudiar patrones y procesos característicos de sistemas insulares.

Varios trabajos han estudiado los roquedales poniendo a prueba diferentes predicciones derivadas a partir de las hipótesis de la teoría biogeográfica de islas (MacArthur y Wilson 1967; Brown y Lomolino 1998), relacionadas con el tamaño de la isla y su aislamiento:

*Hipótesis del área:* Postula que cuanto mayor es el área del roquedal muestreado (área de la isla para la teoría, MacArthur y Wilson 1967), mayor será la riqueza de especies porque aumenta la posibilidad de inmigración de especies. Adicionalmente, áreas grandes incorporan mayor heterogeneidad de hábitats y por lo tanto pueden albergar especies especialistas restringidas a esos ambientes (Brown y Lomolino 1998). Numerosos estudios han trabajado sobre la relación riqueza - área en todo tipo de ambientes, sin embargo el tema ha sido poco considerado en el estudio de roquedales. Los escasos estudios realizados mostraron en su mayoría una relación directa y positiva entre el área de los afloramientos y la riqueza de especies (Wyatt y Fowler 1977; Houle 1990; Poremski et al. 1996; Desmet y Cowling 1999) aunque se sabe que puede haber excepciones (Changwe y Balkwill 2003).

*Hipótesis del aislamiento:* Propone que cuanto mayor es la distancia a otro roquedal (isla para la Teoría Biogeográfica de Islas, MacArthur y Wilson 1967)

menor será la riqueza de especies dado que declina la tasa de dispersión y un menor número de especies puede llegar hasta el mismo (Brown y Lomolino 1998). Algunos estudios realizados en roquedales encuentran una relación negativa entre la riqueza total de especies y la distancia a otros roquedales (Wyatt y Fowler 1977; Houle 1990; Burke et al. 1998; Desmet y Cowling 1999; Harrison 1999a; Meirelles et al. 1999; Harrison et al. 2000). Una derivación de esta hipótesis relaciona el aislamiento con las especies endémicas o exclusivas de los roquedales en lugar de considerar la riqueza total de especies del roquedal (Heaney 2000; Lomolino et al. 2010). Particularmente, al aumentar el aislamiento, decrece la tasa de flujo génico, favoreciendo un proceso filogenético que aumentaría el número relativo de especies endémicas (Heaney 2000). Si se considera la riqueza de especies endémicas, la relación varía con el sitio de estudio (Wyatt y Fowler 1977; Houle 1990; Burke et al. 1998; Desmet y Cowling 1999; Harrison 1999a; Meirelles et al. 1999; Harrison et al. 2000). Se encontró una relación distancia - riqueza de especies endémicas negativa en roquedales serpentínicos de California, Estados Unidos de Norteamérica, pero se encontró una relación positiva también para roquedales con serpentina en los condados de Lake, Napa y Sonoma en California, Estados Unidos, en inselbergs y roquedales del noroeste de Namaqualand, Sudáfrica, y en afloramientos graníticos de Carolina del Norte, Estados Unidos (Wyatt y Fowler 1977; Desmet y Cowling 1999; Harrison 1999a; Harrison et al. 2000).

La riqueza de especies también se ve afectada por características ambientales como la energía disponible, la variabilidad climática y la heterogeneidad ambiental, a través de los procesos que se describen a continuación:

*Hipótesis de la energía:* Postula que cuanto mayor es la energía disponible (en términos de agua y energía solar) para las plantas en un hábitat, mayor será la abundancia y riqueza local que ese ambiente puede sustentar (Brown y Lomolino 1998; O'Brien et al. 2000; Currie y Francis 2004). Esta hipótesis tiene dos versiones. La primera denominada *hipótesis de la energía ambiental* enfatiza el papel de factores climáticos como determinantes directos de la riqueza de especies. Numerosos trabajos han puesto a prueba el efecto de variables climáticas sobre los

patrones de riqueza en diferentes sistemas naturales, en diferentes gradientes y a diferentes escalas (Currie y Paquin 1987; Cowling et al. 1994; Mourelle y Ezcurra 1996; Qian 1998; Gjerde et al. 2005; Speziale et al. 2010). En roquedales se han encontrado relaciones negativas con la disminución de la precipitación o el aumento de la aridez (Harrison et al. 2000; Pérez-García y Meave 2004).

*Hipótesis de variabilidad climática:* Propone que los hábitats más constantes permiten mayor especialización y menor extinción, permitiendo así una mayor riqueza de especies en dichos sitios (O'Brien 1993, 1998; Cowling et al. 1994; Brown y Lomolino 1998; O'Brien et al. 2000). La variabilidad climática puede ser medida de formas diferentes según el sitio de la Tierra que se esté estudiando y las variables importantes para dicho lugar. Por ejemplo, puede estimarse a través de las diferencias entre las temperaturas máximas y mínimas diarias, anuales o interanuales, o por diferencias estacionales o interanuales en la precipitación. También es frecuente el uso del coeficiente de variación de las variables consideradas. Los estudios empíricos han mostrado que la relación entre la riqueza y la variabilidad climática puede ser negativa o positiva (O'Brien 1993, 1998; Cowling et al. 1994; Mourelle y Ezcurra 1996; O'Brien et al. 2000) y varía según el bioma estudiado (Speziale 2006; Speziale et al. 2010). No he encontrado trabajos que hayan analizado esta relación para roquedales.

*Hipótesis de heterogeneidad ambiental:* Postula que la heterogeneidad ambiental es un factor determinante de la riqueza de especies ya que hábitats cuya estructura es físicamente diversa permiten la subdivisión de los recursos, dando lugar, a su vez, a una mayor presencia de especies especialistas (Brown y Lomolino 1998). Cowling et al. (1994) en Sudáfrica, al igual que Jobbágy et al. (1996) en la estepa patagónica, mostraron que a escala local de parcela, la riqueza de especies de plantas es significativamente mayor en parcelas con pendiente que en parcelas planas. Por otro lado, Currie y Paquin (1987) en América del Norte y O'Brien et al. (2000) en Sudáfrica encontraron que la variación residual en la riqueza de especies de árboles no explicada por las variables climáticas a macro-escala se encuentra relacionada con la topografía. El efecto de la heterogeneidad ambiental puede variar

con el tipo funcional considerado (Speziale 2006). En formaciones rocosas, la heterogeneidad de la roca está dada por el tipo y la dureza de la roca, el clima y los procesos de erosión física y química (Larson et al. 2000). Estudios de heterogeneidad en roquedales han sido realizados en asociación a la composición de especies, pero no se han encontrado trabajos que relacionen la heterogeneidad ambiental con la riqueza de especies (Wyatt y Fowler 1977; Funes y Cabido 1995).

En los estudios sobre islas oceánicas se vio que, dado su grado de aislamiento, éstas tienen en general menos especies que áreas comparables en los continentes, mientras que esto no sucede en las islas continentales (Kreft et al. 2008). En el caso de los roquedales, pocos trabajos han comparado los patrones de riqueza entre los roquedales y la matriz que los rodea (por ej., Desmet y Cowling 1999; Burke 2002b; Clarke 2002b; Changwe y Balkwill 2003). Estos estudios muestran patrones no coincidentes para diferentes regiones. Los afloramientos rocosos presentan una riqueza florística similar a la matriz que los rodea en el valle de Dunbar, Sudáfrica (Changwe y Balkwill 2003). En el noroeste de Namaqualand y en Nama Karoo, Sudáfrica, hay mayor riqueza florística en los roquedales que en la matriz que los rodea (Desmet y Cowling 1999; Burke 2002a), mientras que en Australia, la riqueza de especies encontrada en los roquedales es menor que en los bosques de las cercanías (Clarke 2002b). Sin embargo todas estas comparaciones se hicieron a partir de los valores brutos de riqueza, dando por supuesto que las áreas son comparables en función de tamaño, heterogeneidad, densidad e historia de disturbio (Gotelli y Colwell 2001).

La comparación de los conteos de taxones entre dos o más ensambles generalmente produce resultados erróneos si se hace sobre los valores brutos (Gotelli y Colwell 2001). La riqueza de especies en bruto sólo puede ser comparada si la curva de acumulación de especies ha alcanzado una asíntota clara. Si no lo logra, pueden compararse curvas luego de corregir la escala por medio de la rarefacción (Gotelli y Colwell 2001). La rarefacción es un proceso de interpolación a partir de la riqueza de especies agrupada del conjunto completo de muestras, a la riqueza esperada de un subconjunto de aquellas muestras. Este proceso “suaviza” las curvas

de acumulación de modo que las vuelve comparables (Gotelli y Colwell 2001). A menudo, a pesar de hablar de riqueza de especies, los trabajos comparan densidad de especies en una parcela de muestreo. Si bien usan tamaños de parcelas iguales, las comparaciones no son válidas ya que las comunidades pueden diferir en cuanto al momento de la sucesión en que se encuentran, en la productividad, en el régimen de disturbio o en la densidad de individuos de la parcela. Si las parcelas no son iguales, la estandarización de la riqueza de especies en función del área no genera tampoco valores directamente comparables. Aunque suene paradójico, el número de especies por unidad de área no es una medida válida de densidad de especies ya que el número de especies no aumenta en forma lineal con el área. Por lo tanto, la mejor manera de realizar comparaciones en la riqueza o densidad de especies es rarefaccionando los datos (Gotelli y Colwell 2001).

### ***Objetivo***

Evaluar el efecto de variables ambientales abióticas en los patrones de riqueza de los roquedales observados a microescala y a escalas local y regional.

### ***Hipótesis y Predicciones***

H1) El área del roquedal afecta la cantidad de recursos presentes en el mismo, afectando así las posibilidades de colonización y extinción local y por lo tanto, el número de especies que pueden habitarlo.

P1) A escala regional, roquedales con mayor área presentarán mayor riqueza de especies.

H2) La distancia entre roquedales influye sobre las posibilidades de dispersión de propágulos, afectando la riqueza de especies exclusivas de roquedales.

P2) A escala regional, cuanto mayor sea la distancia a otros roquedales mayor será la riqueza de especies exclusivas de roquedales.

H3) La energía disponible para las plantas –en términos de agua y energía solar-, se relaciona con la productividad y determina la riqueza de especies que ese

ambiente puede sustentar.

P3) A escala de micrositio, habrá menor riqueza florística en la pared sur dentro de cada roquedal debido a la menor temperatura local comparada con la pared norte. A escala regional, roquedales con mayor precipitación media anual, temperatura máxima y humedad regionales, presentarán mayor riqueza de especies.

H4) La estabilidad climática de los ambientes permite una mayor especialización de las especies que lo habitan y una menor tasa de extinción pudiendo contener así, mayor riqueza de especies.

P 4) A escala de micrositio, habrá menor riqueza florística en las paredes norte dentro de cada roquedal debido a la mayor variabilidad en la temperatura de la pared norte comparada con la pared sur. A escala regional, roquedales con mayor variación en la temperatura y la precipitación regionales, presentarán menor riqueza de especies.

H5) La heterogeneidad estructural de los roquedales aumenta la subdivisión de los recursos permitiendo el establecimiento de especies especialistas, lo que produce una mayor riqueza de especies.

P5) A escala de micrositio, habrá mayor riqueza florística en las paredes que presenten mayor heterogeneidad ambiental representada por una mayor cantidad y variedad de microambientes como grietas, fisuras y cuevas. A escala regional habrá mayor riqueza florística en los roquedales que presenten mayor heterogeneidad ambiental representada por una mayor cantidad y variedad de microambientes como grietas, fisuras y cuevas originadas por la interacción entre formación geológica y clima que varía a escala regional.

## Métodos

### *Recolección de datos*

Para poner a prueba las hipótesis planteadas analicé la riqueza de especies nativas a diferentes escalas. A escala de micrositio, comparé la riqueza de especies nativas de las paredes norte con la de las paredes sur (a partir del número de especies en parcelas de 10 metros de largo por 1 de alto en la base de las paredes del roquedal). Relacioné dichos valores con variables registradas en la misma escala. Para poner a prueba las hipótesis climáticas (energía y variabilidad) utilicé los datos de temperatura mínima, media, máxima y humedad de primavera y verano registradas con los sensores colocados *in situ* (ver Métodos en Capítulo 2), y la variabilidad en la temperatura calculada a partir de los valores mínimos y máximos registrados por los sensores. Para evaluar la hipótesis de la heterogeneidad utilicé la rugosidad de la pared como variable explicativa. Utilizando el marco de madera de 50x50 cm. dividido en 25 celdas conté el número de las mismas ocupadas por cuevas, grietas, depresiones, depresiones con suelo y grietas con suelo (ver Metodología en Introducción General). Sumé los valores de las 2 mediciones para cada tipo de microhábitat y construí dos variables de rugosidad por pared. Consideré la variable “rugosidad” (suma de las cuevas, grietas, depresiones) como indicativa de microambientes potenciales y la variable “rugosidad con suelo” (suma de las grietas con suelo y depresiones con suelo) como indicativa de microambientes disponibles para las especies vegetales.

Para poner a prueba las hipótesis climáticas a escala regional tomé los valores de temperaturas y precipitación de la base de datos WorldClim (Hijmans et al. 2005). A partir de las coordenadas geográficas de cada sitio de muestreo, los valores de las variables climáticas para cada uno de los 50 roquedales fueron extraídos de cada grilla utilizando el programa ArcView 3.2. Utilicé la temperatura media anual, la estacionalidad en la temperatura (desvío estándar \* 100), la máxima temperatura del mes más cálido, la mínima temperatura del mes más frío, y la precipitación media

anual. Para poner a prueba la hipótesis de heterogeneidad ambiental a escala regional sumé los valores de rugosidad obtenidos para la pared norte y sur de cada roquedal de manera que obtuve un valor de rugosidad (hábitat potencial) y rugosidad con suelo (hábitat disponible) para cada roquedal. La variación en las formaciones geológicas a lo largo del área de estudio, que a su vez se ven afectadas en forma diferente por las condiciones climáticas regionales, generan tasas de fractura variadas generando una heterogeneidad particular para cada roquedal. Por lo tanto, considero que la heterogeneidad de las paredes rocosas puede considerarse una variable que varía en forma regional.

### *Análisis de datos*

#### *A escala de micrositio*

Evalué si la riqueza de especies nativas en las paredes norte y sur tenía autocorrelación espacial realizando correlogramas de Moran con el programa SAM (Rangel et al. 2010). La autocorrelación espacial se produce por la falta de independencia entre pares de observaciones a una distancia dada. Esta es una característica común en las variables ecológicas analizadas a escalas espaciales (Legendre 1993). El SAM v.3 utiliza el índice de Moran que permite comparar el valor de una variable en cada una de las observaciones respecto a todas las demás. Es un índice de correlación clásico que varía entre -1 y 1. Si el índice es significativamente mayor que cero, la autocorrelación es positiva y los sitios son más similares entre sí que lo esperado por el azar; por el contrario, si el índice es menor que 0, la autocorrelación es negativa y los sitios son más disímiles entre sí que lo esperado por el azar. Cuanto más alejado está el índice del cero, mayor es la autocorrelación espacial.

Para analizar la relación entre la riqueza de especies nativas de las paredes norte y sur realicé un Modelo Lineal General (GLM) con el programa Statistica 7.0. Usé el sitio de estudio como bloque para quitar efectos no atribuibles a la ubicación

norte o sur de las paredes. Los sitios sin especies en ambas paredes fueron retirados del análisis quedando 48 roquedales para comparar sus paredes norte y sur. Comparé los valores de las variables registrados por los sensores en las paredes norte y sur mediante ANOVAs en bloque. Para evaluar las diferentes hipótesis propuse tres modelos independientes (uno para cada una de ellas) y luego armé un modelo final con las variables que presentaran efectos significativos en los modelos particulares a un valor de  $p \leq 0,05$ . En el modelo de *heterogeneidad ambiental* incluí a las variables rugosidad y rugosidad con suelo como explicativas de la riqueza a escala de micrositio. En el modelo *climático* incluí las temperaturas mínima, media y máxima de primavera y de verano. En el modelo de *estabilidad* incluí la variación en la temperatura (diferencia entre las temperaturas mínima y máxima). Los modelos los analicé por separado para las paredes norte y sur mediante regresiones lineales simples y múltiples en el programa SAM (Rangel et al. 2010).

#### *A escala local*

A escala local, comparé la riqueza de especies nativas que encontré en el roquedal con la riqueza de especies nativas de la parcela de 100 m<sup>2</sup> de vegetación en la matriz. Para esto realicé una curva de rarefacción basada en muestras para la riqueza total del roquedal y de la matriz, a partir de la matriz de presencia y ausencia de especies (Gotelli y Colwell 2001). Luego comparé ambas curvas superponiéndolas en el mismo gráfico y por medio de un ANOVA entre los valores estimados de riqueza a través del procedimiento de rarefacción. Esto me permitió hacer una comparación válida ya que ambos sitios tienen un tamaño de área diferente, por lo que otros tipos de comparaciones no serían adecuadas. El método de la rarefacción a partir de matrices de presencia-ausencia realiza la curva basándose en la frecuencia de cada especie y, así, permite hacer comparaciones a pesar de las diferencias en el tamaño del área muestreada (Colwell et al. 2004).

#### *A escala regional*

A escala regional primero evalué el efecto del área del roquedal en la riqueza de especies nativas que encontré en el roquedal y el efecto de la distancia entre

roquedales sobre la riqueza de especies exclusivas de roquedal para poner a prueba la *hipótesis del área* y la *hipótesis del aislamiento* mediante regresiones simples con el programa SAM (Rangel et al. 2010). Posteriormente realicé un correlograma de Moran para evaluar si hubiera un efecto espacial por el cual sitios cercanos se parezcan más en sus valores de riqueza que sitios más alejados con el programa SAM (Rangel et al. 2010). Por último analicé el efecto de posibles variables que podrían afectar la riqueza de especies encontrada para los roquedales a través del desarrollo de modelos similares a los evaluados a escala de micrositio para poner a prueba las demás hipótesis. En el modelo de *heterogeneidad ambiental* incluí la rugosidad y la rugosidad con suelo, calculadas como la suma de las rugosidades de las paredes norte y sur. En el modelo *climático* incluí la temperatura media anual, la temperatura mínima del mes más frío, la temperatura máxima del mes más cálido y la precipitación media anual. En el modelo de *estabilidad* incluí la variabilidad en la temperatura. Seleccioné las variables cuya relación con la riqueza de especies nativas fuera significativa a un valor de  $p \leq 0,05$ .

## Resultados

### *Escala de micrositio*

No encontré autocorrelación espacial en los datos de riqueza de especies nativas tanto entre las paredes norte (Fig. 1) por un lado, como en las paredes sur por otro (Fig. 2). La riqueza de especies nativas fue similar en las paredes norte y sur ( $F_{(1,96)}=0,006$ ;  $p=0,94$ ; usando el sitio como bloque). Sin embargo, el efecto del bloque fue significativo ( $F_{(47,96)}=2,45$ ;  $p=0,001$ ); por lo tanto, habría diferencias en la riqueza entre roquedales pero no entre paredes norte y sur de un mismo roquedal.

### *Paredes sur*

La riqueza de especies nativas en las paredes sur responde a la temperatura máxima de verano. Tanto el modelo climático como el de estabilidad ajustaron bien. En el modelo climático la temperatura máxima de verano resultó la única variable explicativa significativa (Tabla 1), mientras que en el modelo de estabilidad, lo fue la variabilidad en la temperatura (Tabla 2). Ambas presentaron un efecto positivo sobre la riqueza de especies nativas (Tablas 1 y 2). El modelo de heterogeneidad no mostró un efecto significativo para ninguna de las variables estudiadas (Tabla 3). Dado que la temperatura máxima de verano y la variación en la temperatura de verano están correlacionadas ( $r=0,97$ ) una regresión múltiple no incluiría ninguna de las dos variables. Por lo tanto realicé una regresión múltiple usando el procedimiento de selección de variables que consideran las contribuciones de cada variable en función de las demás variables incluidas a partir de regresiones parciales (Programa Statistica 7.0). De este modo, el modelo final explicativo de la riqueza florística de especies nativas en las paredes sur sólo incluye la temperatura máxima de verano; sin embargo, la variabilidad explicada es baja (Tabla 4).

### *Paredes norte*

Ninguno de los modelos propuestos explicó de manera significativa la riqueza

florística de las paredes norte (Tablas 5, 6 y 7).

### ***Escala local***

La comparación de las curvas de rarefacción me permitió comparar la riqueza de áreas de diferentes tamaños usando la acumulación de especies (Colwell et al. 2004). Los resultados sugieren que la riqueza de especies es similar entre los roquedales y las parcelas de matriz (ANOVA  $F_{(1,85)}=0,00$ ;  $p=1$ ; Fig. 3).

### ***Escala regional***

El correlograma indica que no hay un efecto espacial en la riqueza de especies nativas de los roquedales (Fig. 4). Por lo tanto no es necesaria la utilización de análisis que consideren la estructura espacial de los datos.

A diferencia de lo esperado, el área del roquedal no influye en su riqueza de especies ( $F_{(1,47)}=0.25$   $p=0.62$ ). El rango de variación del área de los roquedales fue entre 64 y 6492 m<sup>2</sup> mientras que la riqueza varió entre 0 y 39 especies. Tampoco la distancia entre roquedales explica la riqueza de especies exclusivas de roquedales ( $F_{(1,40)}=0.24$ ;  $p= 0.62$ ). La distancia mínima entre roquedales varió entre 200 metros y 8,5 kilómetros, mientras que la riqueza de especies exclusivas por roquedal varió entre 0 y 8 especies.

El modelo de heterogeneidad mostró un efecto positivo de la rugosidad con suelo en la riqueza (Tabla 8). El modelo climático sólo incluyó a la precipitación media anual con un efecto positivo, mientras que la temperatura mínima no influyó en la riqueza de especies (Tabla 9). El estudio de las variables climáticas a escala regional mostró que la precipitación en la región de estudio varió entre 435 y 943 mm al año, la temperatura media entre 5,6 y 9,4°C, la temperatura máxima entre 19,2 y 23,6°C, la temperatura mínima entre -4,5 y -0,6°C, mientras que la variación en la temperatura entre 38,8 y 45,6°C. El modelo de estabilidad mostró que la variable propuesta de variación en la temperatura tiene también un efecto positivo (Tabla 10). El modelo final, que incluyó la rugosidad con suelo, la precipitación media anual y la variación en la temperatura, indicó que las dos primeras variables explican la riqueza

de especies nativas encontradas en los roquedales de la región con un efecto positivo sobre ella (Tabla 11). Sin embargo la variabilidad explicada por el modelo es baja (Tabla 11).

## Discusión

Nuestros resultados no apoyan las hipótesis planteadas sobre la base de la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson 1967; Wyatt y Fowler 1977), por lo tanto los roquedales patagónicos no se estarían comportando como islas. El área de los roquedales no explica su riqueza total, ni la distancia entre roquedales explica la riqueza de especies exclusivas de los roquedales. Esta teoría propone que cuanto mayor es la distancia entre roquedales, mayor será la riqueza de especies exclusivas ya que el aislamiento permitiría la evolución de taxones exclusivos (MacArthur y Wilson 1967). La relación encontrada entre la distancia entre roquedales y la riqueza de especies exclusivas, que no es la esperada según la teoría biogeográfica de islas, podría deberse a la cercanía entre los roquedales, que permite la dispersión de especies de uno a otro afloramiento. En islas oceánicas se ha encontrado en general que a mayor aislamiento, mayor es la riqueza de especies endémicas ya que el aislamiento permite la evolución de los taxones hacia nuevas especies (por ej., Kreft et al. 2008). La falta de apoyo a este aspecto de la *hipótesis del aislamiento* de la Teoría Biogeográfica de Islas ya fue encontrada en grandes roquedales, como los inselbergs en Sudáfrica, en roquedales de altura del sur de Brasil, y en roquedales serpentinicos de California, Estados Unidos de Norteamérica (MacArthur y Wilson 1967; Burke 2002b; Harrison et al. 2000; Medina et al. 2006). En estos estudios se encontró que a mayor aislamiento, menor era la particularidad florística de los roquedales debido por ejemplo, a que los endemismos podrían haber evolucionado a partir de especies que habitaban la matriz y no por dispersión desde otros roquedales (Burke 2002b; Harrison et al. 2000). En el caso de los roquedales norpatagónicos, la distancia entre roquedales es muy poca y no he encontrado especies endémicas, sino especies que no hallé en la matriz. Sin embargo, las especies exclusivas de los roquedales estudiados no habrían evolucionado en el

lugar. Es probable que hayan sido especies más ampliamente distribuidas en el pasado y luego hayan retraído su distribución quedando en los roquedales solamente (ver Capítulo 1). Si este es el caso, la distancia no debería ser un factor importante.

La falta de apoyo a la *hipótesis del área* podría deberse en parte a la forma de medición del área de los roquedales. Si bien la estimación del área se ha usado con anterioridad (Burke 2001) se trata de un cálculo a partir del largo, ancho y altura tomados en el campo y no una medición precisa, por ejemplo a partir de imágenes satelitales. Sin embargo, los roquedales estudiados variaron mucho en su área, pero poco en la riqueza de especies. Los escasos estudios que probaron esta hipótesis en roquedales mostraron en su mayoría una relación directa y positiva entre el área de los afloramientos y la riqueza de especies (Wyatt y Fowler 1977; Houle 1990; Porembski et al. 1996; Desmet y Cowling 1999; Wisser y Buxton 2009). Por ejemplo, en el sudeste de Brasil, la riqueza de especies de los roquedales gnéisicos es muy dependiente del área, pero no del área completa del roquedal sino de la suma de todos los parches con suelo, y la relación no es lineal sino exponencial (Meirelles et al. 1999). También en roquedales en Nueva Zelanda la relación entre el número de especies y el área del roquedal es positiva (Wisser y Buxton 2009). Sin embargo, ya se había encontrado una excepción en roquedales serpentínicos de Sudáfrica (Changwe y Balkwill 2003). Los resultados encontrados en este estudio podrían deberse a que los roquedales estudiados también poseen muy poco suelo a pesar de su tamaño, es decir, la mayor parte del roquedal corresponde a zonas de roca desnuda sin cobertura vegetal ni suelo disponible, o solamente con acumulación de partículas como se ha visto en otros roquedales (Larson et al. 2000). En inselbergs sudafricanos, los regosoles, suelos jóvenes, poco profundos, compuestos de los productos de erosión de la roca madre, son los dominantes (Burke 2002a). En montañas tropicales, los roquedales poseen suelo muy poco profundo (Scarano et al. 2001). En este estudio, la rugosidad con suelo, aunque no fue en un principio tomada como representativa del área del roquedal, podría ser representativa del área real disponible para la colonización. Si considero esta variable, la relación entre la riqueza de especies nativas y la disponibilidad de depresiones o grietas con suelo es

positiva y significativa (Tabla 8).

La disponibilidad de suelo afecta positivamente la riqueza de especies nativas a escala regional apoyando así la *hipótesis de la heterogeneidad*. La colonización de los microhábitats disponibles depende fuertemente de la fijación del suelo entre otros factores (Larson et al. 2000). Evidentemente en el noroeste patagónico, éste también resulta un factor limitante muy importante, ya que si no hay suelo disponible, la temperatura o la precipitación no podrían cumplir su rol. Los estudios previos que evaluaron la heterogeneidad ambiental en roquedales han probado su efecto sobre la composición de especies pero no sobre la riqueza florística (Wyatt y Fowler 1977; Funes y Cabido 1995). Es posible que en la región del presente estudio, el tiempo relativamente corto de exposición de las rocas a partir del último máximo glacial, haga que en muchos casos aún no haya evolucionado o ni siquiera se haya comenzado a acumular el material necesario para formarlo, a pesar de que hay grietas y depresiones que podrían contenerlo (Markgraf 1991). Podrían considerarse así, “islas nuevas”. También los fuertes vientos favorecerían la erosión del terreno y las sequías de verano podrían contribuir a que no se forme suelo. Es posible que quizás, la medición de la rugosidad no haya sido la más adecuada. Tal vez hubiera sido mejor seguir la metodología de “sitios seguros” (*sensu* Harper 1977).

A escala regional la *hipótesis climática* obtuvo apoyo parcial, ya que la precipitación media anual tuvo un efecto positivo sobre la riqueza florística, pero no las otras variables representantes de la energía disponible. Esto refleja, en parte, la mayor distribución longitudinal de los sitios de estudio respecto a la distribución latitudinal. En la zona de estudio, el gradiente longitudinal está fuertemente asociado a la variación en la precipitación, la cual disminuye desde más de 2000 mm por año a apenas 300 mm en apenas 100 kilómetros (Paruelo et al. 1998). En roquedales serpentínicos de California y calcáreos de México se han encontrado relaciones negativas con la disminución de la precipitación o el aumento de la aridez (Harrison et al. 2000; Medina et al. 2006). La disponibilidad de agua es un factor limitante principalmente en un área semiárida como la región patagónica, y más aún en

ambientes tan expuestos como los roquedales (Burke 2003a).

A escala de micrositio la *hipótesis climática* también recibió apoyo parcial. En este caso, la temperatura máxima de verano tuvo un efecto positivo sobre la riqueza de especies de las paredes sur. Las especies de estas paredes, menos insoladas que las paredes norte, se estarían beneficiando si reciben mayor temperatura.

Es esperable que factores no analizados también estén ejerciendo efectos en el patrón observado de riqueza de especies nativas. Estos factores pueden ser tanto actuales como históricos. Dentro de los primeros, se encuentran numerosas variables abióticas que no fueron analizadas en este trabajo, como la profundidad de los parches con suelo, y características edáficas o medidas de productividad como evapotranspiración (Currie y Paquin 1987; O'Brien 1993, 1998; Cowling et al. 1994; Qian 1998; O'Brien et al. 2000; Cingolani 2003; Medina et al. 2006), el uso del suelo y/o el régimen de disturbios (Ghermandi et al. 2004). También deben considerarse relaciones bióticas no consideradas en el presente trabajo, como la dinámica fuente-sumidero o la exclusión competitiva entre especies (Jobbágy et al. 1996; Morin 1999; Cingolani et al. 2003) o el efecto de la herbivoría por animales nativos que viven en algunos roquedales, como por ejemplo el chinchillón (*Lagidium viscacia*), y la riqueza de especies de la matriz. Dentro de la influencia histórica pueden considerarse el origen de las especies y sus características idiosincráticas, la historia de incendios o la dinámica de las glaciaciones (Wyatt y Fowler 1977; Cowling et al. 1994; Mourelle y Ezcurra 1996; Ferreyra et al. 1998; Wiens y Donoghue 2004).

A escala local, los resultados no apoyan la teoría biogeográfica de islas. Como se encontró en otros estudios, la riqueza de islas terrestres no es menor que la riqueza de la matriz que las rodea como en el caso de las islas oceánicas que tienen menor riqueza que los continentes (Burke 2002a; Kreft et al. 2008). Estudios previos en roquedales no muestran resultados consistentes en este sentido, encontrándose las tres opciones posibles: mayor riqueza en roquedales, mayor riqueza en la matriz, o riqueza similar en ambos sitios (Desmet y Cowling 1999; Burke 2002b; Clarke 2002b; Changwe y Balkwill 2003). En el noroeste de Namaqualand Sudáfrica, hay

mayor riqueza florística en los roquedales que en la matriz que los rodea (Desmet y Cowling 1999). En otros roquedales del Nama Karoo sudafricano tres de los inselbergs estudiados presentaron mayor riqueza de especies que la matriz, mientras que en uno solo la riqueza fue menor (Burke 2002a). También en Sudáfrica, en el valle de Dunbar, la riqueza de especies de los roquedales serpentínicos estudiados en la misma zona presentan las tres opciones posibles de relación con el área (Changwe y Balkwill 2003). Por el contrario, se encontró la relación opuesta en Australia, donde los roquedales presentan menor riqueza florística comparada con los bosques de la cercanía (Clarke 2002b). Sin embargo, estos trabajos no consideraron diferencias en el tamaño de las áreas estudiadas ni otros factores como se propone que es necesario considerar al hacer estas comparaciones (Colwell et al. 2004).

Este estudio aporta los primeros resultados sobre la comparación de la riqueza de especies a escala de micrositio entre las paredes norte y sur. Si bien no se han encontrado variables explicativas de la variación en la riqueza en las paredes norte, los resultados sugieren que hay factores diferentes actuando a nivel de micrositio en las paredes norte y sur.

En síntesis, la riqueza florística de los roquedales norpatagónicos responde a factores ambientales y climáticos que varían según la escala de estudio. Si bien encontré entre las variables estudiadas apoyo a dos de las hipótesis propuestas, la variabilidad explicada por los modelos es baja. La *hipótesis climática*, clásica explicativa de la riqueza de especies, encontró apoyo en las dos escalas estudiadas a través de dos variables diferentes, la precipitación a escala regional afectando la riqueza de los roquedales, y la temperatura máxima de verano afectando la riqueza de las paredes sur. Respecto a la *hipótesis de heterogeneidad ambiental*, a escala local, no hubo diferencias en la rugosidad entre paredes, aunque si las hubo a escala regional. Esto estaría indicando que la heterogeneidad variaría a escala regional, posiblemente debido a las diferencias geológicas y/o a la influencia del clima sobre las mismas. Otros factores no considerados estarían jugando un rol importante debido a la baja variabilidad explicada por los modelos.

## **Tablas**

Tabla 1. Modelo climático que pone a prueba las temperaturas media de primavera (T°Med Pr), y mínima (T°Min Vr) y máxima (T°Máx Vr) de verano como explicativas de la riqueza de especies en las paredes sur. La selección de variables a partir de todas las climáticas disponibles la hice en función de su menor correlación. N=13; r<sup>2</sup>=0,63; F=5,13; p=0,02. FIV= factor de inflación de la varianza que indica multicolinealidad en caso de ser mayor a 20. ES= error estándar. t=estadístico de la prueba. P=probabilidad asociada a la prueba.

<i>Variable</i>	<i>Coficiente</i>	<i>FIV</i>	<i>ES</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante	-16.195	0	6.379	-2.539	0.035
T°Med Pr	0.655	1.975	1.086	0.603	0.563
T°Min Vr	-0.011	1.144	0.657	-0.017	0.987
T°Máx Vr	0.478	1.87	0.197	2.427	0.041

Tabla 2. Modelo de estabilidad climática que pone a prueba la variabilidad en la temperatura como explicativa de la riqueza de especies en las paredes sur. Debido a la correlación entre la variación en la temperatura de primavera y verano utilicé sólo la de verano (VarT° Vr). N=13; r<sup>2</sup>=0,57; F=14,5; p=0,003. FIV= factor de inflación de la varianza que indica multicolinealidad en caso de ser mayor a 20. ES= error estándar. t=estadístico de la prueba. P=probabilidad asociada a la prueba.

<i>Variable</i>	<i>Coficiente</i>	<i>FIV</i>	<i>ES</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante	-13.161	0	5.583	-2.357	0.04
Var T° Vr	0.516	1	0.136	3.808	0.003

Tabla 3. Modelo de heterogeneidad ambiental que pone a prueba la rugosidad (Rug) y la rugosidad con suelo (RugS) como explicativas de la riqueza de especies en las paredes sur. N=30;  $r^2=0,32$ ; F=2,39; p=0,14. FIV= factor de inflación de la varianza que indica multicolinealidad en caso de ser mayor a 20. ES= error estándar. t=estadístico de la prueba. P=probabilidad asociada a la prueba.

<i>Variable</i>	<i>Coefficiente</i>	<i>FIV</i>	<i>ES</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante	11.061	0	4.412	2.507	0.033
Rug	-0.219	1.194	0.154	-1.427	0.187
RugS	0.2	1.194	0.213	0.94	0.372

Tabla 4. Modelo final para la riqueza de especies de las paredes sur incluyendo la temperatura máxima de verano (T°MáxVr). N=13;  $r^2=0,61$ ; F=17,53; p=0,002. FIV= factor de inflación de la varianza que indica multicolinealidad en caso de ser mayor a 20. ES= error estándar. t=estadístico de la prueba. P=probabilidad asociada a la prueba.

<i>Variable</i>	<i>Coefficiente</i>	<i>FIV</i>	<i>ES</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante	-14.687	0	5.444	-2.698	0.022
T°Máx Vr	0.557	1	0.133	4.186	0.002

Tabla 5. Modelo de heterogeneidad ambiental que pone a prueba la rugosidad (Rug) y la rugosidad con suelo (RugS) como explicativas de la riqueza de especies en las paredes norte. N=10;  $r^2=0,33$ ; F=1,73; p=0,25. FIV= factor de inflación de la varianza que indica multicolinealidad en caso de ser mayor a 20. ES= error estándar. t=estadístico de la prueba. P=probabilidad asociada a la prueba.

<i>Variable</i>	<i>Coefficiente</i>	<i>FIV</i>	<i>ES</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante	16.449	0	8.41	1.956	0.098
Rugs	-0.366	1.478	0.341	-1.073	0.324
RugS	0.188	1.478	0.295	0.637	0.548

Tabla 6. Modelo climático que pone a prueba la temperatura media de primavera (T°Med Pr), y las temperaturas mínimas y máximas de verano (T°Min Vr y T°Máx Vr) como explicativas de la riqueza de especies en las paredes norte. La selección de variables a partir de todas las variables de temperatura disponibles la hice en función de su menor correlación. N=10;  $r^2=0,23$ ; F=0,6; p=0,64. FIV= factor de inflación de la varianza que indica multicolinealidad en caso de ser mayor a 20. ES= error estándar. t=estadístico de la prueba. P=probabilidad asociada a la prueba.

<i>Variable</i>	<i>Coficiente</i>	<i>FIV</i>	<i>ES</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante	-10.491	0	31.973	-0.328	0.756
T°Med Pr	-0.111	1.468	3.119	-0.036	0.973
T°Min Vr	2.425	1.486	2.112	1.148	0.303
T°Máx Vr	0.488	1.432	0.745	0.655	0.541

Tabla 7. Modelo de estabilidad climática que pone a prueba la variabilidad en la temperatura como explicativa de la riqueza de especies en las paredes norte. Debido a la correlación entre la variación en la temperatura de primavera y verano utilicé sólo la de verano (VarT° Vr). N=10;  $r^2=0,03$ ; F=0,006; p=0,94. FIV= factor de inflación de la varianza que indica multicolinealidad en caso de ser mayor a 20. ES= error estándar. t=estadístico de la prueba. P=probabilidad asociada a la prueba.

<i>Variable</i>	<i>Coficiente</i>	<i>FIV</i>	<i>ES</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante	13.502	0	24.333	0.555	0.596
Var T° Vr	-0.039	1	0.527	-0.075	0.943

Tabla 8. Modelo de heterogeneidad ambiental que pone a prueba la rugosidad (Rug) y la rugosidad con suelo (RugS) como explicativas de la riqueza de especies a escala regional. N=50;  $r^2=0,45$ ; F=3,95; p=0,01. FIV= factor de inflación de la varianza que indica multicolinealidad en caso de ser mayor a 20. ES= error estándar. t=estadístico de la prueba. P=probabilidad asociada a la prueba.

<i>Variable</i>	<i>Coficiente</i>	<i>FIV</i>	<i>ES</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante	11.321	0	3.289	3.442	0.001
RugS	0.203	1.017	0.069	2.934	0.005
Rug	-0.076	1.143	0.054	-1.394	0.17

Tabla 9. Modelo climático que pone a prueba la temperatura mínima (T°Min) y la precipitación media anuales (Prec) como explicativas de la riqueza de especies a escala regional. La selección de la variable representativa de la temperatura a partir las variables de temperatura disponibles la hice en función de su menor correlación. N=50; r<sup>2</sup>=0,19; F=5,46; p=0,007. FIV= factor de inflación de la varianza que indica multicolinealidad en caso de ser mayor a 20. ES= error estándar. t=estadístico de la prueba. P=probabilidad asociada a la prueba.

<i>Variable</i>	<i>Coefficiente</i>	<i>FIV</i>	<i>ES</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante	4.039	0	5.066	0.797	0.429
Prec	0.019	1.005	0.006	3.087	0.003
T°Min	1.055	1.005	1.103	0.956	0.344

Tabla 10. Modelo de estabilidad climática que pone a prueba la variabilidad en la temperatura (VarT°) como explicativa de la riqueza de especies a escala regional. N=50; r<sup>2</sup>=0,09; F=4,56; p=0,04. FIV= factor de inflación de la varianza que indica multicolinealidad en caso de ser mayor a 20. ES= error estándar. t=estadístico de la prueba. P=probabilidad asociada a la prueba.

<i>Variable</i>	<i>Coefficiente</i>	<i>FIV</i>	<i>ES</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante	0.944	0	6.135	0.154	0.878
VarT°	0.297	1	0.139	2.136	0.038

Tabla 11. Modelo final para la riqueza de especies a escala regional que incluyó como variables explicativas a la variación en la temperatura anual (VarT°), la precipitación media anual (Prec) y la rugosidad con suelo (RugS). N=50; r<sup>2</sup>=0,30; F=6,58; p<0,001. FIV= factor de inflación de la varianza que indica multicolinealidad en caso de ser mayor a 20. ES= error estándar. t=estadístico de la prueba. P=probabilidad asociada a la prueba.

<i>Variable</i>	<i>Coefficiente</i>	<i>FIV</i>	<i>ES</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante	-3.981	0	5.65	-0.705	0.485
VarT°	0.094	1.573	0.156	0.602	0.55
Prec	0.017	1.572	0.007	2.3	0.026
RugS	0.185	1.003	0.065	2.862	0.006

## **Figuras**

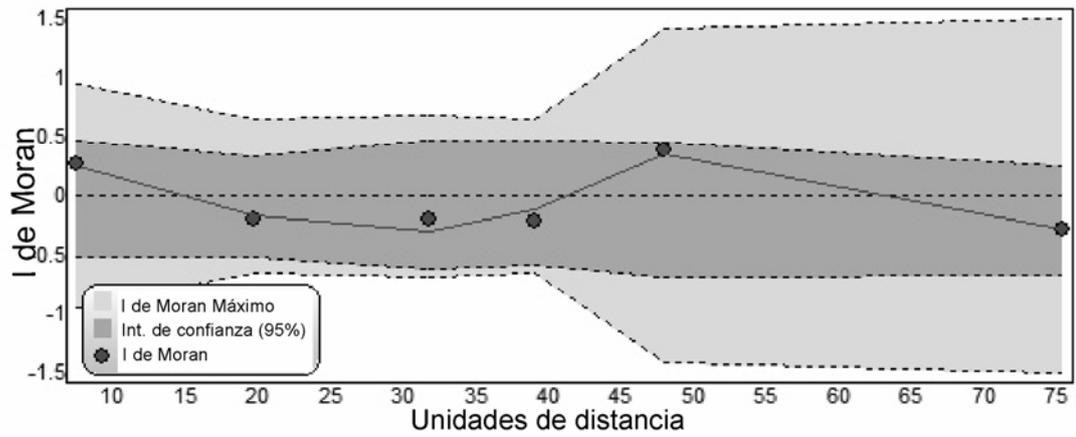


Figura 1. Correlograma de Moran a microescala para la riqueza de especies nativas en las paredes sur.

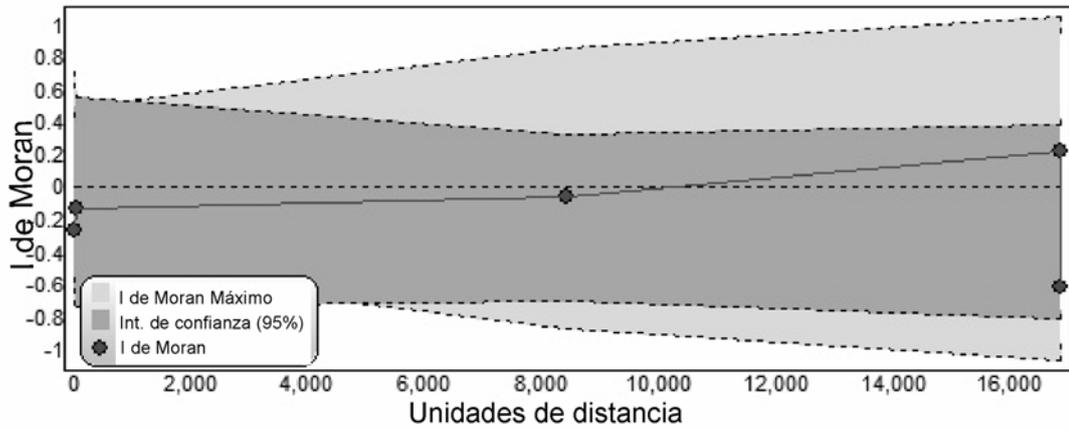


Figura 2. Correlograma de Moran a microescala para la riqueza de especies nativas en las paredes norte.

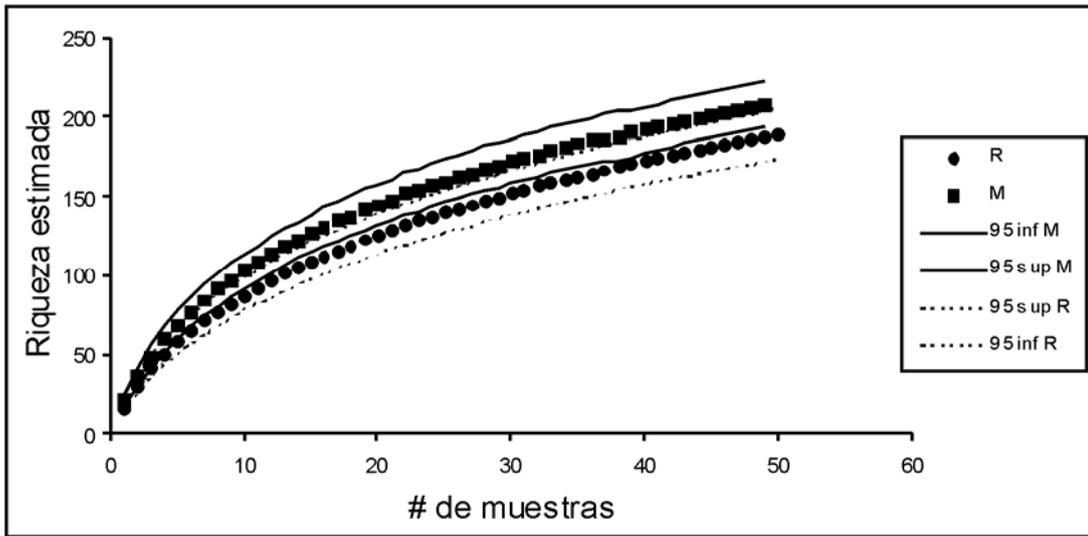


Figura 3. Curvas de rarefacción para los roquedales (R) y las parcelas de matriz (M). Las líneas punteadas y continuas muestran los intervalos de confianza para los roquedales y las parcelas de matriz respectivamente.

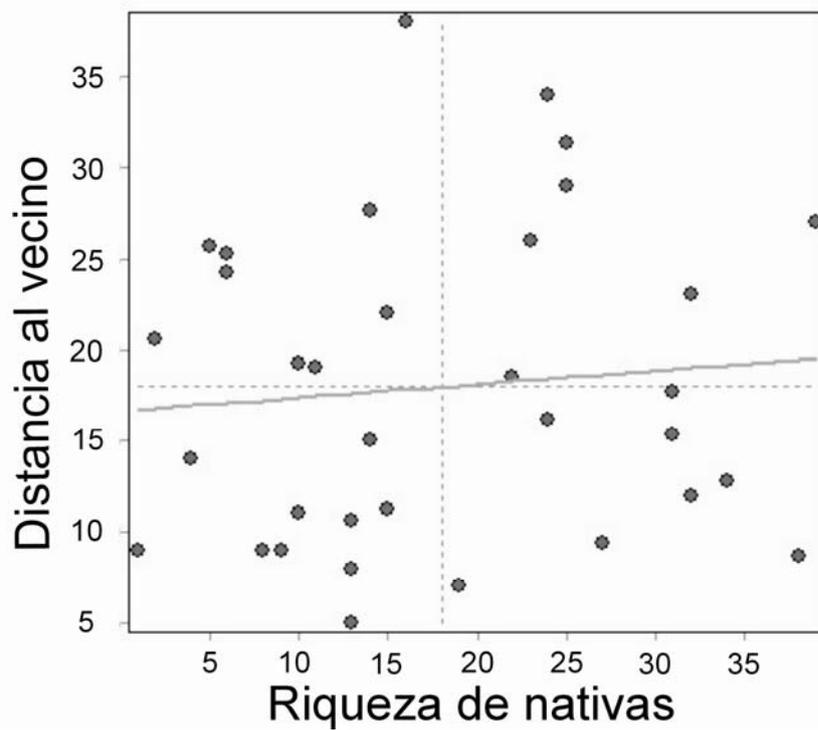
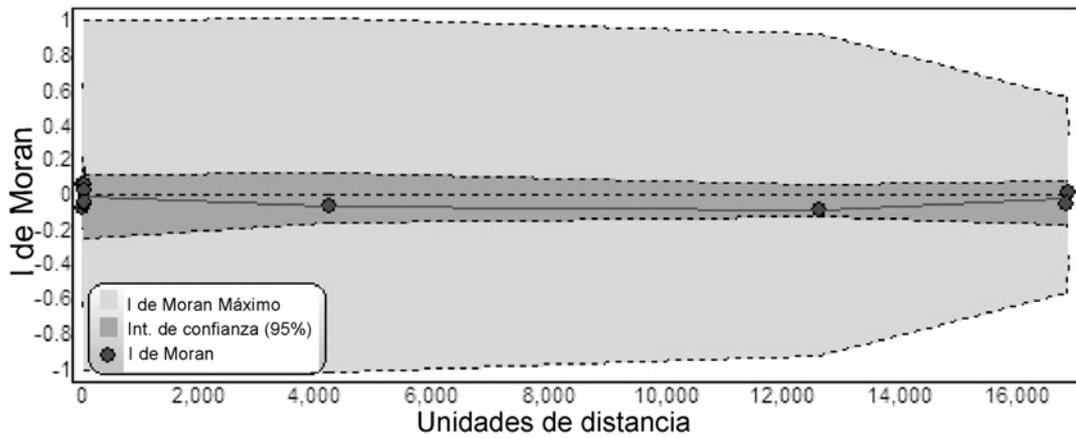


Figura 4. A) Correlograma de Moran para la riqueza de especies nativas a escala regional. B) Riqueza de especies nativas relacionada a la riqueza de especies nativas del roquedal vecino más cercano.

## CAPÍTULO 4

*Las especies exóticas en los roquedales y la matriz*



## Resumen

Las especies exóticas invasoras son una amenaza creciente para la biodiversidad nativa local, especialmente en determinados hábitats y en las cercanías de ambientes urbanos. Sin embargo, aún se sabe poco acerca de los efectos de las características del hábitat circundante y de la distancia a las ciudades en relación a las invasiones de especies vegetales en roquedales. En este capítulo estudié la flora exótica encontrada en los roquedales y en las parcelas de matriz asociadas, analizándolas en relación a variables climáticas, ambientales y a la distancia a centros urbanos. Los resultados indican que los roquedales se ven tan afectados por la invasión de especies exóticas como la matriz circundante, ya que en conjunto los roquedales presentan un número de especies exóticas similar al de la matriz. La flora exótica está dominada por especies anuales o bianuales, a diferencia de la flora nativa en la que predominan las hierbas perennes, tanto en los roquedales como en la matriz. Esto sugiere la disponibilidad de nichos vacantes que serían utilizados por las especies exóticas capaces de terminar su ciclo de vida en solo una o dos temporadas de crecimiento. Comparando la flora de los roquedales y la matriz en conjunto encontré una mayor similitud entre ellas respecto de las especies exóticas que en el caso de la flora nativa solamente. Además, son muy pocas las especies exóticas exclusivas de los roquedales o de la matriz, y hay menos diferencia en la composición de exóticas que en la composición de nativas entre roquedales a lo largo del gradiente ambiental. Tanto la flora exótica de los roquedales como la de la matriz sigue un gradiente ambiental afectado por variables climáticas diferentes en cada caso. Los análisis muestran que la disponibilidad de hábitat determina la riqueza de especies exóticas en los roquedales, mientras que la temperatura mínima y la distancia a los centros urbanos son determinantes importantes de la riqueza de especies exóticas en la región. También encontré que los ambientes más ricos en especies nativas son los que mantienen mayor riqueza de especies exóticas. Los resultados muestran una homogenización de la flora tanto de los roquedales como de la matriz por efecto de la invasión de exóticas. Además resaltan la importancia de monitorear las especies invasoras, debido, por un lado, a que podrían verse favorecidas

por el aumento de temperaturas pronosticado gracias a su forma de vida anual predominante, y por otro, dada su capacidad de modificar los ambientes y los regímenes de disturbios, representan una amenaza grave para las especies que necesitan del refugio que les proveen los roquedales.

## Introducción

La introducción antropogénica de especies está homogeneizando a las biotas del mundo entero (Rapoport 1990; McKinney 2006). En latitudes templadas del Hemisferio Sur, muchas especies euroasiáticas, introducidas desde el comienzo de la ocupación europea en el Nuevo Mundo, se han naturalizado. Ya desde tiempos de Darwin se observó el impacto de especies exóticas llegadas desde regiones templadas del Hemisferio Norte, sobre diversos ambientes del Hemisferio Sur (por ej., Darwin 1845; Hauman 1925; Richardson et al. 1996; Arroyo et al. 2000; Webb et al. 1988; Zalba y Villamil 2002; Speziale y Lambertucci 2010). Por ejemplo, varias especies de *Pinus*, mayormente un género boreal, se están extendiendo rápidamente en varios países del Hemisferio Sur (Rejmanek y Richardson 1996). Estas invasiones dramáticas de *Pinus* han ocurrido en hábitats que pueden mantener formas de vida que, por razones históricas y/o evolutivas, no están presentes en las floras locales, como por ejemplo los árboles en el fynbos arbustivo de Sudáfrica (Higgins et al. 1999; Richardson y Brown 1986) o elementos leñosos en las pampas gramíneas de Argentina (Zalba et al. 2008). Por lo tanto, las especies invasoras son una gran preocupación en el Hemisferio Sur, aunque no han sido lo suficientemente estudiadas, especialmente en Sudamérica (por ej., Pauchard et al. 2010; Speziale y Lambertucci 2010; Speziale et al. 2012).

El noroeste de la Patagonia tiene una gran riqueza de especies nativas asociada a clima y topografía muy diversos (Ezcurra y Brion 2005), con hábitats de diferente susceptibilidad a la invasión. Además, las especies exóticas con características idiosincráticas diferentes, como por ejemplo sus formas de vida, pueden encontrar diferentes nichos a ocupar en este tipo de paisaje variado. En la actualidad, la flora del noroeste de la Patagonia comprende aproximadamente 300 especies exóticas (Rapoport y Brion 1991) que representan alrededor del 20% del total de especies de esta región (Zuloaga et al. 1999). Considerando las especies herbáceas, la flora exótica del noroeste de la Patagonia posee una preponderancia de especies anuales (Speziale y Ezcurra 2011), en contraste con lo encontrado para la flora nativa que presenta una preponderancia de especies herbáceas perennes (Ferreira et al. 1998; Ghermandi et al.

2004; Gonzalez y Ghermandi 2008; Speziale y Ezcurra 2011). La alta riqueza de plantas introducidas que se encuentran en el norte de la Patagonia hace que la zona sea especialmente adecuada para el estudio de las características que determinan la invasión por especies exóticas en diferentes ambientes, incluyendo los afloramientos rocosos con su gran diversidad microclimática y microtopográfica.

Estudios recientes realizados en el Hemisferio Norte, utilizando bases de datos de parcelas de vegetación a escalas regional y continental, han demostrado que el tipo de hábitat es un buen predictor de la invasión de plantas exóticas (por ej., Chytrý et al. 2009; Vilà et al. 2007). En general, se han encontrado altos niveles de invasión en las áreas bajas de la zona templada de Europa occidental y central, mientras que se hallaron bajos niveles de invasión en la zona boreal y las regiones montañosas de todo el continente europeo (Chytrý et al. 2009). A una escala menor, los niveles más altos de invasión se han observado para las zonas agrícolas, urbanas e industriales, viéndose niveles bajos para la mayoría de los bosques y pastizales, mientras que los más bajos registrados corresponden a la zona de vegetación esclerófila y alpina, y a los brezales y turberas (Chytrý et al. 2009; Pyšek et al. 2002; Vilà et al. 2007). En el noroeste de la Patagonia, la riqueza de especies exóticas encontrada es mayor en los ambientes de matorral que en los de estepa (Speziale y Ezcurra 2011). Esta información es importante para predecir las tendencias a invasión dentro de hábitats particulares, y para modelar a futuro los efectos del cambio climático en los niveles de la invasión (Chytrý et al. 2009). Hasta ahora, la relación entre las invasiones de plantas y los tipos de hábitat de la zona templada de América del Sur sólo se ha evaluado en algunas áreas (por ej., Pauchard y Alaback 2004; Speziale y Ezcurra 2011) y en ningún caso se han incluido ambientes de roquedales.

Las ciudades constituyen una especial amenaza para la conservación de la biodiversidad (Alston y Richardson 2006; Botham et al. 2009; Timmins y Williams 1991). Los movimientos y actividades humanas asociados con los ambientes urbanos aumentan los disturbios y la presión de propágulos de especies introducidas, y por lo tanto proporcionan entornos favorables para las especies exóticas (Alston y Richardson 2006; Botham et al. 2009; Bulleri y Chapman 2010; Pennington et al. 2010; Ricotta et al. 2010). Las ciudades del noroeste patagónico cercanas a los roquedales estudiados en

esta tesis han experimentado un aumento espectacular en sus poblaciones en los últimos 30 años. En estas ciudades, varias plantas ornamentales y hortícolas suelen escaparse de cultivo y crecer en forma silvestre (por ej., Ezcurra y Brion 2005), como se ha observado en otros lugares del Hemisferio Sur (Sullivan et al. 2005). Muchas sólo aparecen como eventuales (*sensu* Richardson et al. 2000, es decir, especies no nativas que a veces crecen en forma silvestre, pero que no se reproducen regularmente). Sin embargo, varias se han naturalizado, y algunas se han convertido en invasoras problemáticas, como la rosa mosqueta, la rosa silvestre (*Rosa rubiginosa* y *R. canina*) y la retama (*Cytisus scoparius*) (Damascos y Gallopin 1992; Simberloff et al. 2003; Damascos y Bran 2006).

Se ha encontrado recientemente que, a gran escala, las áreas con alta riqueza de especies son especialmente propensas a las invasiones (Stohlgren et al. 2003), lo que contradice un paradigma ecológico mantenido por mucho tiempo, según el cual las áreas con menor riqueza serían las más invadidas (Elton 1958). La evidencia experimental muestra que sólo a pequeña escala (por ej., Kennedy et al. 2002) existe mayor invasión en sitios de baja riqueza. Por lo tanto, las mismas variables que afectan la riqueza de especies nativas podrían afectar a las especies exóticas. Las condiciones climáticas que favorecen a las especies nativas pueden también ser áreas altamente productivas para las especies exóticas (Richardson y Pyšek 2006; Stohlgren et al. 2003). En el caso particular de los roquedales, también la disponibilidad de suelo podría influir en la riqueza de especies exóticas como encontré en el Capítulo 3 para las especies nativas.

### **Objetivo**

Analizar la composición, riqueza, y formas de vida de las especies exóticas de los roquedales y compararlas con las de las especies exóticas de la matriz circundante y de la flora nativa.

### **Hipótesis y predicciones**

H1) El espectro de formas de vida de la flora exótica difiere del de las especies nativas porque ocupan nichos ecológicos diferentes.

P1) Encontraré un mayor número de especies exóticas anuales que de especies nativas anuales tanto en roquedales como en la matriz.

H2) La riqueza de especies exóticas es diferente según el hábitat considerado por las características ambientales propias de cada ambiente.

P2) La riqueza de especies exóticas será menor en los roquedales que en la matriz, y mayor en la zona de matorral que en la estepa tanto en la matriz como en los roquedales.

H3) La invasión por especies exóticas está afectada por el clima, los disturbios de origen antrópico y la microtopografía en el caso de los roquedales.

P3) Habrá mayor riqueza de especies exóticas en zonas de mayor precipitación y temperatura, más cercanas a centros urbanos y en roquedales con más rugosidad.

H4) La riqueza de especies exóticas se relaciona positivamente con la riqueza de especies nativas ya que responde en forma similar a las variables que la determinan.

P4) Los roquedales y las parcelas de matriz con mayor riqueza de especies nativas tendrán mayor riqueza de especies exóticas.

## Métodos

### *Recolección de datos*

Utilicé los datos de composición florística del Capítulo 1, clasificando a las especies en nativas y exóticas (ver métodos en Introducción y Capítulo 1). Dada la baja riqueza de especies exóticas en los roquedales no realicé comparaciones a nivel de micrositio sino que consideré a los roquedales en forma completa.

### *Análisis de datos*

Para comparar las características generales de las floras exóticas de los roquedales y de la matriz en cuanto a familias dominantes, formas de vida y origen biogeográfico realicé pruebas  $\chi^2$  o G si los datos no cumplían los requisitos para la primera.

Para analizar la composición florística realicé análisis de correspondencias destendenciados (ACD) y análisis de correspondencias canónicos (ACC) de especies exóticas de los roquedales y de especies exóticas de la matriz (en forma separada), en relación a variables climáticas tomadas de la base de datos WorldClim (Hijmans et al. 2005) y a la distancia a la ciudad más cercana.

Para evaluar las posibles causales de la riqueza de especies exóticas en los roquedales propuse cuatro modelos independientes (uno para cada una de ellas). Luego armé un modelo final con las variables que presentaran efectos significativos en los modelos particulares ( $p \leq 0,05$ ). En el modelo *climático* incluí la precipitación media anual y las temperatura mínima, media y máxima promedio anual y en el modelo de *estabilidad* incluí la variación en la temperatura. Todos los datos climáticos fueron tomados de WorldClim (Hijmans et al. 2005; ver Métodos Capítulo 2). En el modelo de *heterogeneidad ambiental* incluí a la formación geológica (ver Métodos Introducción), la rugosidad, y la rugosidad con suelo de cada roquedal. Estas últimas variables son las mismas utilizadas en el Capítulo 3 (ver Métodos Capítulo 3). En el modelo *disturbio* incluí la distancia al centro poblado más cercano. Para esto consideré la distancia entre

los sitios de muestreo y Villa Traful, Villa La Angostura, Dina Huapi, Bariloche, Pilcaniyeu, o Las Bayas medida con la herramienta “regla” del programa Google Earth trazando líneas que siguieran el relieve del terreno desde el centro del poblado a cada roquedal. Por último puse a prueba un modelo final que incluyó las variables significativas en los modelos analizados por separado. En el caso de las parcelas de matriz analicé tres modelos ya que no consideré la hipótesis *heterogeneidad ambiental*. Los modelos los analicé mediante regresiones lineales simples y múltiples del programa SAM (Rangel et al. 2010).

Para comparar la riqueza de especies exóticas entre los roquedales y las parcelas de matriz realicé una curva de rarefacción basada en muestras para la riqueza total del roquedal y de la matriz, a partir de la matriz de presencia y ausencia de especies (Gotelli y Colwell 2001). Luego comparé ambas curvas superponiéndolas en el mismo gráfico y por medio de un ANOVA entre los valores estimados de riqueza a través del procedimiento de rarefacción (ver Métodos Capítulo 3).

## Resultados

### *Flora exótica de los roquedales y la matriz adyacente*

Nueve de los 50 roquedales no presentaron especies exóticas mientras que otros seis presentaron solo una. En cambio, todas las parcelas de matriz presentaron más de una especie exótica. Sin embargo, en conjunto los roquedales presentaron un número de especies exóticas similar al de la matriz (Tabla 1). La flora exótica que habita los roquedales estuvo dominada por las mismas familias que dominan la flora nativa, Asteraceae y Poaceae (Tabla 1; Capítulo 1, Tabla 1), no habiendo diferencias significativas en las proporciones de cada una entre los roquedales y la matriz (Test  $G=1,99$ ;  $p=0,37$ ). La mayoría de los géneros presentes, tanto en los roquedales como en la matriz, estuvieron representados por una sola especie, mientras que solamente *Cerastium* y *Vulpia* estuvieron representados por dos especies (Tabla 2).

La riqueza de especies exóticas varió entre 0 y 10 especies por roquedal, siendo la moda igual a dos, mientras que en la matriz varió entre 0 y 11 con una moda de cuatro. A diferencia de lo hallado en la flora nativa (Capítulo 1), encontré pocas especies exóticas exclusivamente en los roquedales y con frecuencia baja de aparición (Tabla 2). En los roquedales, las especies exóticas más frecuentes fueron *Rumex acetosella*, perenne, y *Bromus tectorum* y *Vulpia myuros*, ambas anuales, mientras que las especies más frecuentes en la matriz fueron *Rumex acetosella* y *Cerastium arvense*, ambas perennes, seguidas por la especie anual *Bromus tectorum* (Tabla 2).

La mayoría de las exóticas fueron anuales o bianuales tanto en los roquedales ( $\text{Chi}^2=6,26$ ;  $\text{df}=1$ ;  $p<0,01$ ) como en la matriz ( $\text{Chi}^2=25,04$ ;  $\text{df}=2$ ;  $p<0,001$ ). La alta frecuencia de especies anuales o bianuales entre las exóticas marca una gran diferencia con las nativas, que generalmente son hierbas perennes (Capítulo 1).

Respecto a su origen, la mayoría de las especies exóticas fue de origen euroasiático tanto en los roquedales ( $\text{Chi}^2=29,96$ ;  $\text{df}=3$ ;  $p<0,01$ ) como en la matriz ( $\text{Chi}^2=26,59$ ;  $\text{df}=3$ ;  $p<0,01$ ). Las proporciones de especies de cada origen fueron similares entre los roquedales y la matriz ( $\text{Chi}^2=2,5$ ;  $\text{df}=3$ ;  $p=0,48$ ).

### ***Gradiente de la composición de especies exóticas en los roquedales***

En el ordenamiento resultante del ACD de los roquedales en función de su composición florística de especies exóticas, la inercia total fue de 3,726 (Fig. 1), mucho menor que la inercia de las nativas (Capítulo 1, Fig. 1), lo que implica una menor diversidad de exóticas que de nativas. En el caso de las exóticas, los centroides de los roquedales aparecieron muy juntos, diferenciándose solamente algunos roquedales con pocas especies poco frecuentes. Las variables suplementarias mostraron la precipitación y la temperatura máxima más fuertemente asociadas al eje uno con una correlación de -0,34 y -0,28 respectivamente. La distancia a las ciudades mostró una correlación menor con los ejes.

El modelo resultante del ACC de los roquedales según su composición de especies exóticas en función de las variables consideradas presentó un gradiente geográfico y climático (Fig. 2). Hacia el extremo positivo del eje 2 se ubicaron los roquedales con mayor precipitación y temperatura mínima ubicados geográficamente hacia el noroeste del área de estudio. Hacia el extremo negativo de ese eje se ubicaron los roquedales del este con menores temperaturas mínimas y menor precipitación pero mayores temperaturas máximas que se localizan hacia el este del área de estudio. Hacia el extremo positivo del eje uno se encontraron roquedales de la zona sur, ubicados a mayor distancia a las ciudades. La variable cuyo aporte fue significativo en el ordenamiento fue la precipitación media anual, mientras que la temperatura mínima anual resultó marginalmente significativa (Tabla 3).

### ***Determinantes de la riqueza de especies exóticas en los roquedales***

La riqueza de especies exóticas en los roquedales no difirió entre hábitats de matorral y estepa ( $F_{(1,39)}=1,20$ ;  $p=0,28$ ; Fig. 3) aunque la riqueza de nativas fue mayor en los matorrales ( $F_{(1,45)}=4,93$ ;  $p=0,03$ ; Fig. 3). Los modelos analizados separadamente indicaron que la precipitación, la temperatura mínima y la rugosidad con suelo influyen positivamente en la riqueza de especies exóticas encontradas en los roquedales (Tablas 4-7). Sin embargo, el modelo final incluyendo estas variables mostró sólo una relación significativa con la disponibilidad de hábitat representada por la rugosidad con suelo (Tabla 8).

### ***Gradiente de la composición de especies exóticas en la matriz***

El ACD de las especies exóticas de la matriz mostró una inercia total= 2,384, menor a la inercia de los roquedales, mostrando un gradiente oeste-este (Fig. 4-5). Hacia el extremo negativo del eje uno se ubicaron las parcelas de matriz situadas hacia el oeste, asociadas a una mayor precipitación anual, mientras que hacia el positivo se ubicaron las parcelas del este, que presentaron menores precipitaciones y una mayor variación en la temperatura. Las variables asociadas a este ordenamiento de la composición de exóticas en la matriz fueron la precipitación, con una correlación =-0,5, la temperatura mínima con una correlación=-0,42 y la variación en la temperatura con una correlación =0,51 todas en relación con el eje uno (Figura 4).

El ACC (Fig. 6) de la composición de especies exóticas mostró también un gradiente oeste-este con una inercia=2,384. Hacia el extremo positivo del eje uno y el negativo del eje dos se encontraron las parcelas de matriz del noroeste del área de estudio, asociadas a mayores precipitaciones anuales y mayores temperaturas mínimas anuales. Hacia el extremo opuesto se encontraron las parcelas de matriz ubicadas al este del área de estudio, las cuales presentaron menores temperaturas mínimas y menor precipitación anual, pero mayor variabilidad térmica. Hacia el extremo positivo de ambos ejes se ubicaron las parcelas de matriz de la zona sur-centro del área de estudio, presentando menores temperaturas máximas y valores intermedios del resto de las variables. El modelo resultante de la selección de variables (forward stepwise) identificó la variable más importante en relación a la composición de especies exóticas de la matriz: la variación en la temperatura asociada al eje uno (Tabla 14).

### ***Riqueza de especies exóticas en la matriz y sus determinantes***

El número promedio de especies exóticas por parcela de matriz fue mayor que en los roquedales ( $F_{(1,85)}=6,45$ ;  $p=0,013$ ; Fig. 7). La riqueza de especies exóticas de la matriz fue mayor en las parcelas de matorral que en las parcelas de estepa ( $F_{(1,48)}=28,16$ ;  $p<0,001$ ; Fig. 8). También hubo mayor riqueza de especies nativas en los matorrales que en las parcelas de estepa ( $F_{(1,48)}=5,09$ ;  $p=0,028$ ; Fig. 8).

Los modelos individuales propuestos indicaron que la temperatura mínima anual tiene un efecto positivo y la distancia al centro urbano más cercano un efecto negativo sobre la riqueza de especies exóticas en las parcelas de matriz (Tablas 10-12). El modelo final incluyendo estas dos variables mantiene el efecto de ambas (Tabla 13).

***Composición de especies exóticas comparando los roquedales con la matriz***

El ordenamiento resultante del ACD mostró un gran solapamiento de los roquedales y la matriz, indicando una gran similitud florística respecto de las especies exóticas. Solamente se separaron algunos roquedales con muy pocas especies y de baja frecuencia. Hacia el extremo negativo del eje uno un roquedal presentó solo dos especies exóticas, ambas con baja frecuencia de aparición. Hacia el extremo positivo del eje uno pero negativo del eje dos se ubicó un roquedal con tres especies, una sola de ellas muy frecuente. Hacia el extremo positivo de ambos ejes se encontraron dos roquedales con una sola especie (Fig. 9).

## Discusión

Estos análisis señalan que la flora exótica del noroeste patagónico es rica y diversa, y su riqueza aumenta en los matorrales ricos en especies nativas, en las cercanías de los centros urbanos, en sitios con temperaturas bajas y en los roquedales con mayor disponibilidad de suelo. Los roquedales del noroeste patagónico no son refugios aislados contra esta flora exótica a la que son permeables tanto en la estepa como en el matorral, de manera tal que los afloramientos presentan en conjunto una flora exótica muy similar a la flora regional de la matriz que los rodea. Esta flora se caracteriza por variar en el gradiente de precipitación y por presentar mayoritariamente especies de las familias Asteraceae y Poaceae, igual que la flora nativa. Sin embargo, presenta otros géneros y formas de vida anuales o bianuales muy diferentes en su funcionamiento a las herbáceas nativas perennes. Por lo tanto, esta combinación de forma de vida oportunística y adaptada al clima de la región podría ser una ventaja para las especies exóticas en detrimento de la flora nativa.

La flora exótica de la región está homogeneizando los ambientes nativos dado que la similitud encontrada entre y dentro de la flora de los roquedales y de la matriz es mayor para las especies exóticas que para las nativas. Además, la flora exótica presenta menos especies que la flora nativa aunque la mayoría de sus especies presenta una frecuencia mayor que la de las especies nativas. Este aumento en la similitud de los ambientes en el espacio es un proceso complejo y va más allá de la pérdida de biodiversidad nativa o de la invasión de especies exóticas (Lockwood y McKinney 2000; Olden y Poff 2004; Olden et al. 2004). La introducción de especies puede llevar a la homogeneización funcional de los ecosistemas, lo cual implica un cambio en su función y la pérdida de resiliencia (Olden et al. 2004). En el estado actual, las especies exóticas presentes en los roquedales no parecerían haber afectado a las especies nativas en gran medida, ya que los resultados de esta tesis indican que los roquedales presentan alta diversidad de especies nativas y que estarían funcionando como refugios. Sin embargo, ya se observan signos de homogeneización biótica.

Este proceso de homogeneización se ve favorecido por la presencia de centros urbanos (McKinney 2001; McKinney 2006). Las áreas urbanas y suburbanas pueden actuar como sitios dispersores de propágulos y de disturbio humano (Alston y Richardson 2006; Botham et al. 2009; Foxcroft et al. 2008; Sullivan et al. 2005). En los resultados encontré que la distancia al centro urbano más cercano tuvo una relación consistente con la riqueza y la composición de especies exóticas de la matriz. Si bien la riqueza de especies de los roquedales no estuvo afectada por la distancia al centro urbano en forma directa, probablemente se relacione en forma indirecta debido a que la matriz que rodea a los roquedales afecta su flora (Wiser 1994). Como se ha visto para otras regiones, los sitios urbanos tienen gran riqueza de especies exóticas debido a la presencia de especies hortícolas y ornamentales de jardín, y posiblemente actúan como centro de dispersión (por ej., Alston y Richardson 2006; Botham et al. 2009; Sullivan et al. 2005). En Chile, las áreas con mayor densidad de especies exóticas han sido atribuidas a poblaciones y otras actividades humanas (Arroyo et al. 2000; Bustamante et al. 2005; Fuentes et al. 2008). Es interesante notar que en el noroeste de la Patagonia, poblaciones con 500 habitantes o menos estuvieron relacionadas con un aumento de la riqueza de especies exóticas, mostrando que no son necesarias poblaciones humanas numerosas para comenzar una invasión. Esto podría deberse a la relación entre la riqueza de especies exóticas o el nivel de invasión con otros factores derivados de las actividades humanas más que simplemente con el número de personas. Algunos de estos factores incluyen el tipo de uso de la tierra (Chaneton et al. 2002; Botham et al. 2009), el tiempo desde que comenzó la urbanización (McKinney 2001), la presencia de rutas (Larson 2003; Ghermandi et al. 2004; Arteaga et al. 2009), y el transporte y el comercio entre ciudades (Rapoport 1979). En este último sentido, hubiera sido interesante considerar la distancia entre los roquedales y las rutas por las cuales se accedió a los mismos y el tráfico de cada una de ellas.

A pesar de que numerosos estudios han probado que hábitats diferentes presentan diferentes niveles de invasión (por ej., Chytrý et al. 2009; Guirado et al. 2007; Richardson et al. 1996; Vilà et al. 2007), pocos han demostrado qué características de los ambientes favorecen la invasibilidad (Richardson y Pyšek 2006; Woham 2006). En este estudio, tanto la diversidad nativa como la exótica alcanzaron los valores más altos

en los matorrales. Estos matorrales se encuentran asociados a valores intermedios de precipitación que no limitarían la actividad biológica y por lo tanto resultan en una alta riqueza de especies (Speziale et al. 2010). Las condiciones climáticas que favorecen a las especies nativas también son áreas altamente productivas para las especies exóticas (Richardson y Pyšek 2006; Stohlgren et al. 2003). Las especies nativas también pueden estar actuando como nodrizas y afectar positivamente a las exóticas como ya se ha observado para especies nativas altoandinas de crecimiento en cojín (Arredondo-Nuñez et al. 2009). Estos factores, junto con el alto nivel de disturbio en la región (fuego, pastoreo y otras actividades humanas) (Veblen et al. 1992; Raffaele y Veblen 2001) y la resultante fluctuación en la disponibilidad de recursos, podrían ser los determinantes del patrón observado de mayor riqueza de especies exóticas en la zona de matorral (cf. Brooks et al. 2004; Davis et al. 2000; Richardson y Pyšek 2006). Sin embargo, otras variables no consideradas en los análisis podrían también estar jugando un rol, como el uso de la tierra, la disponibilidad de recursos, los nutrientes del suelo, la presión de propágulos, las características propias de las especies o la interacción entre estas variables (Burke y Grime 1996; Harrison 1999; Huenneke et al. 1990; Lonsdale 1999; Pauchard y Alaback 2004; Stohlgren et al. 1999).

En cuanto al uso de la tierra, las actividades humanas en el oeste de la región estudiada incluyen plantaciones forestales y la cría de herbívoros introducidos como el ganado vacuno, ovino y equino. Sitios pastoreados por ganado vacuno en el matorral chileno análogo, presentan mayor abundancia de exóticas que sitios sin pastoreo (Arroyo et al. 2000; Holmgren et al. 2000). La presencia de grandes herbívoros (domésticos o salvajes) puede aumentar la tasa exitosa de introducciones ya que actúan como vectores dispersores de semillas a través del paisaje (Pauchard y Shea 2006). Sin embargo, la relación entre hábitats pastoreados y la riqueza de especies exóticas es compleja, y no sólo incluye la dispersión de semillas, ya que también se ha visto una recuperación más rápida de las especies exóticas al retirarse el pastoreo debido a características intrínsecas de estas especies, entre otros factores (Keeley et al. 2003; Kimball y Schiffman 2003). En este sentido, hubiera sido bueno incluir en los modelos alguna variable representativa del uso de la tierra en los alrededores de los roquedales.

Las hierbas exóticas de la región estudiada son generalmente anuales o bianuales, mientras que las hierbas nativas son principalmente especies perennes tanto en la matriz como en los roquedales. Esto sugiere la existencia de un nicho ecológico vacante. Los nichos vacantes pueden mantener formas de vida que no se encuentran presentes en la flora local debido a razones históricas o evolutivas, y en ellos, las exóticas podrían ser exitosas debido a que tienen acceso a recursos que no son explotados por especies locales (por ej., Hierro et al. 2005; Rejmánek et al. 2005). En general, también se ha visto un porcentaje bajo de especies anuales en las floras de Nueva Zelanda y Chile, comparado con regiones similares del Hemisferio Norte (por ej., Arroyo et al. 2000; Wardle 1991). La muy baja proporción de especies anuales y bianuales que encontré entre las especies nativas ya había sido mostrado para la flora altoandina del sur de Argentina (Ferreyra et al. 1998a). Aunque se considere al grupo de anuales nativas fugitivas que aparecen después de los incendios y luego permanecen ocultas en el banco de semillas, hay más especies perennes que anuales en la flora nativa (Ghermandi et al. 2004; Gonzalez y Ghermandi 2008; Ghermandi y Gonzalez 2009). Se ha propuesto que un clima continental, con estaciones de crecimiento más largas características del lugar de origen de las especies exóticas, serían las causas que llevaron a la evolución de especies con tiempos generacionales cortos (Ferreyra et al. 1998b). Veranos más largos favorecerían la evolución de especies anuales ya que permitirían a las plantas terminar su ciclo de vida en una sola temporada de crecimiento (Ferreyra et al. 1998b). Si bien hay especies anuales de invierno que no se verían favorecidas por un verano más largo, este sería el caso de especies bianuales como los cardos (*Carduus* sp.) o el tabaco de indio (*Verbascum* sp.).

La composición de la flora exótica de los roquedales está muy relacionada con la composición de la flora de la matriz. Sin embargo, es importante resaltar que la variable que afecta el número de especies exóticas de los afloramientos es la disponibilidad de un ambiente donde crecer, mientras que las que afectan la riqueza de la matriz comprenden el disturbio antrópico, la temperatura y el tipo de ambiente. Esto resalta que los roquedales son sistemas con características intrínsecas diferentes a las de la matriz, que pueden reaccionar en forma distinta a los cambios climáticos y ambientales y a los disturbios antrópicos.

En conclusión, dos escenarios son posibles respecto al cambio en el estado de invasión de las especies exóticas en los roquedales. Por un lado, la presencia de especies exóticas podría mantenerse baja, por ejemplo debido a que sólo las especies nativas están adaptadas para vivir y reproducirse en ambientes tan hostiles (Meirelles et al. 1999). Por otro, es posible que las especies exóticas continúen el proceso de invasión y desplacen a la flora nativa particularmente gracias a su estrategia de crecimiento anual con ciclo de vida corto, que las podría favorecer frente a las nativas ante un cambio climático hacia mayores temperaturas. Este último escenario sería muy preocupante considerando que los roquedales ya presentan especies exóticas anuales, muchas de las cuales son consideradas invasoras (*sensu* Richardson et al. 2000), y que los mismos estarían funcionando como refugio para especies que no se encuentran en la matriz. Sería importante monitorear el efecto de las especies exóticas en el tiempo para evaluar si el proceso de homogeneización aumenta, y si éste lleva a una pérdida de la funcionalidad de los roquedales nordpatagónicos como refugios para elementos de la flora microtérmica nativa amenazada por el cambio global.

**Tablas**

Tabla 1. Descripción general de la flora exótica de los roquedales y de la matriz.

	<i>Roquedal</i>	<i>Matriz</i>
<b>Taxonomía</b>		
Especies totales	27	31
Géneros totales	25	29
Familias totales	13	12
<b>Familias más ricas</b>		
Poaceae	9	6
Asteraceae	4	8
Caryophyllaceae	3	4
<b>Formas de vida</b>		
Hierbas perennes	7	7
Arbustos	0	0
Hierbas anuales/bianuales	20	23
Árboles	0	1

Tabla 2. Especies exóticas encontradas sólo en los roquedales (R), tanto en roquedales como en las parcelas de matriz (R-M) o sólo en la matriz (M). Se indica también el origen: euroasiático (EA), norteamericano (NA), o hemisferio norte templado (NT) (Wiersema y León 1999). La frecuencia de aparición se muestra por separado para los roquedales (Frec R), y la matriz (Frec M) y también se indica la frecuencia total de aparición (Frec T).

Sitio	Familia	Especies	Formas de vida	Origen	Frec R	Frec M	Frec T	
R	Chenopodiaceae	<i>Chenopodium album</i>	Hierba anual o bianual	Cosmopolita	1	0	1	
	Poaceae	<i>Arrhenatherum elatius</i>	Hierba perenne	EA	1	0	1	
		<i>Holcus lanatus</i>	Hierba anual o bianual	EA	1	0	1	
		<i>Schedonorus pratensis</i>	Hierba perenne	NT	1	0	1	
Rubiaceae	<i>Galium aparine</i>	Hierba anual o bianual	Cosmopolita	1	0	1		
R-M	Asteraceae	<i>Hypochaeris radicata</i>	Hierba perenne	EA	5	6	11	
		<i>Lactuca serriola</i>	Hierba anual o bianual	EA	3	2	5	
		<i>Taraxacum officinale</i>	Hierba perenne	EA	5	10	15	
		<i>Tripleurospermum perforatum</i>	Hierba anual o bianual	EA	1	1	2	
	Boraginaceae	<i>Myosotis stricta</i>	Hierba anual o bianual	EA	1	7	8	
	Brassicaceae	<i>Descurainia sophia</i>	Hierba anual o bianual	EA	1	4	5	
		<i>Draba verna</i>	Hierba anual o bianual	EA	13	21	34	
	Caryophyllaceae	<i>Cerastium arvense</i>	Hierba perenne	EA	15	28	43	
		<i>Cerastium glomeratum</i>	Hierba anual o bianual	EA	1	1	2	
		<i>Holosteum umbellatum</i>	Hierba anual o bianual	EA	16	19	35	
	Geraniaceae	<i>Erodium cicutarium</i>	Hierba anual o bianual	EA	6	5	11	
	Onagraceae	<i>Epilobium brachycarpum</i>	Hierba anual o bianual	NA	10	19	29	
	Plantaginaceae	<i>Plantago lanceolata</i>	Hierba perenne	EA	1	1	2	
	Poaceae	<i>Apera interrupta</i>	Hierba anual o bianual	EA	3	8	11	
		<i>Bromus tectorum</i>	Hierba anual o bianual	EA	21	18	39	
		<i>Hordeum murinum</i>	Hierba anual o bianual	NT?	3	1	4	
		<i>Poa pratensis</i>	Hierba perenne	EA	1	2	3	
		<i>Vulpia bromoides</i>	Hierba anual o bianual	EA	3	1	4	
		<i>Vulpia myuros</i>	Hierba anual o bianual	NT?	17	5	22	
	Polygonaceae	<i>Rumex acetosella</i>	Hierba perenne	EA	22	20	42	
	Portulacaceae	<i>Claytonia perfoliata</i>	Hierba anual o bianual	NA	5	3	8	
	Scrophulariaceae	<i>Verbascum thapsus</i>	Hierba anual o bianual	EA	2	3	5	
	M	Asteraceae	<i>Hieracium aurantiacum</i>	Hierba perenne	EA	0	2	2
			<i>Tragopogon dubius</i>	Hierba anual o bianual	EA	0	6	6
			<i>Carduus thoermeri</i>	Hierba anual o bianual	EA	0	5	5
			<i>Cirsium vulgare</i>	Hierba anual o bianual	EA	0	1	1
		Boraginaceae	<i>Cynoglossum creticum</i>	Hierba anual o bianual	EA	0	1	1
Brassicaceae		<i>Alyssum alyssoides</i>	Hierba anual o bianual	EA	0	1	1	
Caryophyllaceae		<i>Arenaria serpyllifolia</i>	Hierba anual o bianual	EA	0	2	2	
Plantaginaceae		<i>Veronica peregrina</i>	Hierba anual o bianual	NA	0	1	1	
Pinaceae		<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Árbol	NA	0	1	1	

Tabla 3. Determinantes climáticos de la variación regional en la composición de especies de los roquedales resultantes de la prueba de permutaciones de Monte Carlo. Efectos condicionales (habilidad para explicar el patrón de composición de especies considerando el efecto de otras variables exploratorias) de cada variable resultante del CCA ordenando la composición de especies vegetales presentes en los roquedales. \*  $P < 0,05$ .  $\lambda A$  = varianza adicional explicada al momento de ser incluida en el modelo. Las variables incluidas en el análisis fueron la precipitación media anual (Prec), la temperatura mínima anual (T°Min), la temperatura máxima anual (T°Máx) y la variación en la temperatura (VarT°).

<i>Variable</i>	<i><math>\lambda A</math></i>	<i>P</i>	<i>F</i>
Prec	0,15	0,002*	2,21
T°Min	0,10	0,06	1,48
VarT°	0,09	0,15	1,36
T°Máx	0,05	0,60	0,75

Tabla 4. Modelo climático que pone a prueba la precipitación (Prec), y las temperaturas mínima (T°Min) y máxima (T°Máx) como explicativas de la riqueza de especies exóticas en los roquedales. La selección de variables a partir de todas las variables climáticas disponibles la hice en función de su menor correlación. N=48;  $r^2=0,29$ ; F=6,06; p=0,002. FIV= factor de inflación de la varianza que indica multicolinealidad en caso de ser mayor a 20. ES= error estándar. t=estadístico de la prueba.

P=probabilidad asociada a la prueba.

<i>Variable</i>	<i>Coefficiente</i>	<i>FIV</i>	<i>ES</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante	43,56	0	19,88	2,19	0,034
Prec	-0,01	2,52	0,004	-2,52	0,02
T°Máx	-1,17	5,06	0,73	-1,60	0,12
T°Min	3,25	7,49	1,01	3,21	0,003

Tabla 5. Modelo de estabilidad climática que pone a prueba la variabilidad en la temperatura (Var T°) como explicativa de la riqueza de especies exóticas en los roquedales. N=48;  $r^2=0,04$ ; F=1,89; p=0,18. FIV= factor de inflación de la varianza que indica multicolinealidad en caso de ser mayor a 20. ES= error estándar. t=estadístico de la prueba. P=probabilidad asociada a la prueba.

<i>Variable</i>	<i>Coefficiente</i>	<i>FIV</i>	<i>ES</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante	-0,45	0	2,8	-0,16	0,87
Var T°	0,09	1	0,06	1,38	0,18

Tabla 6. Modelo de disturbio que pone a prueba la distancia al centro urbano más cercano (Dist) como explicativa de la riqueza de especies exóticas en los roquedales. N=48;  $r^2=0,013$ ; F=0,6; p=0,44. FIV= factor de inflación de la varianza que indica multicolinealidad en caso de ser mayor a 20. ES= error estándar. t=estadístico de la prueba. P=probabilidad asociada a la prueba.

<i>Variable</i>	<i>Coefficiente</i>	<i>FIV</i>	<i>ES</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante	3,92	0	0,75	5,25	<0,001
Dist	-0,03	1	0,04	-0,77	0,44

Tabla 7. Modelo de heterogeneidad que pone a prueba la formación geológica y la rugosidad con o sin suelo (RugosS, Rugos respectivamente) como explicativas de la riqueza de especies exóticas en los roquedales. N=48;  $r^2=0,32$ ; F=6,95;  $p<0,001$ . FIV= factor de inflación de la varianza que indica multicolinealidad en caso de ser mayor a 20. ES= error estándar. t=estadístico de la prueba. P=probabilidad asociada a la prueba.

<i>Variable</i>	<i>Coficiente</i>	<i>FIV</i>	<i>ES</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante	4,08	0	0,72	5,67	<0,001
RugosS	0,96	1	0,23	4,24	<0,001
Rugos	-0,12	1,08	0,09	-1,40	0,17
Formación	-0,35	1,09	0,34	-1,04	0,30

Tabla 8. Modelo final para la riqueza de especies exóticas en los roquedales que pone a prueba las variables significativas en los modelos individuales: la rugosidad con suelo (RugosS), la precipitación (Prec) y la temperatura mínima (T°Min). N=48;  $r^2=0,30$ ; F=6,50;  $p<0,001$ . FIV= factor de inflación de la varianza que indica multicolinealidad en caso de ser mayor a 20. ES= error estándar. t=estadístico de la prueba. P=probabilidad asociada a la prueba.

<i>Variable</i>	<i>Coficiente</i>	<i>FIV</i>	<i>ES</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Constant	2,65	0	2,02	1,31	0,20
RugosS	0,85	1,19	0,25	3,42	0,001
Prec	<0,001	1,09	0,002	0,09	0,93
T°Min	0,44	1,24	0,39	1,15	0,26

Tabla 9. Determinantes climáticos de la variación regional en la composición de especies exóticas de la matriz resultantes de la prueba de permutaciones de Monte Carlo. Efectos condicionales (habilidad para explicar el patrón de composición de especies considerando el efecto de otras variables exploratorias) de cada variable resultante del ACC ordenando la composición de especies vegetales presentes en los roquedales. \*  $P < 0,05$ .  $\lambda A$  = varianza adicional explicada al momento de ser incluida en el modelo. Las variables incluidas son la precipitación media anual (Prec), la temperatura mínima anual (T°Min) y la temperatura máxima anual (T°Máx).

<i>Variable</i>	<i><math>\lambda A</math></i>	<i>P</i>	<i>F</i>
Prec	0,15	0,06	1,61
T°Min	0,13	0,08	1,44
T°Máx	0,08	0,41	0,9

Tabla 10. Modelo climático que pone a prueba la precipitación (Prec), y las temperaturas mínima (T°Min) y máxima (T°Máx) como explicativas de la riqueza de especies exóticas en las parcelas de matriz. La selección de variables a partir de todas las climáticas disponibles la hice en función de su menor correlación. N=48;  $r^2=0,27$ ; F=3,85; p=0,02. FIV= factor de inflación de la varianza que indica multicolinealidad en caso de ser mayor a 20. ES= error estándar. t=estadístico de la prueba. P=probabilidad asociada a la prueba.

<i>Variable</i>	<i>Coficiente</i>	<i>FIV</i>	<i>ES</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante	24,78	0	22,09	1,12	0,27
Prec	-0,007	2,62	0,005	-1,47	0,15
T°Min	2,25	7,65	1,12	2,01	0,05
T°Máx	-0,42	4,74	0,82	-0,51	0,61

Tabla 11. Modelo de estabilidad climática que pone a prueba la variabilidad en la temperatura (Var T°) como explicativa de la riqueza de especies exóticas en las parcelas de matriz. N=48;  $r^2=0,001$ ; F=0,04; p=0,84. FIV= factor de inflación de la varianza que indica multicolinealidad en caso de ser mayor a 20. ES= error estándar. t=estadístico de la prueba. P=probabilidad asociada a la prueba.

<i>Variable</i>	<i>Coficiente</i>	<i>FIV</i>	<i>ES</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante	2,12	0	18,24	0,12	0,91
VarT°	0,08	1	0,41	0,2	0,84

Tabla 12. Modelo de disturbio que pone a prueba la distancia al centro urbano más cercano (Dist) como explicativa de la riqueza de especies exóticas en las parcelas de matriz N=48;  $r^2=0,16$ ; F=6,41; p=0,02. FIV= factor de inflación de la varianza que indica multicolinealidad en caso de ser mayor a 20. ES= error estándar. t=estadístico de la prueba. P=probabilidad asociada a la prueba.

<i>Variable</i>	<i>Coficiente</i>	<i>FIV</i>	<i>ES</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante	7,65	0	0,88	8,70	<0,001
Dist	-0,12	1	0,05	-2,53	0,02

Tabla 13. Modelo final para la riqueza de especies exóticas en la matriz que pone a prueba las variables significativas en los modelos individuales: la distancia al centro poblado más cercano (Dist) y la temperatura mínima (T°Min). N=48;  $r^2=0,32$ ; F=7,6;  $p=0,002$ . FIV= factor de inflación de la varianza que indica multicolinealidad en caso de ser mayor a 20. ES= error estándar. t=estadístico de la prueba. P=probabilidad asociada a la prueba

<i>Variable</i>	<i>Coficiente</i>	<i>FIV</i>	<i>ES</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Constante	9,94	0	1,157	8,59	<0,001
Dist	-0,1	1,04	0,04	-2,22	0,03
T°Min	1,07	1,04	0,39	2,74	0,01

Tabla 14. Determinantes climáticos de la variación regional en la composición de especies de la matriz resultantes de la prueba de permutaciones de Monte Carlo. Efectos condicionales (habilidad para explicar el patrón de composición de especies considerando el efecto de otras variables exploratorias) de cada variable resultante del ACC ordenando la composición de especies vegetales presentes en los roquedales. \*  $P < 0,05$ .  $\lambda A$ = varianza adicional explicada al momento de ser incluida en el modelo. Las variables incluidas son la variación anual en la temperatura (VarT°), la temperatura mínima anual (T°Min) y la temperatura máxima anual (T°Máx). F= estadístico calculado por la prueba.

<i>Variable</i>	<i><math>\lambda A</math></i>	<i>P</i>	<i>F</i>
Var T°	0,17	0,014	1,86*
T°Min	0,12	0,15	1,33
T°Máx	0,09	0,35	0,98

**Figuras**

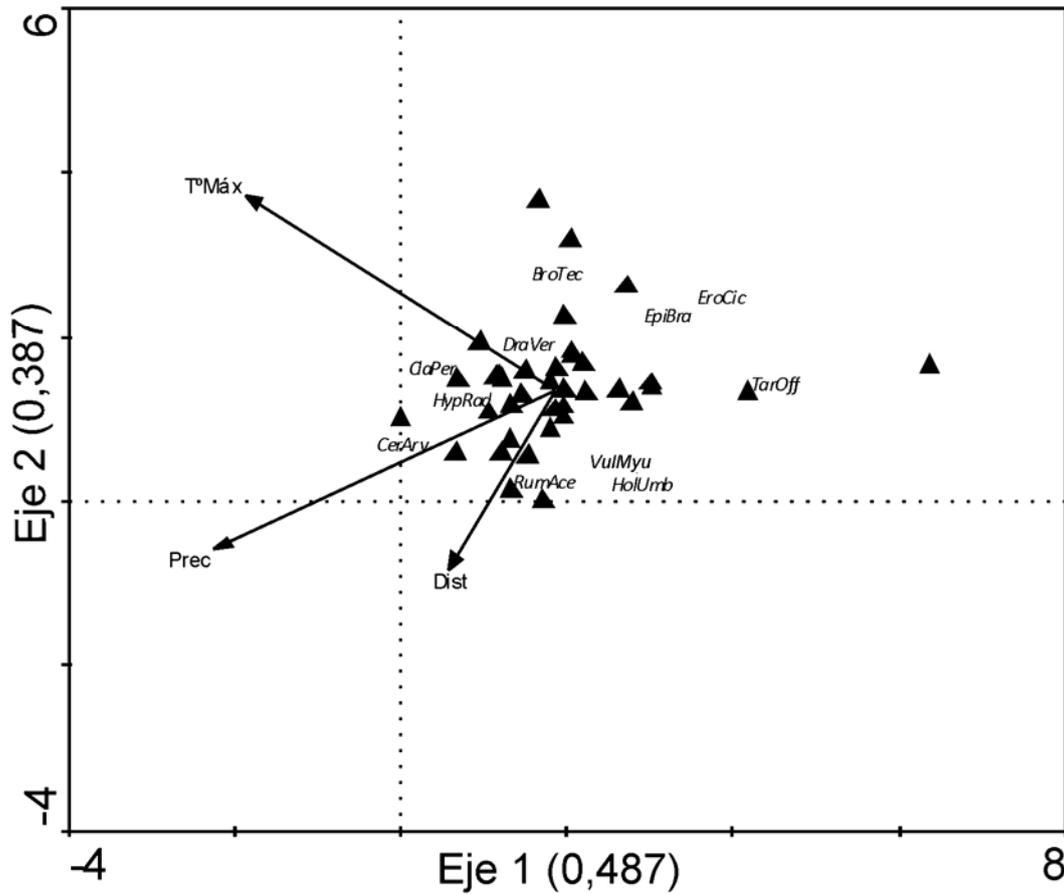


Figura 1. Ordenamiento resultante del ACD de las especies exóticas de los roquedales. Las variables se proyectan como suplementarias: precipitación media anual (Prec), temperatura máxima anual (T°Máx) y distancia al centro urbano más cercano (Dist). Se muestran las especies más frecuentes encontradas en 5 o más roquedales. La inercia total=3,726 y la varianza acumulada de las especies en los dos primeros ejes=25,5%.

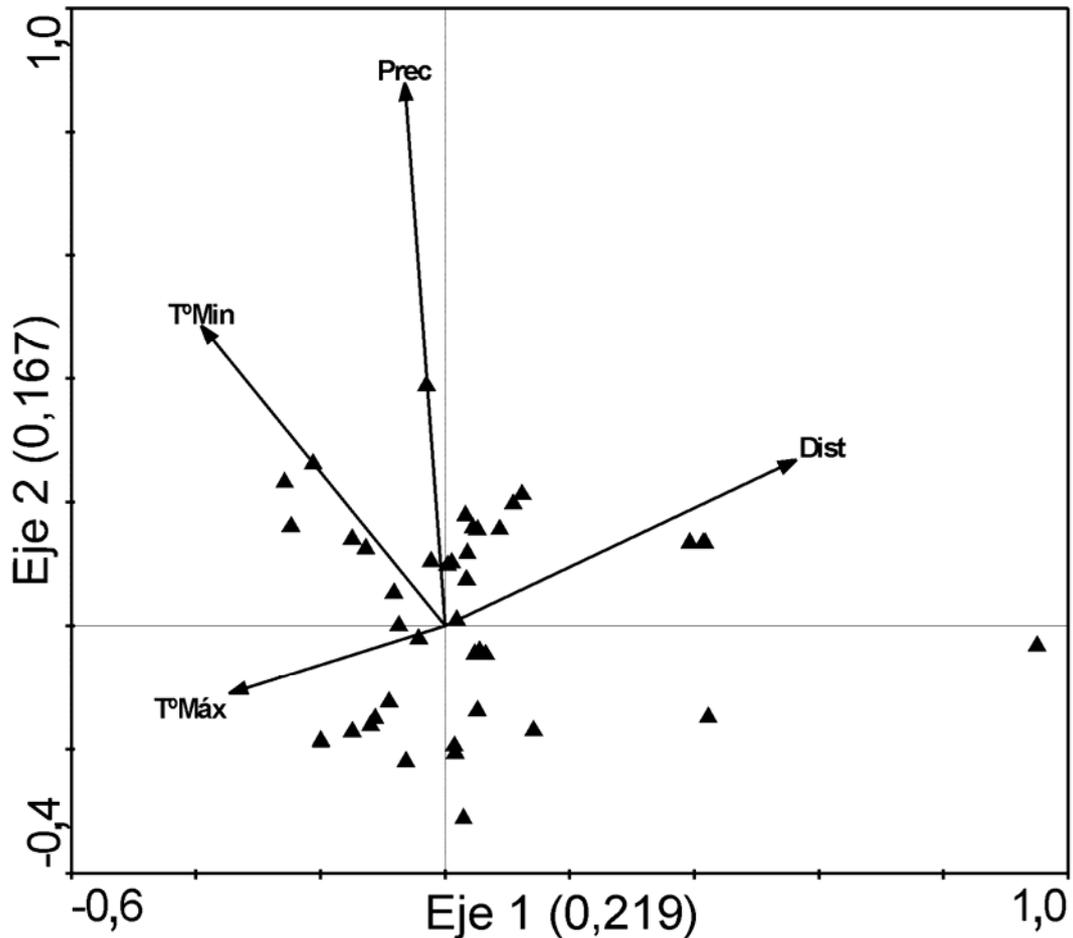


Figura 2. Ordenamiento del ACC de las especies exóticas de los roquedales en función de las variables precipitación (Prec), temperaturas mínima (T°Min) y máxima (T°Máx) anuales y distancia al centro urbano más cercano (Dist). La temperatura media y la variación en la temperatura las retiré del análisis por su alta correlación con las demás variables ( $VIF \geq 20$ ). Prec y T°Min resultaron significativas en el modelo (Tabla 3). La inercia total del ordenamiento fue de 3,726 con una varianza acumulada en los primeros dos ejes de la relación especies-variables del 55,5%.

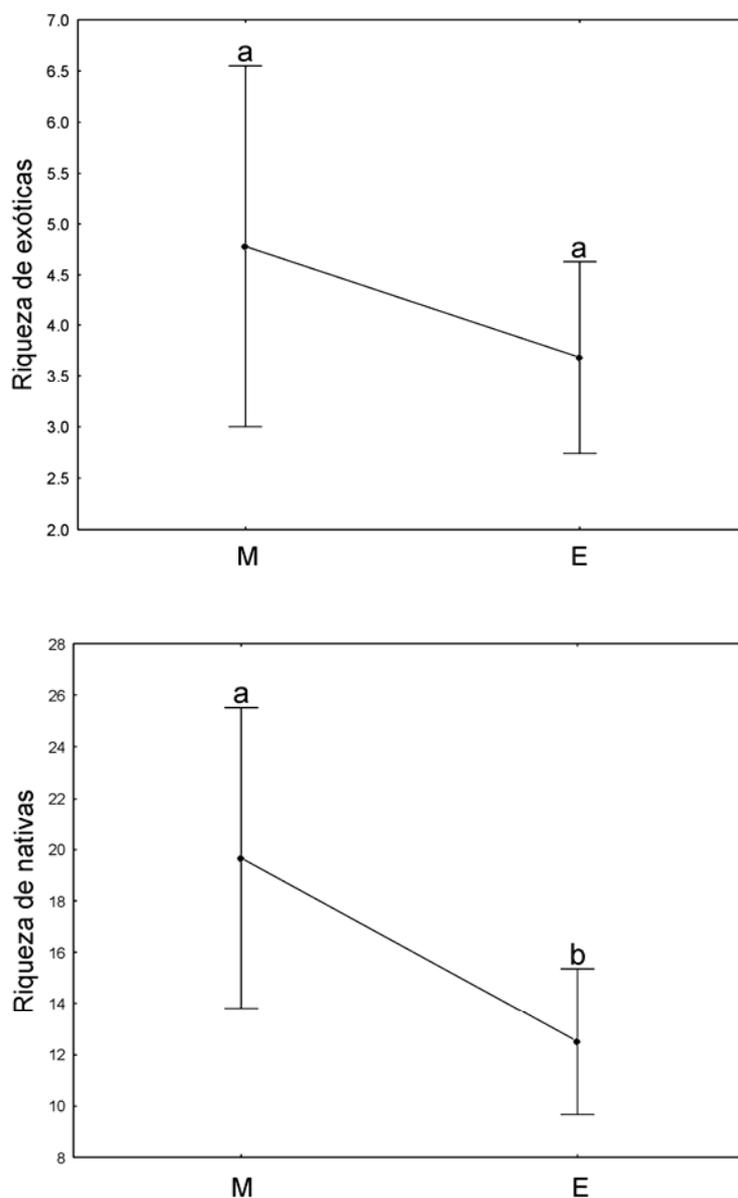


Figura 3: Riqueza de especies exóticas y de nativas en los roquedales comparando con la matriz que los rodea: M= matorral y E= estepa. La riqueza de especies exóticas en los roquedales no difirió entre hábitats de matorral y estepa ( $F_{(1,39)}=1,20$ ;  $p=0,28$ ) aunque la riqueza de nativas fue mayor en los matorrales ( $F_{(1,45)}=4,93$ ;  $p=0,03$ ). Las barras indican error estándar y letras diferentes sobre las mismas indican diferencias significativas.

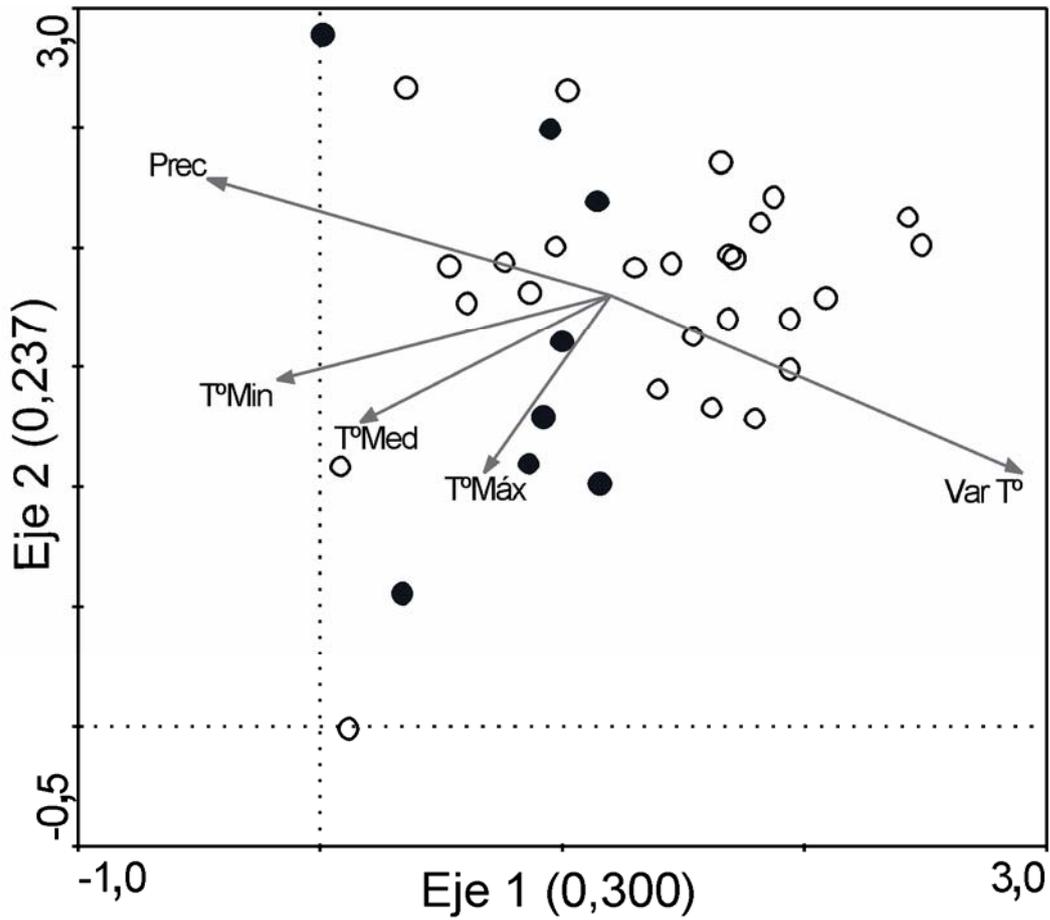


Figura 4. Ordenamiento resultante del ACD agrupando a las parcelas de matriz clasificadas como matorral (círculos llenos) y estepa (círculos vacíos) según la composición de especies exóticas. Las variables ambientales se proyectan como suplementarias. La inercia total=2,384 y la varianza acumulada de las especies en los dos primeros ejes=22,5%.

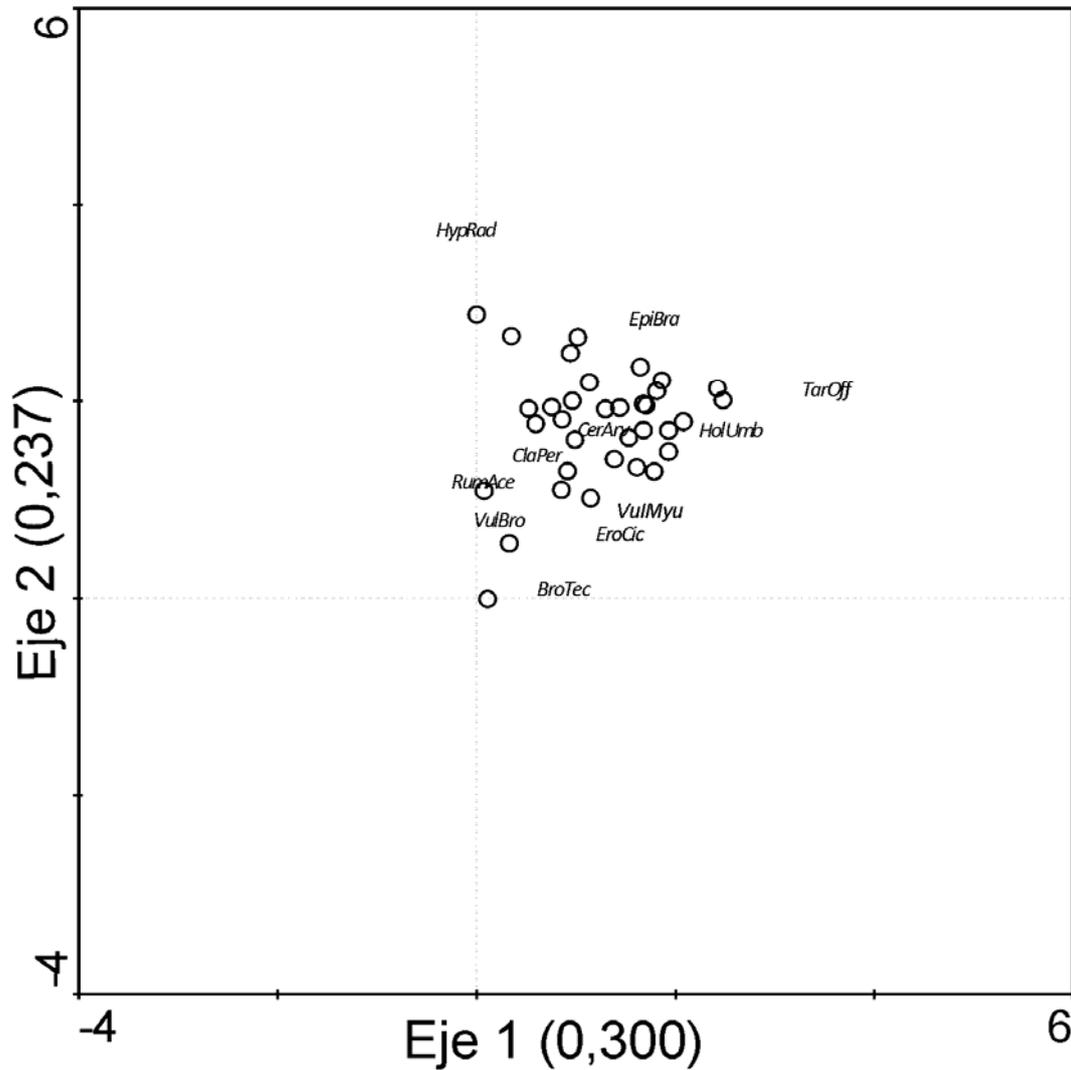


Figura 5. Ordenamiento resultante del ACD de las parcelas de matriz proyectando los nombres de las especies exóticas más frecuentes (en 5 parcelas o más). La inercia total=2,384 y la varianza acumulada de las especies en los dos primeros ejes=22,5%.

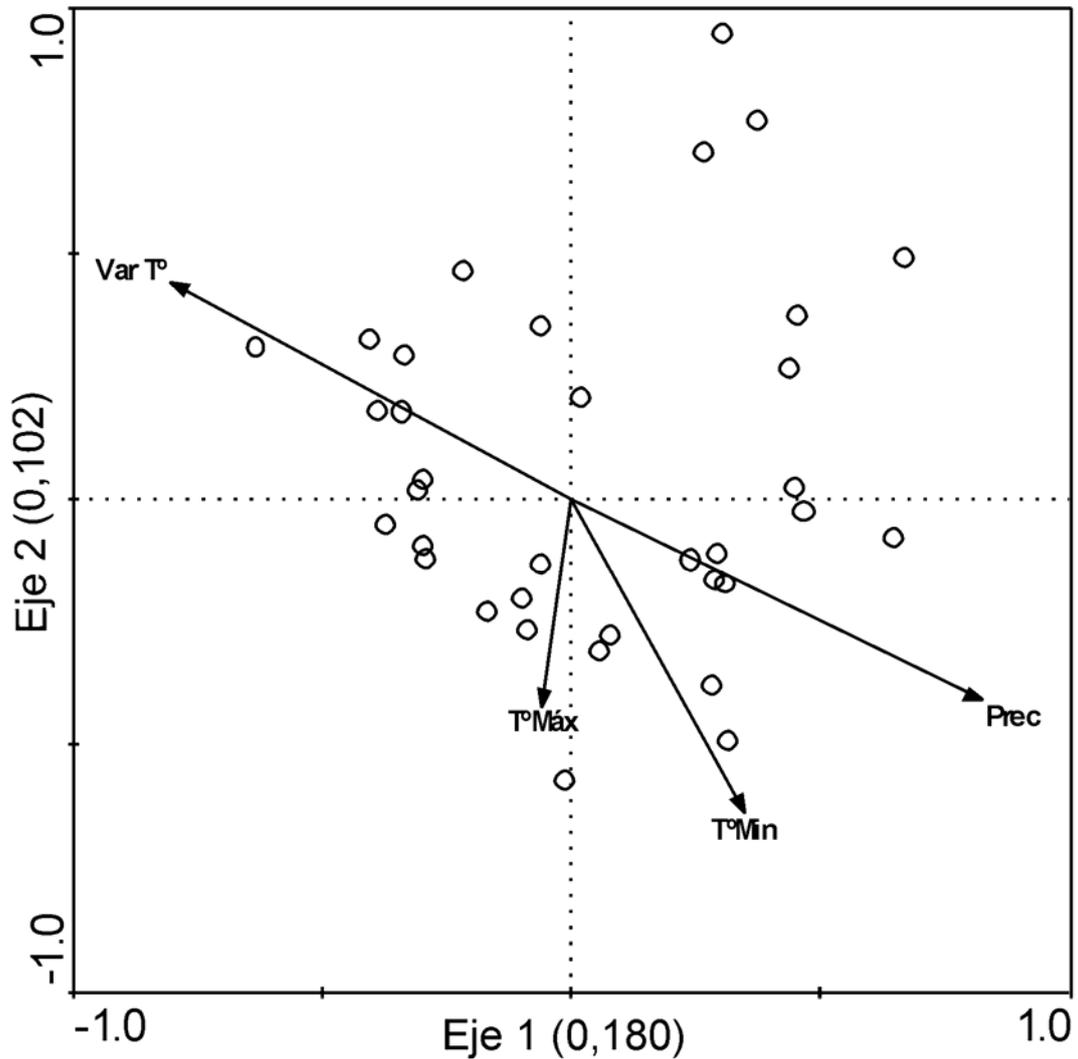


Figura 6. Ordenamiento resultante del ACC que agrupa de las parcelas de matriz en función de la composición de especies exóticas y de las variables analizadas: precipitación media anual (Prec), temperatura mínima ( $T^{\circ}\text{Min}$ ) y máxima ( $T^{\circ}\text{Máx}$ ) anual, y variación anual en la temperatura ( $\text{Var}T^{\circ}$ ). Prec dio marginalmente significativa (Tabla 9). La inercia total=2,384 y la varianza acumulada de las especies en los dos primeros ejes=55%.

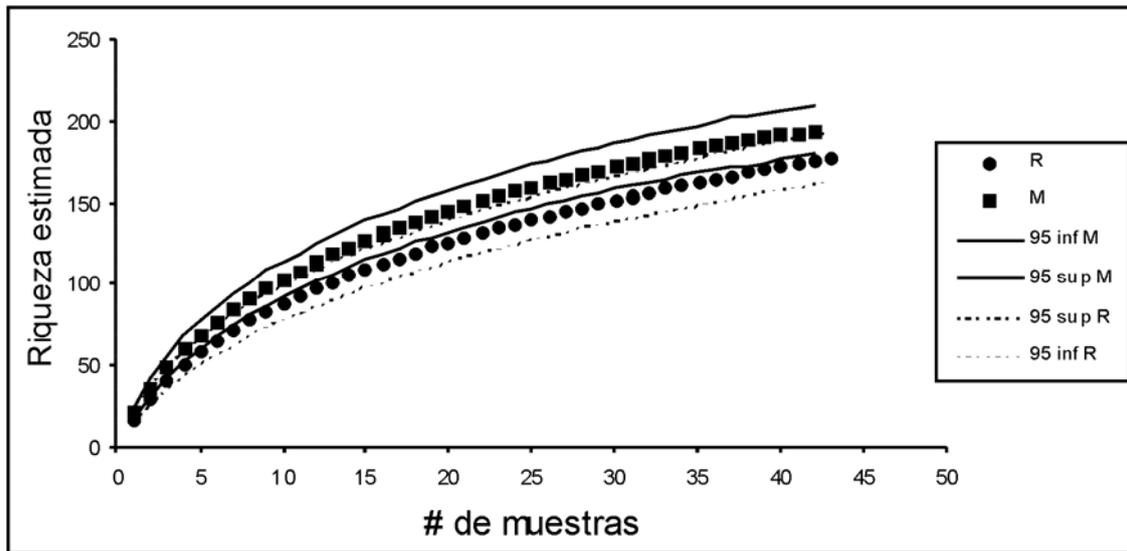


Figura 7. Curvas de rarefacción para las especies exóticas de los roquedales (R) y las parcelas de matriz (M). Las líneas punteadas y continuas muestran los intervalos de confianza para los roquedales y las parcelas de matriz respectivamente.

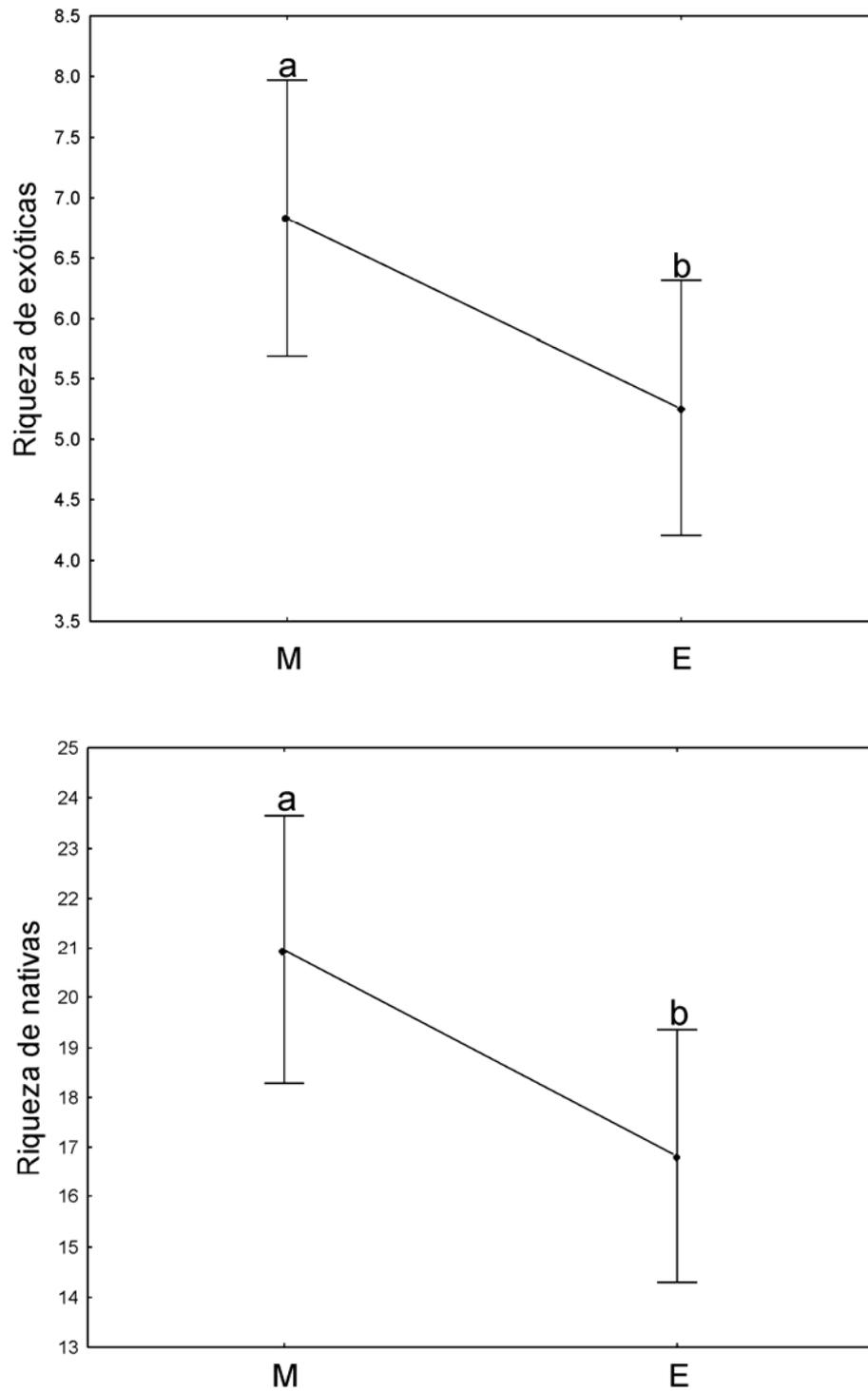


Figura 8. Comparación de la riqueza de especies exóticas y nativas promedio para parcelas de matriz clasificadas como matorral (M) y estepa (E). Las barras indican error estándar y letras diferentes sobre las mismas indican diferencias significativas.

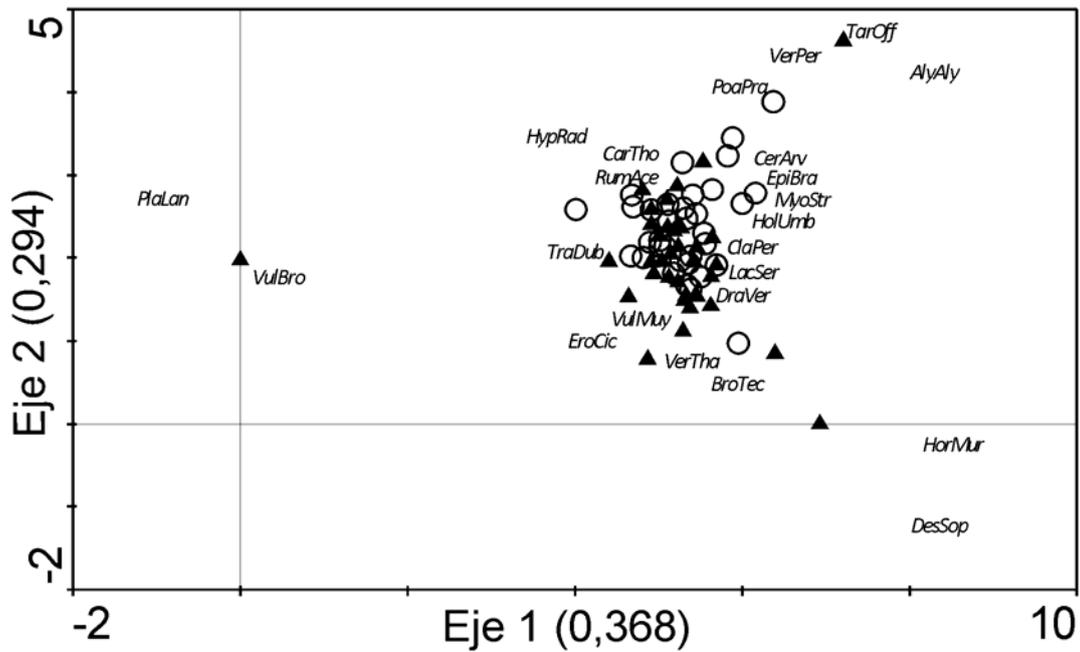


Figura 9. Ordenamiento resultante del ACD comparando la composición florística de especies exóticas en los roquedales (triángulos) y la matriz (círculos). Se proyectan las especies exóticas más frecuentes (presentes en 5 o más parcelas) y las que más contribuyen en el ordenamiento (aquellas ubicadas más lejos del centro del gráfico).

## CONCLUSIONES FINALES



## Resultados principales

Los cambios globales de origen antrópico están amenazando biotas completas. Dos de los efectos más importantes son los debidos al cambio climático y a las invasiones biológicas. Particularmente, ante los aumentos de temperatura previstos para los próximos años, las especies adaptadas al frío se verán más afectadas, en especial las distribuidas a mayores elevaciones y latitudes altas. Ambientes que sirvan de refugio climático o que permitan la dispersión hacia nuevos ambientes más adecuados presentan una importancia relevante para estas especies. Hábitats protegidos contra la invasión de exóticas y contra el efecto de disturbios como el fuego o el sobrepastoreo también pueden ser muy importantes para la supervivencia de la flora nativa en el futuro próximo.

La hipótesis general de esta tesis es que los roquedales de la región nordpatagónica funcionan como refugio para especies de la flora regional que no puede sobrevivir en los ambientes de matorral o estepa que rodean los roquedales. El objetivo general de la misma era analizar la composición, formas de vida y riqueza de la flora de los afloramientos rocosos y su relación con factores ambientales a diferentes escalas, compararlas con la matriz circundante, y estimar su función como refugios para la vegetación. Las temáticas principales de la tesis se relacionaron con la variación en la composición florística de los roquedales, la relación entre esta variación y el clima, el efecto de distintas variables ambientales en la riqueza de especies, y las características de la flora exótica de los roquedales.

**Composición florística:** Los roquedales nordpatagónicos estudiados presentan una flora diversa que varía a través de gradientes geográficos y altitudinales. Además, la flora nativa de estos afloramientos se diferencia de la de las estepas y matorrales que los rodean, particularmente por la abundancia de gramíneas y por la presencia de taxones exclusivos, en su mayoría de distribución principal más austral, aumentando así la diversidad local y regional. Esta flora particular se encuentra especialmente en las paredes con orientación sur de los roquedales las que, en el Hemisferio Sur, poseen

menos insolación. La distribución principal conocida de varias de estas especies se encuentra en la región más fría del continente, en latitudes más altas hacia el extremo austral de la Patagonia.

**Variación climática:** Estas paredes sur, que mantienen especies de distribución más austral, se diferencian por sus características ambientales presentando menores temperaturas máximas. Los resultados indican que las paredes sur de los roquedales representan un microambiente más frío respecto tanto de las paredes norte como de las parcelas de matriz. Además la gran diversidad de especies de los roquedales en conjunto se relaciona con su extensión regional a través de gradientes macroclimáticos marcados de temperatura y precipitación.

**Riqueza de especies:** La riqueza florística de los roquedales nordpatagónicos responde a factores ambientales y climáticos que varían según la escala de estudio. La *hipótesis climática* encontró apoyo en las dos escalas estudiadas, a través de dos variables diferentes, la precipitación a escala regional, y la temperatura máxima de verano a escala de micrositio en las paredes sur. En cambio, la *hipótesis de la heterogeneidad ambiental* sólo obtuvo apoyo a escala de micrositio a través de la rugosidad de la roca con suelo. Sin embargo, no encontré apoyo a las *hipótesis del área y del aislamiento* ya que ni los roquedales con mayor área ni los roquedales más alejados de otros roquedales presentaron mayor riqueza de especies saxícolas. Tampoco se encontraron diferencias entre la riqueza de la matriz y la de los roquedales.

**Especies exóticas:** Los roquedales no están exentos de la presencia de especies exóticas. La flora exótica está dominada por especies anuales o bianuales, a diferencia de las especies nativas, entre las que predominan las hierbas perennes tanto en los roquedales como en la matriz. La flora exótica de los roquedales está muy relacionada, en su composición, con la flora de la matriz. La disponibilidad de suelo tiene un efecto positivo sobre la riqueza de especies exóticas en los roquedales, mientras que en la matriz el ambiente, la temperatura mínima y la cercanía a los centros urbanos tienen efecto positivo. Por lo tanto, factores climáticos y antrópicos son determinantes importantes de la composición y riqueza de especies exóticas en la región, incluyendo a los roquedales, que no funcionan de refugio contra las especies exóticas.

## Conclusiones

Los cambios climáticos modifican las distribuciones de las especies y alteran comunidades y ecosistemas. La alternancia de períodos glaciares fríos e interglaciares cálidos durante el Cuaternario originaron relictos biogeográficos que luego sirvieron de fuentes importantes para colonizar áreas amplias (Habel et al. 2010 a). Por ejemplo, muchas especies templadas ampliamente difundidas en la actualidad, fueron pequeñas poblaciones relictuales en refugios glaciares durante el último máximo glacial. En cambio, especies de climas fríos que actualmente tienen distribuciones restringidas muestran evidencia de haber estado ampliamente distribuidas durante el maxiglacial (Cassell-Lundhagen 2010; Habel et al. 2010 b).

Durante épocas glaciales, muchas partes del Hemisferio Norte estaban cubiertas de hielo o pobladas por tundras o estepas frías creciendo sobre permafrost. En ellas vegetaban especies adaptadas al frío que actualmente, por las mayores temperaturas, están restringidas a sistemas de alta montaña o a latitudes altas, es decir a regiones de bajas temperaturas. Algunas, sin embargo, también sobreviven en poblaciones relictuales restringidas a hábitats fríos de menos elevación, como derrubios rocosos (Habel et al. 2010 b). En el Hemisferio Sur, las respuestas frente al calentamiento durante los períodos interglaciares fueron cambios en elevación y expansión a partir de refugios múltiples para las especies termófilas que se vieron afectadas por las bajas temperaturas de la época glacial (Markgraf et al. 1995). Particularmente en la región se han postulado refugios múltiples de este tipo para numerosas especies (Premoli et al. 2000; Souto y Premoli 2007; Tremetsberger et al. 2009; Cosacov et al. 2010; Premoli et al. 2010; Vidal et al. 2011).

Sin embargo, los ciclos de expansión y contracción de las áreas de las especies microtérmicas que actualmente se encuentran en ambientes de altura o a latitudes altas fueron completamente opuestos a los de las especies más megatérmicas. De esta manera, especies adaptadas al frío habrían estado más ampliamente distribuidas durante la época glacial, reduciendo su distribución debido al proceso de calentamiento y la

aridización posterior (Jakob et al. 2009; Tremetsberger et al. 2009; Habel et al. 2010 b; Fernandez et al. 2011). Es probable que la distribución de las especies que ahora habitan en las paredes sur de los roquedales (Capítulo 1) haya sido más extensa y que hayan retraído su distribución hacia el sur luego del último máximo glacial. Por lo tanto, los roquedales estudiados podrían estar funcionando como refugios climáticos interglaciales, permitiendo la supervivencia de poblaciones relictuales de especies adaptadas al frío (relictos glaciales, Cox y Moore 2010). Los relictos biogeográficos pueden ser remanentes de especies con una distribución pasada más extendida, pero también pueden incluir poblaciones específicas en partes de la distribución de una especie (Casell- Lundberg 2010).

Esta idea es apoyada por los resultados del Capítulo 2, que muestran que las paredes sur de los roquedales presentan menores temperaturas máximas que las paredes norte o que la matriz. Por lo tanto, las características intrínsecas de los roquedales a microescala y a escala local, respecto de la matriz, serían las que les confieren a los roquedales su capacidad de refugio. Posiblemente, las especies fuera de su distribución principal que se encuentran en los roquedales pero no en su entorno, estarían limitadas para habitar en la matriz por las altas temperaturas máximas de verano, debido a que éstas pueden llegar a ser letales para especies adaptadas al frío (Taiz y Zeiger 1998).

Si bien los roquedales en general son considerados islas por su discontinuidad física con la vegetación que los rodea, los resultados del Capítulo 3 indican que los roquedales patagónicos no apoyan las hipótesis estudiadas de la teoría biogeográfica de islas (Mac Arthur y Wilson 1967; Wyatt y Fowler 1977). Es decir, el área de los roquedales no explica su riqueza florística total, ni la distancia entre roquedales explica la riqueza de especies exclusivas de los roquedales. Es posible que haya que reconsiderar el estudio de islas terrestres, particularmente de los roquedales, bajo la teoría desarrollada para islas oceánicas. Los resultados de esta tesis son un ejemplo más de la falta de apoyo encontrada a la teoría de islas en el estudio de afloramientos rocosos (Meirelles et al. 1999; Burke 2002b; Harrison et al. 2000; Changwe y Balkwill 2003; Medina et al. 2006). Respecto a la hipótesis del aislamiento, la falta de relación de la distancia con la riqueza de especies exclusivas de roquedales podría deberse a que la matriz que rodea a

los roquedales, a diferencia de los océanos que rodean las islas, ofrece un espacio que las especies de los roquedales podrían habitar en determinados momentos. Es decir que el grado de aislamiento o permeabilidad de los roquedales y la matriz podría variar a través del tiempo. Respecto a la *hipótesis del área*, el área total del roquedal en analogía al área de las islas oceánicas, podría no ser la medida adecuada, ya que gran parte de la superficie de los afloramientos rocosos es inviable para la colonización de las especies. Es posible entonces que la teoría biogeográfica de islas no sea aplicable para estas islas terrestres (o que los roquedales del noroeste de la Patagonia no estén funcionando como islas), y que sean otras variables las que determinan la riqueza de los roquedales.

La riqueza florística de los roquedales norpatagónicos responde a factores ambientales y climáticos que varían según la escala de estudio. La riqueza de especies de los roquedales a escala regional aumenta con la precipitación. Los resultados encontrados a escala de micrositio indican que la temperatura y la disponibilidad de suelo afectan la riqueza de especies en las paredes sur, más frías. Si bien no se han encontrado variables explicativas de la riqueza en las paredes norte, los resultados indican que paredes norte y sur no responden a los mismos factores, lo que aumentaría la capacidad de refugio de los roquedales hacia más especies con requerimientos diferentes.

Cuanto más degradado se encuentra un ambiente, mayor sería la importancia de los roquedales como fuentes de especies ya que permitirían la recolonización de las áreas degradadas (Burke 2003b). La estepa patagónica presenta signos de degradación debidos al pastoreo y a las invasiones biológicas (Farji-Brener y Corley 1998; Golluscio et al. 1998; Sala 2001; Novillo y Ojeda 2008; Speziale y Ezcurra 2011). Particularmente, los roquedales patagónicos además de servir como refugio climático podrían estar funcionando como refugio para especies sensibles al sobrepastoreo o a los incendios. Pero, a su vez, los disturbios también pueden modificar la composición de especies de los afloramientos rocosos (Meirelles et al. 1999). Esto puede observarse en los roquedales patagónicos a través de la presencia de especies exóticas también presentes en la matriz (Capítulo 4). Esto es particularmente preocupante en el caso de los roquedales que podrían estar funcionando como refugios ya que las invasiones

biológicas representan una amenaza para las biotas nativas (por ej., Vitousek et al. 1996). Las especies exóticas generalmente anuales y bianuales, con ciclos de vida cortos, parecen especialmente adecuadas para invadir hábitats donde este tipo de forma de vida falta en la flora nativa (Speziale y Ezcurra 2011). La mayor riqueza de especies exóticas se da especialmente en roquedales con mayor rugosidad y suelo disponible, al igual que la mayor riqueza de especies nativas. Esto sugiere que las especies exóticas podrían competir con las nativas y desplazarlas. Por ejemplo, *Bromus tectorum*, una especie exótica de origen euroasiático, ha desplazado agresivamente especies perennes nativas en Estados Unidos (D'Antonio and Vitousek 1992).

### **Consideraciones finales**

Dado que los roquedales podrían colaborar en la disminución de la degradación de los matorrales y las estepas circundantes gracias a su función como refugio de especies que actualmente no pueden sobrevivir en la matriz, y como donantes o fuentes de especies hacia la matriz, deberían desarrollarse acciones de manejo adecuadas para aprovechar esa capacidad, como se ha propuesto para otras regiones (Burke 2003; Michael et al. 2010; Zimmermann et al 2010). Esta potencialidad de los roquedales aumenta con la fragmentación del hábitat en la vegetación de los alrededores, particularmente debido a que los roquedales presentan parches de hábitat sin disturbio o poco modificados (Burke 2003; Michael et al. 2010). Los roquedales estudiados estarían en un área que podría considerarse un ambiente rico en especies y poblaciones relictuales (hotspot: Premoli et al. 2000; Souto y Premoli 2007; Tremetsberger et al. 2009; Cosacov et al. 2010; Fernandez et al. 2011; Vidal et al. 2011). Estas poblaciones muchas veces se encuentran en los límites de los rangos de una especie, donde las condiciones son menos óptimas que en las partes centrales. Estas zonas, que pueden mantener poblaciones en su extremo de distribución, están muchas veces ubicadas en regiones del mundo en las que la situación socio-económica limita las actividades de investigación (Hampe y Petit 2005). Hasta ahora, las poblaciones relictuales de especies en su margen de distribución han sido poco estudiadas o consideradas por los biólogos

de la conservación (Hampe y Petit 2005). En esta tesis encontré a latitudes menores poblaciones de especies de distribución principal más austral. Esto podría indicar que se trata de poblaciones en el extremo norte de distribución de las especies. Por lo tanto, sería de especial interés el estudio de estas especies y la protección de los afloramientos rocosos que mantienen estas poblaciones marginales (Habel et al. 2010; Zimmermann et al. 2010).

La protección de los roquedales colabora con uno de los objetivos del Convenio de Diversidad Biológica ya que ayuda a conservar la diversidad en general y particularmente la diversidad genética de especies que se encuentran en el límite de su distribución (Convenio sobre la diversidad biológica 1992; Hampe y Petit 2005). Sin embargo, sería importante que estas acciones de manejo incluyan tanto a los roquedales como a los ambientes de estepa y matorral que los rodean. De esta manera, y dada la capacidad de intercambio de especies entre la matriz y los roquedales, se permitiría además, la recolonización y restauración de la matriz de vegetación circundante a partir de las especies exclusivas de los roquedales que posiblemente se encuentren refugiadas en los roquedales de los disturbios de la matriz como el sobrepastoreo o los incendios.

Entre las amenazas a las que están sujetas estas poblaciones en particular y la flora de la región en general se encuentran el cambio climático actual y la invasión de especies exóticas, que seguramente afecten en un futuro cercano a la flora de los roquedales tanto como a la matriz. Esto podría llevar a que los roquedales dejen de ser refugio para las especies que actualmente dependen de ellos. Experimentos a largo plazo serían necesarios para distinguir el efecto climático y de las invasiones de otros factores negativos como la fragmentación, la carga genética en poblaciones pequeñas o las interacciones bióticas. Por ejemplo, la competencia con las comunidades de los alrededores y con la flora exótica podría acelerar el deterioro de los refugios como relictos de vegetación (Pounds et al. 1999; Peñuelas y Boada 2003). Asimismo sería interesante poder evaluar la capacidad de los roquedales como refugio para especies que no pueden sobrevivir en la matriz a otros efectos más allá del climático. Por ejemplo, estudios anatómico-foliares aportaría información acerca de la capacidad forrajera de las especies de pastos encontradas en los roquedales. Esto permitiría evaluar si los

roquedales también estarían actuando como refugios que protegerían a las especies disturbios como el pastoreo.

Por lo tanto, los resultados de esta tesis sugieren la importancia de desarrollar estrategias de conservación que protejan los roquedales nordpatagónicos. Los mismos han mostrado ser ambientes diversos, ricos en especies nativas exclusivas y localmente restringidas, que en muchos casos podrían funcionar de fuentes de especies importantes, pero que están amenazados por las invasiones de exóticas, los cambios de uso de la tierra en la matriz y el cambio climático. Las medidas de conservación deberían enfocarse a dos escalas. A escala local es necesaria la identificación y estudio de especies y poblaciones relictuales para efectivamente preservarlas (Hampe y Petit 2005; Habel et al. 2010 a). A escala regional la protección y el monitoreo de los afloramientos rocosos de la Patagonia permitiría resguardar su función como refugio para su biota actual y futura, o como “stepping stones” o corredores que permitan la dispersión de especies entre ambientes favorables a través de una matriz desfavorable, particularmente frente al cambio climático actual.

# BIBLIOGRAFÍA



- Adler PB, Milchunas DG, Laurenroth WK, Sala OE, Burke IC. 2004. Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: a test of grazing histories. *Journal of Applied Ecology* 41: 653-663.
- Alston KP, Richardson D. 2006. The role of habitat features, disturbance, and distance from putative source populations in structuring alien plant invasions at the urban/wildland interface on the Cape Peninsula, South Africa. *Biological Conservation* 132: 183-198.
- Anchorena J, Cingolani AM. 2002. Identifying habitat types in a disturbed area of the forest-steppe ecotone of Patagonia. *Plant Ecology* 158: 97-112.
- Angert AL, Crozier LG, Rissler LJ, Gilman SE, Tewksbury JJ, Chuncu AJ. 2011. Do species-traits predict recent shifts at expanding range edges? *Ecology Letters* 14: 677-689.
- Angiosperm Phylogeny Group III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-21.
- Anthelme F, Waziri Mato M, Maley J. 2008. Elevation and local refuges ensure persistence of mountain specific vegetation in the Nigerien Sahara. *Journal of Arid Environments* 72: 2232-2242.
- Arredondo-Nuñez A, Badano EI, Bustamante RO. 2009. How beneficial are nurse plants? A meta-analysis of the effects of cushion plants on high-Andean plant communities. *Community Ecology* 10: 1-6.
- Arroyo MTK, Marticorena C, Matthei O, Cavieres L. 2000. Plant invasions in Chile: present patterns and future predictions. En: Mooney HA, Hobbs R. (Eds.), *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington, DC.
- Arteaga MA, Delgado JD, Otto R, Fernández-Palacios JM, Arévalo JR. 2009. How do alien plants distribute along roads on oceanic islands? A case study in Tenerife, Canary Islands. *Biological Invasions* 11: 1071-1086.
- Barkman JJ. 1989. A critical evaluation of minimum area concepts. *Vegetatio* 85: 89-104.
- Barnard P, Thuillier W. 2008. Introduction. *Global change and biodiversity: future challenges*. *Biology Letters* 4: 553-555.

- Barreda V, Palazzesi L. 2007. Patagonian vegetation turnover during the Paleogene-Early Neogene: origin of arid-adapted floras. *Botanical Review* 73: 31-50.
- Barros V, Cordon V, Forquera J, Moyano C, Mendez R, Pizio O. 1983. Cartas de precipitación de la zona Oeste de las provincias de Río Negro y Neuquén, primera contribución. Facultad de Ciencias Agrarias, Cinco Saltos, Neuquén.
- Barthlott W, Gröger A, Poremski S. 1993. Some remarks in the vegetation of tropical inselbergs: diversity and ecological differentiation. *Biogeographica* 69: 105-124.
- Baskin JM, Baskin CC. 1988. Endemism in rock outcrop plant communities of unglaciated eastern United States: an evaluation of the roles of the edaphic, genetic and light factors. *Journal of Biogeography* 15: 829-840.
- Beeskow AM, Monsalve MA, Duro A. 2005. Identification of sites with higher levels of diversity in endemic vascular flora from Argentinean Patagonia. *Anales Instituto Patagonia (Chile)* 33: 2-20.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL. 2006. *Ecology. From individuals to ecosystems*, 4<sup>th</sup> ed. Blackwell, Oxford.
- Bellemain E, Ricklefs RE. 2008. Are islands the end of the colonization road? *Trends in Ecology and Evolution* 23: 461-468.
- Bertiller MB, Aloia DA. 1997. Seed bank strategies in Patagonian semi-arid grasslands in relation to their management and conservation. *Biodiversity and Conservation* 6: 639-650.
- Biedinger N, Fleischmann K. 2000. Seychelles. En: Poremski S. y Barthlott W. (Eds.), *Inselbergs: Biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*. Springer, Berlin.
- Bisigato AJ, Bertiller MB. 1997. Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *Journal of Arid Environments* 36: 639-653.
- Black M, Pritchard HW. 2001. *Desiccation and survival in plants. Drying without dying*. CABI, Wallingford.
- Botham MS, Rothery P, Hulme PE, Hill MO, Preston CD, Roy DB. 2009. Do urban areas act as foci for the spread of alien plant species? An assessment of temporal trends in the UK. *Diversity and Distributions* 15: 338-345.

- Brooks ML, D'Antonio CM, Richardson DM, Grace JB, Keeley JE, Ditomaso JM, Hobbs RJ, Pellant M, Pyke D. 2004. Effects of invasive alien plants on fire regimes. *BioScience* 54: 677-688.
- Brown JH, Lomolino MV. 1998. *Biogeography*. 2nd Edition. Sinauer, Sunderland.
- Bulleri F, Chapman MG. 2010. The introduction of coastal infrastructure as a driver of change in marine environments. *Journal of Applied Ecology* 47: 26-35.
- Burbank MP, Platt RB. 1964. Granite outcrop communities of the piedmont plateau in Georgia. *Ecology* 45: 292-306.
- Burke A. 2001. Determinants of inselberg floras in arid Nama Karoo landscapes. *Journal of Biogeography* 28: 1211-1220.
- Burke A. 2002a. Island-matrix relationships in Nama Karoo inselberg landscapes. Part I: Do inselbergs provide a refuge for matrix species? *Plant Ecology* 160: 79-90.
- Burke A. 2002b. Island-matrix relationships in Nama Karoo inselberg landscapes. Part II: Are some inselbergs better sources than others? *Plant Ecology* 158: 41-48.
- Burke A. 2003a. How special are Etendeka mesas? Flora and elevation gradients in an arid landscape in north-west Namibia. *Journal of Arid Environments* 55: 747-764.
- Burke A. 2003b. Inselbergs in a changing world — global trends. *Diversity and Distributions* 9: 375-383.
- Burke A. 2004. From plains to inselbergs: species in special habitats as indicators for climate change? *Journal of Biogeography* 31: 831-841.
- Burke A, Grime JP. 1996. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77: 776-790.
- Burke A, Jürgens N, Seel MK. 1998. Floristic affinities of an inselberg archipelago in the southern Namib desert -relict of the past, centre of endemism or nothing special? *Journal of Biogeography* 25: 311-317.
- Bustamante RO, Pauchard A, Jiménez A, Marticorena A, Cavieres LA. 2005. Alien plants in Mediterranean-type ecosystems of the Americas: comparing floras at a regional and local scale. En: Brunel S (Ed.), *Invasive plants in Mediterranean type regions of the world, Proceedings of the International Workshop*. Council of Europe, Meze, France, pp. 89-97.

- Cabido M, Acosta A, Diaz S. 1990. The vascular flora and vegetation of granitic outcrops in the upper Córdoba mountains, Argentina. *Phytocoenologia* 19: 267-281.
- Cabrera AL. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. ACME, Buenos Aires.
- Cabrera AL, Willink A. 1973. Biogeografía de América Latina. Biology Series, Monography 13. General Secretariat of the Organization of American States, Washington, DC.
- Cassell-Lundhagen A. 2010. Peripheral relict populations of widespread species: evolutionary hotspots or just more of the same? En: Habel JC, Assmann T (Eds.) *Relict species, phylogeography and conservation biology*. Springer, Berlin.
- Catling PM. 2009. Composition, phylogeography, and relict status of the vascular flora of alvars and cliff tops southwest of Great Slave Lake, northwest territories, Canada. *Rhodora* 111: 189-208.
- Chaneton EJ, Perelman SB, León RJC. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions* 4: 7-24.
- Changwe K, Balkwill K. 2003. Floristics of the Dunbar Valley serpentinite site, Songimvelo Game Reserve, South Africa. *Botanical Journal of the Linnean Society* 143: 271-285.
- Chapin III FS, Sala OE, Burke IC, Grime JP, Hooper DU, Lauenroth WK, Lombard A, Mooney HA, Mosier AR, Naeem S, Pacala SW, Roy J, Steffen WL, Tilman D. 1998. Ecosystem consequences of changing biodiversity. *BioScience* 48: 45-52.
- Chytrý M, Pyšek P, Wild J, Pino J, Maskell LC, Vilà M. 2009. European map of alien plant invasions based on the quantitative assessment across habitats. *Diversity and Distributions* 15: 98-107.
- Church SA, Kraus JM, Mitchell JC, Church DR, Taylor DR. 2003. Evidence for multiple pleistocene refugia in the postglacial expansion of the eastern tiger salamander, *Ambystoma tigrinum tigrinum*. *Evolution* 57: 372-383.
- Cingolani AM, Cabido MR, Renison D, Solís Neffa V. 2003. Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *Journal of Vegetation Science* 14: 223-232.

- Clarke PJ. 2002a. Habitat islands in fire-prone vegetation: do landscape features influence community composition? *Journal of Biogeography* 29: 677-684.
- Clarke PJ, 2002b. Habitat insularity and fire response traits: evidence from a sclerophyll archipelago. *Oecologia* 132: 582-591.
- Colwell RK, Mao CX, Chang J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717-2727.
- CONAMA. 2006. Estudio de la variabilidad climática en Chile para el siglo XXI. Informe final. Departamento de Geofísica Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas, Universidad de Chile, Santiago de Chile.
- Convenio sobre la diversidad biológica. 1992. [www.cbd.int/doc/legal/cbd-es.pdf](http://www.cbd.int/doc/legal/cbd-es.pdf)
- Correa MN. 1969-1998. Flora Patagónica. INTA, Buenos Aires.
- Cosacov A, Sérsic AN, Sosa V, Johnson LA, Cocucci AA. 2010. Multiple periglacial refugia in the Patagonian steppe and post glacial colonization of the Andes: the phylogeography of *Calceolaria polyrhiza*. *Journal of Biogeography* 37: 1463-1477.
- Cowling RM, Esler KJ, Midgley GF, Honig MA. 1994. Plant functional diversity, species diversity and climate in arid and semi-arid southern Africa. *Journal of Arid Environments* 27: 141-158.
- Cox BC, Moore PD. 2010. *Biogeography, an ecological and evolutionary approach*. John Wiley, Oxford.
- Crosby AW. 1986. *Ecological imperialism. The biological expansion of Europe, 900-1900*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Currie DJ, Paquin V. 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature* 329: 326-327.
- Currie DJ, Francis AP. 2004. Regional versus climatic effect on taxon richness in angiosperms: reply to Qian and Ricklefs. *The American Naturalist* 163: 780-785.
- D'Antonio CM, Vitousek PM. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass fire cycle, and global change. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 23: 63-87.
- Damascos MA, Gallopin GG. 1992. Ecología de un arbusto introducido (*Rosa rubiginosa* L. -*Rosa eglantheria* L.): riesgo de invasión y efectos en las

- comunidades vegetales de la región andino-patagónica de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 65: 395-407.
- Damascos MA, Bran D. 2006. *Rosa canina* (Rosaceae) nueva cita para la flora de Argentina. *Hickenia* 3: 285-288.
- Danin A. 1999. Desert rocks as plant refugia in the Near East. *Botanical Review* 65: 93-170.
- D'Antonio CM, Vitousek PM. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass fire cycle, and global change. *Annual Review in Ecology and Systematics* 23:63-87.
- Darwin CR. 1845. *Journal of researches into the natural history and geology of the countries visited during the voyage of H.M.S. Beagle round the world, under the Command of Capt. Fitz Roy, RN, 2<sup>nd</sup>.ed.* John Murray, Londres.
- Davis MA, Grime PJ, Thompson K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534.
- Desmet PG, Cowling RM. 1999. Biodiversity, habitat and range-size aspects of a flora from a winter-rainfall desert in north-western Namaqualand, South Africa. *Plant Ecology* 142: 23-33.
- Díaz S, Cabido M, Zak M, Martínez Carretero E, Aranibar J. 1999. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science* 10: 651-660.
- Díaz S, Fargione J, Chapin FS III, Tilman D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 4: e277.
- Elton CS. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants.* Methuen and Co., London.
- Escudero A, Pajarón S. 1996. La vegetación rupícola del Moncayo silíceo, una aproximación basada en un Análisis Canónico de Correspondencias. *Lazaroa* 16: 105-132.
- Ezcurra C. 2002. Phylogeny, morphology and biogeography of *Chuquiraga*, an Andean-Patagonian genus of Asteraceae-Barnadesioideae. En: Young KR, Ulloa Ulloa C, Luteyn JL, Knapp S (Eds.), *Plant evolution and endemism in Andean South America.* *Botanical Review* 68: 153-170.

- Ezcurra C, Brion C. 2005. Plantas del Nahuel Huapi, catálogo de la flora vascular del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. Universidad Nacional del Comahue y Red Latinoamericana de Botánica, San Carlos de Bariloche, Argentina.
- Ezcurra C, Ruggiero A, Crisci JV. 1997. Phylogeny of *Chuquiraga* sect. *Acanthophyllae* (Asteraceae) and the evolution of its leaf morphology in relation to climate. *Systematic Botany* 22: 1-13.
- Ezcurra C, Baccalá N, Wardle P. 2008. Floristic relationship among plant communities of the Southern Andes and New Zealand: similarities and biogeographic implications. *Annals of Botany* 101: 1401-1412.
- Farji-Brener AG, Corley JC. 1998. Successful invasions of hymenopteran insects into NW Patagonia. *Ecología Austral* 8: 237-249.
- Fernandez M, Ezcurra C, Quiroga MP, Premoli A. 2011. Genetic variation relevant for the conservation of the narrow endemic *Senecio carbonensis* (Asteraceae) from the southern Andes. *Plant Species Biology* 26: 145-157.
- Ferreira M, Cingolani AM, Ezcurra C, Brand D. 1998a. High-Andean vegetation and environmental gradients in northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 9: 307-316.
- Ferreira M, Clayton S, Ezcurra C. 1998b. La flora altoandina de los sectores este y oeste del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Darwiniana* 36: 65-79.
- Foxcroft L, Richardson DM, Wilson JRU. 2008. Ornamental plants as invasive aliens: problems and solutions in Kruger National Park, South Africa. *Environmental Management* 41: 32-51.
- Frangi J. 1975. Sinopsis de las comunidades vegetales y el medio de las Sierras de Tandil (Provincia de Buenos Aires). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 16: 293-319.
- Fuentes N, Ugarte U, Kuhn I, Klotz S. 2008. Alien plants in Chile: inferring invasion periods from herbarium records. *Biological Invasions* 10: 649-657.
- Funes G, Cabido M. 1995. Variabilidad local y regional de la vegetación rupícola de las Sierras Grandes de Córdoba, Argentina. *Kurtziana* 24: 173-188.
- Ghermandi L, Guthmann N, Brand D. 2004. Early post-fire succession in northwestern Patagonia grasslands. *Journal of Vegetation Science* 15: 67-76.

- Ghermandi L, de Torres Curth MI, Franzese J, Gonzalez S. 2010. Non-linear ecological processes, fires, environmental heterogeneity and shrub invasion in northwestern Patagonia. *Ecological Modelling* 221:113-121.
- Giacosa R, Heredia N. 2001. Hoja geológica 4172-IV San Carlos de Bariloche. Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero, Buenos Aires.
- Gjerde I, Sætersdal M, Rolstad J, Storaunet KO, Blom HH, Gundersen V, Heegaard E. 2005. Productivity-diversity relationships for plants, bryophytes, lichens, and polypore fungi in six northern forest landscapes. *Ecography* 28: 705-720.
- Golluscio RA, Deregibus VA, Paruelo JM. 1998. Sustainability and range management in the Patagonian steppes. *Ecologia Austral* 8: 265–284.
- Cavagnaro FP, Valenta MD. 2011. Arbustos de la estepa patagónica: ¿adaptados a tolerar la sequía o el pastoreo? *Ecología Austral* 21: 61–70.
- Gonzalez S, Ghermandi L. 2008. Postfire seed bank dynamics in semiarid grasslands. *Plant Ecology* 199:175–185.
- Gotelli NJ, Colwell RK. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.
- Götmark F, von Proschwitz T, Franc N. 2008. Are small sedentary species affected by habitat fragmentation? Local vs. landscape factors predicting species richness and composition of land molluscs in Swedish conservation forests. *Journal of Biogeography* 35: 1062-1076.
- Gröger A, Barthlott W. 1996. Biogeography and diversity of the inselberg (Laja) vegetation of southern Venezuela. *Biodiversity Letters* 3: 165-179.
- Groom MJ, Meffe GK, Carroll RC (Eds.). 2006. *Principles of conservation Biology*. Sinauer, Massachusetts.
- Guirado M, Pino J, Roda F. 2007. Comparing the role of site disturbance and landscape properties on understory species richness in fragmented periurban Mediterranean forests. *Landscape Ecology* 22: 117-129.
- Habel JC, Assmann T, Schmitt T, Avise J. 2010 a. Relict species, from past to future. En : Habel JC, Assmann T (Eds.) *Relict species, phylogeography and conservation biology*. Springer, Berlin.

- Habel JC, Drees C, Schmitt T, Assmann T. 2010 b. Refugial areas and postglacial colonizations in the Palearctic. En Habel JC, Assmann T (Eds.) *Relict species, phylogeography and conservation biology*. Springer, Berlin.
- Hampe A, Petit RJ. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8: 461-467.
- Harrison S, Viers JH, Quinn JF. 2000. Climatic and spatial patterns of diversity in the serpentine plants of California. *Diversity and Distributions* 6: 153-161.
- Harrison S. 1999a. Local and regional diversity in a patchy landscape: native, alien, and endemic herbs on serpentine. *Ecology* 80: 70-80.
- Harrison S. 1999b. Native and alien species diversity at the local and regional scales in grazed California grassland. *Oecologia* 121: 99-106.
- Hauman L. 1925. Les phanérogames adventices de la flore argentine. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural Bernardino Rivadavia* 33: 319-345.
- Heany LR. 2000. Dynamic disequilibrium: A long-term, large-scale perspective on the equilibrium model of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 9: 59-74.
- Hierro JL, Maron JL, Callaw RL. 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology* 93: 5-15.
- Higgins SI, Richardson DM, Cowling RM, Trinder-Smith TH. 1999. Predicting the landscape-scale distribution of alien plants and their threat to plant diversity. *Conservation Biology* 13: 303-313.
- Hijmans R, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Holdren JP, Ehrlich PR. 1974. Human population and the global environment. *American Scientist* 62: 282-292.
- Holmgren M, Avilés R, Sierralta L, Segura AM, Fuentes ER. 2000. Why have European herbs so successfully invaded the Chilean matorral? Effects of herbivory, soil nutrients, and fire. *Journal of Arid Environments* 44: 197-211.
- Hopper SD, Brown AP, Marchant NG. 1997. Plants of Western Australian granite outcrops. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 80: 141-158.

- Houle G. 1990. Species-area relationship during primary succession in granite outcrop plant communities. *American Journal of Botany* 77: 1433-1439.
- Houle G, Phillips DL. 1989. Seed availability and biotic interactions in granite outcrop plant communities. *Ecology* 70: 1307-1316.
- Huenneke LF, Hamburg SP, Koide R, Mooney HA, Vitousek PM. 1990. Effects of soil resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland. *Ecology* 71: 478-491.
- Hunter JT. 2003. Persistence on inselbergs: the role of obligate seeders and resprouters. *Journal of Biogeography* 30: 497-510.
- Iverson LR, Schwartz MW, Prasad AM. 2004. How fast and far might tree species migrate in the eastern United States due to climate change? *Global Ecology and Biogeography* 13: 209-219.
- Jacobi CM, do Carmo FF, Vincent RC, Stehmann JR. 2007. Plant communities on ironstone outcrops: a diverse and endangered Brazilian ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 16: 2185-2200.
- Jakob S, Martinez-Meyer E, Blattner F. 2009. Phylogeographic analyses and paleodistribution modeling indicate Pleistocene in situ survival of *Hordeum* species (Poaceae) in southern Patagonia without genetic or spatial restriction. *Molecular Biology and Evolution* 26: 907-923.
- Jobbágy EG, Paruelo JM, León RJC. 1996. Vegetation heterogeneity and diversity in flat and mountain landscapes of Patagonia (Argentina). *Journal of Vegetation Science* 7: 599-608.
- Keeley JE, Lubin E, Fotheringham CJ. 2003. Fire and grazing impacts on plant diversity and alien plant invasions in the southern Sierra Nevada. *Ecological Applications* 13: 1355-1374.
- Kennedy TA, Naeem S, Howe K, Knops JMH, Tilman D, Reich P. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417: 636-638.
- Kimball S, Schiffman PM. 2003. Differing effects of cattle grazing on native and alien plants. *Conservation Biology* 16: 1681-1693.
- Kreft H, Jetz W, Mutke J, Kier G, Barthlott W. 2008. Global diversity of island floras from a macroecological perspective. *Ecology Letters* 11: 116-127.

- Ladio AH, Lozada M. 2004. Patterns of use and knowledge of wild edible plants in distinct ecological environments: a case study of a Mapuche community from northwestern Patagonia. *Biodiversity and Conservation* 13: 1153-1173.
- Larson DL. 2003. Native weeds and exotic plants: relationships to disturbance in mixed-grass prairie. *Plant Ecology* 169: 317-333.
- Larson DW, Matthes U, Kelly PE. 2000. *Cliff ecology, pattern and process in cliff ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lauenroth WK. 1998. Guanacos, spiny shrubs and the evolutionary history of grazing in the Patagonian steppe. *Ecología Austral* 8: 211-216.
- Laurence WF, Williamson GB. 2001. Positive feedbacks among forest fragmentation, drought and climate change in the Amazon. *Conservation Biology* 15: 1529-1535.
- Lawton JH. 1993. Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 409-413.
- Legendre P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659-1673.
- Lenoir J, Gégout JC, Marquet PA, de Ruffray P, Brisse H. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320: 1768-1771.
- Lomolino MV, Riddle BR, Whittaker RJ, Brown JH. 2010. *Biogeography*, 4<sup>o</sup> ed. Sinauer, Massachusetts.
- Lonsdale WM. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522-1536.
- MacArthur RH, Wilson EO. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MacArthur RH. 1972. *Geographical Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Magoulick DD, Kobza RM. 2003. The role of refugia for fishes during drought: a review and synthesis. *Freshwater Biology* 48: 1186-1198.
- Margutti L, Ghermandi L, Rappoport EH. 1996. Seed Bank and Vegetation in a Patagonian Roadside. *Int. J. Ecol. Envi. Sc.* 22:159-175.
- Markgraf V. 1991. Late Pleistocene environmental and climatic evolution in southern South America. *Bamberger Geografische Schriften* 11: 271-281.

- Markgraf V, McGlone M, Hope G. 1995. Neogene paleoenvironmental and paleoclimatic change in southern temperate ecosystems — a southern perspective. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 143-147.
- McKinney ML. 2001. Effect of human population, area, and time on non-native plant and fish diversity in the United States. *Biological Conservation* 100: 243-252.
- McKinney ML. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127: 247-260.
- Medina BMO, Torres Ribeiro K, Scarano FR. 2006. Plant–plant and plant–topography interactions on a rock outcrop at high altitude in southeastern Brazil. *Biotropica* 38: 27-34.
- Meirelles ST, Pivello VR, Joly CA. 1999. The vegetation of granite rock outcrops in Rio de Janeiro, Brazil, and the need for its protection. *Environmental Conservation* 26: 10-20.
- Méndez E. 2010. La vegetación saxícola y de taludes del flanco oriental del Cordón del Plata (Luján de Cuyo, Mendoza, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 45: 119-147.
- Mermoz M, Kitzberger T, Veblen TT. 2005. Landscape influences on occurrence and spread of wildfires in Patagonian forests and shrublands. *Ecology* 86: 2705-2715.
- Michael DR, Lindenmayer DB, Cunningham RB. 2010. Managing rock outcrops to improve biodiversity conservation in Australian agricultural landscapes. *Ecological Management and Restoration* 11: 43-50.
- Michelsen O, Syverhuset AO, Pedersen B. 2011. The impact of climate change on recent vegetation changes on Dovrefjell, Norway. *Diversity* 3: 91-111.
- Mignaut T, Senterre B, Müller JV, Lejoly J, Parmentier I. 2010. Shrubby and forest fringe communities of the inselberg-rainforest ecotone in Atlantic Central Africa. *Plant Ecology and Evolution* 143: 128-137.
- Milchunas DG, Noy-Meir I. 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos* 99: 113-130.
- Milchunas DG; Sala OE, Lauenroth WK. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist* 132: 87-106.

- Moore DM. 1983. Flora of Tierra del Fuego. Anthony Nelson, London, and Missouri Botanical Garden Press, Saint Louis.
- Morin PJ. 1999. Community ecology. Blackwell Science, Oxford.
- Mourelle C, Ezcurra E. 1996. Species richness of Argentine cacti: a test of biogeographic hypotheses. *Journal of Vegetation Science* 7: 667-680.
- Naeem S, Thompson LJ, Lawler SP, Lawton JH, Woodfin RM. 1994. Declining biodiversity can affect the functioning of ecosystems. *Nature* 368: 734-737.
- Novillo A, Ojeda RA. 2008. The exotic mammals of Argentina. *Biological Invasions* 10: 1333-1344.
- O'Brien EM, Field R, Whittaker RJ. 2000. Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: water-energy dynamics, residual variation, and topography. *Oikos* 89: 588-600.
- O'Brien EM. 1993. Climatic gradients in woody plant species richness: towards an explanation based on an analysis of southern Africa's woody flora. *Journal of Biogeography* 20: 181-198.
- O'Brien EM. 1998. Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography* 25: 379-398.
- Oddi FJ, didinszky N, Ghermandi L. 2010. Spatial dynamics of *Fabiana imbricata* shrublands in northwestern Patagonia in relation to natural fires. *Natural Hazards and Earth Systems Science* 10: 957-966.
- Olden JD, Poff NL, Douglas MR, Douglas ME, Fausch KD. 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 18-24.
- Olden JD, Poff NL. 2004. Clarifying biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 282-283.
- Opdam P, Wascher D. 2004. Climate change meets habitat fragmentation: linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological Conservation* 117: 285-297.
- Otýpková Z, Chytrý M. 2006. Effects of plot size on the ordination of vegetation samples. *Journal of Vegetation Science* 17: 465-472.
- Parmesan C. 1996. Climate and species' range. *Nature* 382: 765-766.

- Parmesan C, Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- Parmesan C, Gaines S, Gonzalez L, Kaufman DM, Kingsolver J, Townsend Peterson A, Sagarin R. 2005. Empirical perspectives on species borders: from traditional biogeography to global change. *Oikos* 108: 58-75.
- Paruelo JM, Jobbágy EG, Sala OE, Laurenroth WK, Burke IC. 1998. Functional and structural convergence of temperate grassland and shrubland ecosystems. *Ecological Applications* 8: 194-206.
- Pauchard A, Alaback PB. 2004. Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of south-central Chile. *Conservation Biology* 18: 238-248.
- Pauchard A, Shea K. 2006. Integrating the study of non-native plant invasions across spatial scales. *Biological Invasions* 8: 399-413.
- Pauchard A, Nuñez MA, Raffaele E, Bustamante RO, Legard N, Relva MA, Simberloff D. 2010. Introduced conifer invasions in South America: an update, one-day symposium at 6th Southern Connection Congress – Bariloche, Argentina, 16th February 2010. *Frontiers of Biogeography* 2: 2.
- Pauli H, Gottfried M, Reiter K, Klettner C, Grabherr G. 2007. Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994–2004) at the GLORIA master site Schrankogel, Tyrol, Austria. *Global Change Biology* 13: 147-156.
- Pearson RG. 2006. Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 111-113.
- Pedersen A. 1978. Las pinturas rupestres del Parque Nacional Nahuel Huapi. *Anales de Parques Nacionales*. T.XIV. Buenos Aires.
- Peñuelas J, Boada M. 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9: 131.
- Pérez-García EA, Meave JA. 2004. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region in southern México. *Plant Ecology* 175: 147-163.
- Peters RL, Darling JD. 1985. The greenhouse effect and nature reserves. *BioScience* 35: 707.

- Pennington DN, Hansel JR, Gorchov DL. 2010. Urbanization and riparian forest woody communities: diversity, composition, and structure within a metropolitan landscape. *Biological Conservation* 143: 182-194.
- Phillips DL. 1982. Life-forms of granite outcrop plants. *The American Midland Naturalist* 107: 206-208.
- Porembski S, Barthlott W. 2000. Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of diversity for desiccation-tolerant vascular plants. *Plant Ecology* 151: 19-28.
- Porembski S, Szarzynski JPM, Barthlott, W, 1996 Biodiversity and vegetation of small-sized inselbergs in a West African rain forest (Taï, Ivory Coast). *Journal of Biogeography* 23: 47-55.
- Porembski S, Martinelli G, Ohlemüller R, Barthlott W. 1998. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. *Diversity and Distributions* 4: 107-119.
- Pounds JA, Fogden MPL, Campbell JH. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398: 611-615.
- Premoli A, Kitzberger T, Veblen T. 2000. Isozyme variation and recent biogeographical history of the long-lived conifer *Fitzroya cupressoides*. *Journal of Biogeography* 27: 251-260.
- Premoli AC, Mathiasen P, Kitzberger T. 2010. Southernmost *Nothofagus* trees enduring ice ages: genetic evidence and ecological niche retrodiction reveal high latitude (54°S) glacial refugia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 285: 186-193.
- Pyšek P, Jarosík V, Kucera T. 2002. Patterns of invasion in temperate nature reserves. *Biological Conservation* 104: 13-24.
- Qian H. 1998. Large-scale biogeographic patterns of vascular plant richness in North America: an analysis at the generic level. *Journal of Biogeography* 25: 829-836.
- Rabassa J, Clapperton CM. 1990. Quaternary glaciations of the southern Andes. *Quaternary Science Reviews* 9: 153-174.
- Raffaele E, Veblen TT. 2001. Effects of cattle grazing on early post-fire regeneration of matorral in northwest Patagonia, Argentina. *Natural Areas Journal* 21: 243-249.
- Rangel TFLVB, Diniz-Filho JAF, Bini LM. 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33: 46-50.

- Rapoport EH. 1979. Transporte y comercio de especies invasoras: un nuevo concepto de contaminación. *Ciencia y Desarrollo*, CONACYT, México, N° 27: 24-29.
- Rapoport EH. 1990. Contaminación por especies. En: De Felippi (Ed.), *Latinoamérica, medio ambiente y desarrollo*. Instituto de Estudios e Investigaciones sobre el Medio Ambiente, Buenos Aires.
- Rapoport EH, Marino CR. 1989. Patterns of commerce and dispersal of weeds. En: Gopal B, Pathak PS, Saxena KG (Eds.), *Ecology today: an anthology of contemporary ecological research*. International Scientific Publication, Nueva Delhi.
- Rapoport EH, Brion C, 1991. Malezas exóticas y plantas escapadas de cultivo del noroeste patagónico: segunda aproximación. Ediciones Imaginaria, San Carlos de Bariloche.
- Raunkiaer C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford University Press, Oxford.
- Rejmánek M, Richardson DM. 1996. What attributes make some plants more invasive? *Ecology* 77: 1655-1661.
- Rejmánek M, Richardson DM, Pyšek P. 2005. Plant invasions and invasibility of plant communities. En: Van der Maarel E. (Ed.), *Vegetation Ecology*. Wiley-Blackwell, London.
- Relva MA, Veblen TT. 1998. Impacts of introduced large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in northern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management* 108: 27-40.
- Richardson DM, Brown PJ. 1986. Invasion of mesic mountain fynbos by *Pinus radiata*. *South African Journal of Botany* 52: 529-536.
- Richardson DM, Pyšek P. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* 30: 409-431.
- Richardson DM, van Wilgen BW, Higgins SI, Trinder-Smith TH, Cowling RM, McKelly DH. 1996. Current and future threats to plant biodiversity on the Cape Peninsula, South Africa. *Biodiversity and Conservation* 5: 607-647.

- Richardson DM, Pyšek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta FD, West CJ. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107.
- Ricotta C, Godefroid S, Rocchini D. 2010. Patterns of native and exotic species richness in the urban flora of Brussels: rejecting the 'rich get richer' model. *Biological Invasions* 12: 233-240.
- Risser PG. 1995. The status of the science examining ecotones. *BioScience* 45: 318-325.
- Rose NA, Burton PJ. 2011. Persistent climate corridors: the identification of climate refugia in British Columbia's Central Interior for the selection of candidate areas for conservation. *Journal of Ecosystems and Management* 12: 101-1.
- Sala OE. 2001. Temperate grasslands. En: Chapin III FS, Sala OE, Huber-Sannwald E. (Eds.), *Global biodiversity in a changing environment: scenarios for the 21st century*. Springer-Verlag, New York.
- Salazar LF, Nobre CA, Oyama MD. 2007. Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America. *Geophysical research letters* 34: 101029/2007GL029695.
- Scarano FR, Duarte HM, Ribeiro KT, Rodrigues PJFP, Barcellos EMB. 2001. Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographic distribution to ecophysiological parameters. *Botanical Journal of the Linnean Society* 136: 345-364.
- Scarano FR. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian atlantic rainforest. *Annals of Botany* 90: 517-524.
- Sedell HR, Reeves GH, Hauer FR, Stanford JA, Hawkins CP. 1990. Role of refugia in recovery from disturbances: modern fragmented and disconnected river systems. *Environmental Management* 14: 711-724.
- Siffredi G,L, Boggio F, Giorgetti H, Ayesa JA, Kröpfl A, Alvarez JM. 2010. *Guía para la evaluación de pastizales para las áreas ecológicas de sierras, mesetas occidentales y monte de Patagonia norte*. Ediciones INTA, Bariloche.
- Silveira JM. 1989. Un sitio con arte rupestre: el alero Larivière. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 17: 75-86.

- Signell SA, Abrams MD. 2006. Influence of rocky landscape features and fire regime on vegetation dynamics in Appalachian *Quercus* forests. *Journal of Vegetation Science* 17: 675-684.
- Simberloff D, Relva MA, Nuñez M. 2003. Introduced species and management of a *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Environmental Management* 31: 263-275.
- Smith TB, Wayne RK, Girman DJ, Bruford MW. 1997. A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science* 276: 1855-1857.
- Soriano A. 1948. Algo más sobre las plantas del Chubut. *Argentina Austral* 201: 12-17.
- Souto C, Premoli A. 2007 Genetic variation in the widespread *Embothrium coccineum* (Proteaceae) endemic to Patagonia: effects of phylogeny and historical events. *Australian Journal of Botany* 55: 809-817.
- Speziale KL. 2006. Patrones de variación en la riqueza y composición de la flora en la transición bosque-estepa del noroeste de la Patagonia. Trabajo Final de Licenciatura Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche.
- Speziale KL, Lambertucci SA. 2010. A call to curb invasive species in South America. *Nature* 467: 153.
- Speziale KL, Ezcurra C. 2011. Patterns of alien plant invasions in northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 75: 890-897.
- Speziale KL, Ezcurra C. En prensa. The role of outcrops in the diversity of Patagonian vegetation. *Flora*.
- Speziale K, Ruggiero A, Ezcurra C. 2010. Plant species richness-environment relationships across the Subantarctic-Patagonian transition zone. *Journal of Biogeography* 37: 449-464.
- Speziale KL, Lambertucci SA, Carrete M, Tella J. 2012. Dealing with alien species: what makes the difference in South America? *Biological Invasions*: en prensa.
- Stevens PF. 2001 y posteriores. Angiosperm Phylogeny Website Version 9, June 2008 (y actualizado más o menos continuamente desde entonces).
- Stewart JR, Lister AM. 2001. Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 608-613.
- Stohlgren TJ, Barnett DT, Kartesz JT. 2003. The rich get richer: patterns of plant invasions in the United States. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 11-14.

- Stohlgren TJ, Binkley D, Chong GW, Kalkhan MA, Schell LD, Bull KA, Otsuki Y, Newman G, Bashkin M, Son Y. 1999. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs* 69: 25-46.
- Sullivan JJ, Timmins SM, Williams PA. 2005. Movement of exotic plants into coastal native forests from gardens in northern New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 29: 1-10.
- Taiz L, Zeiger E. 1998. *Plant Physiology*, 2nd Ed. Sinauer Associates, Sunderland.
- ter Braak CJF, Smilauer P. 1998. CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows: software for Canonical Community Ordination Microcomputer Power, New York.
- Thomas CD, Bodsworth EJ, Wilson RJ, Simmons AD, Davies ZG, Musche M et al. 2001. Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature* 411: 577-581.
- Timmins SM, Williams PA. 1991. Weed numbers in New Zealand's forest and scrub reserves. *New Zealand Journal of Ecology* 15: 153-162.
- Tremetsberger K, Urtubey E, Terrab A, Baeza CM, Ortiz MA, Talavera M, König C, Tensch EM, Kohl G, Talavera S, Stuessy TF. 2009. Pleistocene refugia and polytopic replacement of diploids by tetraploids in the Patagonian and Subantarctic plant *Hypochaeris incana* (Asteraceae, Cichorieae). *Molecular Ecology* 18: 3668-3682.
- Veblen TT, Lorenz DC. 1988. Recent vegetation changes along the forest/steppe ecotone in northern Patagonia. *Annals of Association of American Geographers* 18: 93-111.
- Veblen TT, Kitzberger T, Lara A. 1992a. Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rain forest to Patagonian shrubland. *Journal of Vegetation Science* 3: 507-520.
- Veblen TT, Mermoz M, Martin C, Kitzberger T. 1992b. Ecological impacts of introduced animals in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Conservation Biology* 6: 71-83.
- Veblen TT, Kitzberger T, Raffaele E, Lorenz DC. 2003. Fire history and vegetation changes in northern Patagonia, Argentina. En: Veblen TT, Baker WL,

- Montenegro G, Swetnam TW. (Eds.). Fire and climatic change in temperate ecosystems of the western Americas. Springer-Verlag, New York.
- Velasco V, Siffredi G. 2009. Guía para el reconocimiento de especies de los pastizales de sierras y mesetas occidentales de Patagonia. Ediciones INTA, Bariloche.
- Vidal-Russell R, Souto CP, Premoli AC. 2011. Multiple pleistocene refugia in the widespread patagonian tree *Embothrium coccineum* (Proteaceae). *Australian Journal of Botany* 59: 299-314.
- Vilà M, Pino J, Font X. 2007. Regional assessment of plant invasions across different habitat types. *Journal of Vegetation Science* 18: 35-42.
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Westbrooks R. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84: 468-478.
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Rejmánek M, Westbrooks R. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21: 1-16.
- Vucetich JA, Waite TA. 2003. Spatial patterns of demography and genetic processes across the species' range: null hypotheses for landscape conservation genetics. *Conservation Genetics* 4: 639-645.
- Walters TW, Wyatt R. 1982. The vascular flora of granite outcrops in the central mineral region of Texas. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 109: 344-364.
- Walther GR, Beißner S, Burga CA. 2005. Trends in upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science* 16: 541-548.
- Wardle P. 1991. *Vegetation of New Zealand*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Webb CJ, Sykes WR, Garnock-Jones PJ. 1988. *Flora of New Zealand 4: naturalized Pteridophytes, Gymnosperms and Dicotyledons*. Botany Division, D.S.I.R., Christchurch.
- Whitlock C, Bianchi MM, Bartlein PJ, Markgraf V, Marlon J, Walsh M, McCoy N. 2006. Postglacial vegetation, climate, and fire history along the east side of the Andes (lat 41°-42°5'), Argentina. *Quaternary Research* 66: 187-201.
- Wiens JJ, Donoghue MJ. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 639-644.
- Williamson SD, Robinson ER, Balkwill K. 1997. Evolution of two endemic serpentine taxa in Mpumalanga. *African Journal of Botany* 63: 507-513.

- Wiser SK. 1994. High-elevation cliffs and outcrops of the Southern Appalachians: vascular plants and biogeography. *Castanea* 59: 85-116.
- Wiser SK, Buxton RP. 2008. Context matters: matrix vegetation influences native and exotic species composition on habitat islands. *Ecology* 89: 380-391.
- Wiser SK, Buxton RP. 2009. Montane outcrop vegetation of Banks Peninsula, South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 33: 164-176.
- Wiser SK, Peet RK, White PS. 1996. High-elevation rock outcrop vegetation of the Southern Appalachian Mountains. *Journal of Vegetation Science* 7: 703-722.
- Woham M. 2006. Species Invasion. En: Groom, M.J., Meffe, G.K., Carroll, C.R. (Eds.), *Principles of conservation biology*, 3<sup>rd</sup>. ed. Sinauer Associates, Sunderland.
- Wyatt R, Fowler N. 1977. The vascular flora and vegetation of the North Carolina granite outcrops. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 104: 245-253.
- Zalba SM, Cuevas YA, Boó RM. 2008. Invasion of *Pinus halepensis* Mill. following a wildfire in an Argentine grassland nature reserve. *Journal of Environmental Management* 88: 539-546.
- Zalba SM, Villamil CB, 2002. Woody plant invasion in relictual grasslands. *Biological Invasions* 4: 55-72.
- Zimmermann M, Vischer-Leopold M, Ellwanger G, Ssymank A, Schröder E. 2010. The EC Habitats directive and the German Natura 2000 network of protected areas as tools for implementing the conservation of relict species. En: Habel JC, Assmann T (Eds.) *Relict species, phylogeography and conservation biology*. Springer, Berlin.
- Zuloaga FO, Morrone O, Belgrano MJ (Eds.). 2008. *Catálogo de plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay)*. Missouri Botanical Garden Press, Saint Louis.
- Zuloaga FO, Morrone O, Rodríguez D. 1999. Análisis de la biodiversidad en plantas vasculares de la Argentina. *Kurtziana* 27: 17-167.

*Dedicado a Sergio, Cami y Agus, mis tres amores  
Y a Olinda y Hebe que ya no están*

## **Agradecimientos**

A Sergio, Camila y Agustina, hubiera sido imposible concretar esta tesis sin su apoyo incondicional y contención. Todo el tiempo y esfuerzo dedicado a este trabajo fue posible gracias a su comprensión y colaboración, incluso con las salidas de campo.

Deseo agradecer especialmente a Cecilia Ezcurra por todo conocimiento brindado. Gracias también por aceptar dirigir y dedicar tu tiempo a este trabajo, y a su profundización, sin todo esto hubiese sido muy difícil realizar este anhelo.

A los jurados, quienes aportaron tiempo y compartieron sus conocimientos para que esta tesis sea más clara y precisa.

A varios revisores anónimos y a Donald Bran por sus valiosos comentarios al proyecto original de tesis y a los trabajos ya publicados que han sido producidos hasta el momento por esta tesis.

Un especial agradecimiento a todos los integrantes del Laboratorio Ecotono por prestar su tiempo a discutir el proyecto de esta tesis y la interacción a lo largo de los años que me ha inspirado y a la Universidad en general, que de una u otra forma fueron formando parte de esta tesis, ya sea facilitando materiales, respondiendo consultas, compartiendo mates, poniendo el oído.

Agradezco especialmente a Ana Inés Burgiolocci, María Laura Suarez, Marcela Ferreira, Hugo Lambertucci, Facundo Barbar, Orlando Mastruantoni y Camila (la voluntaria de campo más joven del grupo) y Sergio Lambertucci ya que su ayuda fue imprescindible durante el trabajo de campo para la obtención de los datos de esta tesis.

Sergio Lambertucci, Victoria Werenkraut, Sofía González, Natalia Lescano, Vanina Chalcoff, Paula Fergnani, Gabriela Pirk, María Laura Suarez, Claudio Ziperovich, Mariana Tadey, Cintia Souto, Guillermo Amico, Romina Vidal Russel, me asesoraron con mapas, figuras, programas, análisis, ideas, averiguaciones y varias decisiones importantes para la tesis.

Los dueños y encargados de las estancias La Buitrera del Ñirihuau, San Ramón, La Garaia, Cerro Negro, Pilcañeu, Pichileufu, Chacabuco, Pilpilcura, Mina Pico Quemado, Las Bayas, y Huechahue, así como la Administración de Parques Nacionales me dieron los permisos para estudiar los roquedales de la región.

Agradezco a la Universidad Nacional del Comahue, y la ANPCYT por el apoyo brindado para el desarrollo de los trabajos volcados en esta tesis. La ANPCYT PICT 38148 financió con un proyecto dirigido por Cecilia Ezcurra gran parte de esta tesis.

IDEA Wild me proveyeron del GPS utilizado durante las campañas de campo.

Finalmente, para toda mi familia, particularmente a mis padres por el constante apoyo y aliento desde la distancia o incluso viajando a socorrerme cuando fue necesario. Para los que ya no están y los que siguen acá les dedico este trabajo.

# ANEXO



Anexo. Lista de especies de roquedales (R) y matriz (M) indicando familia, hábito y origen según Zuloaga et al. (2008) y Correa (1969-1998): “Endémica” (del Cono Sur), “Nativa” (de Sudamérica) o “Exótica” (del resto del mundo).

<b>Especie</b>	<b>Familia</b>	<b>Hábito</b>	<b>Origen</b>	<b>Habitat</b>
<i>Rhodophiala mendocina</i> (Phil.) Ravenna	Amaryllidaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Schinus patagonicus</i> (Phil.) I.M. Johnst. ex Cabrera	Anacardiaceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Azorella monantha</i> Clos	Apiaceae	Arbusto	Endémica	M
<i>Daucus pusillus</i> Michx.	Apiaceae	Hierba anual	Nativa	M
<i>Eryngium paniculatum</i> Cav. & Dombey ex F. Delaroche	Apiaceae	Hierba perenne	Nativa	R-M
<i>Mulinum echinus</i> DC.	Apiaceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Mulinum microphyllum</i> (Cav.) Pers.	Apiaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Mulinum spinosum</i> (Cav.) Pers.	Apiaceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Osmorhiza chilensis</i> Hook. & Arn	Apiaceae	Hierba perenne	Nativa	M
<i>Sanicula graveolens</i> Poepp. ex DC.	Apiaceae	Hierba perenne	Nativa	M
<i>Cynanchum chilense</i> (Phil.) Malme	Apocynaceae	Enredadera perenne	Endémica	R-M
<i>Diplolepis descolei</i> (T. Mey.) Liede & Rapini	Apocynaceae	Enredadera perenne	Endémica	R
<i>Diplolepis hieronymi</i> (Lorentz) Liede & Rapini	Apocynaceae	Arbusto	Endémica	M
<i>Baccharis darwinii</i> Hook. & Arn.	Asteraceae	Arbusto	Nativa	M
<i>Baccharis linearis</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	Asteraceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Baccharis magellanica</i> (Lam.) Pers.	Asteraceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Baccharis neaei</i> DC.	Asteraceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Baccharis patagonica</i> Hook. & Arn.	Asteraceae	Arbusto	Endémica	R
<i>Baccharis salicifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	Asteraceae	Arbusto	Nativa	M
<i>Carduus thoermeri</i> Weinm.	Asteraceae	Hierba anual o bianual	Exótica	M
<i>Chiliotrichum diffusum</i> (G. Forst.) Kuntze	Asteraceae	Arbusto	Endémica	R
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	Asteraceae	Hierba anual o bianual	Exótica	M
<i>Conyza aff. magnimontana</i> Cabrera	Asteraceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Conyza larrainiana</i> J. Remy	Asteraceae	Arbusto	Endémica	R
<i>Doniophyton weddellii</i> Katinas & Stuessy	Asteraceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Erigeron schnackii</i> Solbrig	Asteraceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Gamochaeta neuquensis</i> Cabrera	Asteraceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Gamochaeta nivalis</i> Cabrera	Asteraceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Gamochaeta polybotrya</i> (Phil.) Cabrera	Asteraceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Grindelia prunelloides</i> (Poepp. ex Less.) A. Bartoli & Tortosa	Asteraceae	Arbusto	Endémica	M
<i>Grindelia anethifolia</i> (Phil.) A. Bartoli & Tortosa	Asteraceae	Arbusto	Endémica	M
<i>Haplopappus glutinosus</i> Cass.	Asteraceae	Arbusto	Endémica	R-M

<i>Hieracium aurantiacum</i> L.	Asteraceae	Hierba perenne	Exótica	M
<i>Hieracium glaucifolium</i> Poepp. ex Froel.	Asteraceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Hypochaeris incana</i> (Hook. & Arn.) Macloskie	Asteraceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Hypochaeris montana</i> (Phil.) Reiche	Asteraceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Hypochaeris patagonica</i> Cabrera	Asteraceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Hypochaeris radicata</i> L.	Asteraceae	Hierba perenne	Exótica	R-M
<i>Lactuca serriola</i> L.	Asteraceae	Hierba anual o bianual	Exótica	R-M
<i>Leucheria achillaeifolia</i> Hook. & Arn.	Asteraceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Leucheria millefolium</i> Dusén & Skottsbo.	Asteraceae	Hierba perenne Hierba anual o bianual	Endémica	R
<i>Madia sativa</i> Molina	Asteraceae	Arbusto	Nativa	M
<i>Mutisia decurrens</i> Cav.	Asteraceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Mutisia oligodon</i> Poepp. & Endl.	Asteraceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Mutisia spinosa</i> Ruiz & Pav.	Asteraceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Nardophyllum bryoides</i> (Lam.) Cabrera	Asteraceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Nassauvia aculeata</i> (Less.) Poepp. & Endl.	Asteraceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Nassauvia darwinii</i> (Hook. & Arn.) O. Hoffm. & Dusén	Asteraceae	Arbusto	Endémica	M
<i>Nassauvia glomerulosa</i> (Lag. ex Lindl.) D. Don	Asteraceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Nassauvia juniperina</i> Skottsbo.	Asteraceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Perezia calophylla</i> (Phil.) Reiche	Asteraceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Perezia fonkii</i> (Phil.) Reiche	Asteraceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Perezia recurvata</i> (Vahl) Less.	Asteraceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Senecio sericeo-nitens</i> Speg.	Asteraceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Senecio bracteolatus</i> Hook. & Arn.	Asteraceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Senecio crithmoides</i> Hook. & Arn.	Asteraceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Senecio filaginoides</i> DC.	Asteraceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Senecio gnidioides</i> Phil.	Asteraceae	Arbusto	Endémica	R
<i>Senecio microcephalus</i> Phil.	Asteraceae	Arbusto	Endémica	M
<i>Senecio pachyphyllos</i> J. Remy	Asteraceae	Arbusto	Endémica	R
<i>Senecio tricuspoidatus</i> Hook. & Arn.	Asteraceae	Arbusto	Endémica	R
<i>Solidago chilensis</i> Meyen	Asteraceae	Hierba perenne	Nativa	R-M
<i>Taraxacum gilliesi</i> Hook. & Arn.	Asteraceae	Hierba perenne	Nativa	M
<i>Taraxacum officinale</i> G. Weber ex F.H. Wigg.	Asteraceae	Hierba perenne	Exótica	R-M
<i>Tragopogon dubius</i> Scop.	Asteraceae	Hierba anual o bianual	Exótica	M
<i>Tripleurospermum perforatum</i> (Mérat) Láinz	Asteraceae	Hierba anual o bianual	Exótica	R-M
<i>Triptilion achilleae</i> DC.	Asteraceae	Hierba anual	Endémica	M
<i>Berberis empetrifolia</i> Lam	Berberidaceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Berberis microphylla</i> G. Forst.	Berberidaceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Blechnum microphyllum</i> (Goldm.) C.V. Morton	Blechnaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M

<i>Amsinckia calycina</i> (Moris) Chater	Boraginaceae	Hierba anual	Nativa	R
<i>Cynoglossum creticum</i> Mill.	Boraginaceae	Hierba anual o bianual	Exótica	M
<i>Heliotropium kurtzii</i> Gangui	Boraginaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Myosotis stricta</i> Link ex Roem. & Schult.	Boraginaceae	Hierba anual o bianual	Exótica	R-M
<i>Phacelia secunda</i> J.F. Gmel.	Boraginaceae	Hierba perenne	Nativa	R-M
<i>Phacelia nana</i> Wedd.	Boraginaceae	Hierba anual o bianual	Nativa	R
<i>Plagiobothrys verrucosus</i> (Phil.) I.M. Johnst.	Boraginaceae	Hierba anual o bianual	Endémica	M
<i>Alyssum alyssoides</i> (L.) L.	Brassicaceae	Hierba anual o bianual	Exótica	M
<i>Descurainia sophia</i> (L.) Webb ex Prantl	Brassicaceae	Hierba anual o bianual	Exótica	R-M
<i>Draba verna</i> L.	Brassicaceae	Hierba anual o bianual	Exótica	R-M
<i>Noccaea magellanica</i> (Comm. ex Poir.) Holub	Brassicaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Buddleja araucana</i> Phil.	Buddlejaceae	Arbusto	Endémica	R
<i>Austrocactus patagonicus</i> (F.A.C. Weber) Backeb.	Cactaceae	Subarbusto	Endémica	R
<i>Pterocactus araucanus</i> A. Cast.	Cactaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Calceolaria germainii</i> Witasek	Calceolariaceae	Hierba perenne	Nativa	R-M
<i>Calceolaria polyrrhiza</i> Cav.	Calceolariaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Boopis gracilis</i> Phil.	Calyceraceae	Hierba anual o bianual	Endémica	M
<i>Gamocarpha selliana</i> Reiche	Calyceraceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Arenaria serpens</i> Kunth	Caryophyllaceae	Hierba perenne	Nativa	M
<i>Arenaria serpyllifolia</i> L.	Caryophyllaceae	Hierba anual o bianual	Exótica	M
<i>Cerastium arvense</i> L.	Caryophyllaceae	Hierba perenne	Exótica	R-M
<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	Caryophyllaceae	Hierba anual o bianual	Exótica	R-M
<i>Colobanthus lycopodioides</i> Griseb.	Caryophyllaceae	Subarbusto	Endémica	R
<i>Holosteum umbellatum</i> L.	Caryophyllaceae	Hierba anual o bianual	Exótica	R-M
<i>Silene cuspidata</i> Pedersen	Caryophyllaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Spergula depauperata</i> (Naudin) Pedersen	Caryophyllaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Maytenus boaria</i> Molina	Celastraceae	Árbol	Nativa	R-M
<i>Maytenus chubutensis</i> (Speg.) Lourteig, O'Donnell & Sleumer	Celastraceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Maytenus magellanica</i> (Lam.) Hook. f.	Celastraceae	Arbusto	Endémica	R
<i>Chenopodium album</i> L.	chenopodiaceae	Hierba anual o bianual	Exótica	R-M
<i>Austrocedrus chilensis</i> (D. Don) Pic.Serm. & Bizzarri	Cupressaceae	Árbol	Endémica	R-M
<i>Carex andina</i> Phil.	Cyperaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Carex patagonica</i> Speg.	Cyperaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	Dryopteridaceae	Hierba perenne	Nativa	R
<i>Polystichum chilense</i> (H. Christ) Diels	Dryopteridaceae	Hierba perenne	Endémica	R

<i>Aristotelia chilensis</i> (Molina) Stuntz	Elaeocarpaceae	Arbusto	Endémica	M
<i>Ephedra chilensis</i> C. Presl	Ephedraceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Ephedra frustillata</i> Miers	Ephedraceae	Subarbusto	Endémica	R-M
<i>Equisetum bogotense</i> Kunth	Equisetaceae	Hierba perenne	Nativa	M
<i>Gaultheria mucronata</i> (L. f.) Hook. & Arn.	Ericaceae	Arbusto	Endémica	R
<i>Escallonia rosea</i> Griseb.	Escalloniaceae	Arbusto	Endémica	R
<i>Escallonia rubra</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	Escalloniaceae	Arbusto	Endémica	R
<i>Euphorbia collina</i> Phil.	Euphorbiaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Stillingia patagonica</i> (Speg.) Pax & K. Hoffm.	Euphorbiaceae	Arbusto	Endémica	R
<i>Adesmia parvifolia</i> Phil.	Fabaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Adesmia boronioides</i> Hook. f.	Fabaceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Adesmia corymbosa</i> Clos	Fabaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Adesmia obcordata</i> Clos	Fabaceae	Arbusto	Endémica	M
<i>Adesmia volckmannii</i> Phil.	Fabaceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Anarthrophyllum rigidum</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Hieron.	Fabaceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Astragalus cruckshanksii</i> (Hook. & Arn.) Griseb.	Fabaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Lathyrus magellanicus</i> Lam.	Fabaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Vicia bijuga</i> Gillies ex Hook. & Arn.	Fabaceae	Hierba anual o bianual	Endémica	M
<i>Vicia nigricans</i> Hook. & Arn.	Fabaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hér. ex Aiton	Geraniaceae	Hierba anual o bianual	Exótica	R-M
<i>Geranium magellanicum</i> Hook. f.	Geraniaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Ribes cucullatum</i> Hook. & Arn.	Grossulariaceae	Arbusto	Endémica	R
<i>Olsynium junceum</i> (E. Mey. ex C. Presl) Goldblatt	Iridaceae	Hierba perenne	Nativa	R-M
<i>Sisyrinchium arenarium</i> Poepp.	Iridaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Sisyrinchium patagonicum</i> Phil. ex Baker	Iridaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Solenomelus segethii</i> (Phil.) Kuntze	Iridaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Juncus balticus</i> Willd.	Juncaceae	Hierba perenne	Nativa	M
<i>Luzula racemosa</i> Desv.	Juncaceae	Hierba perenne	Nativa	R-M
<i>Balbisia gracilis</i> (Meyen) Hunz. & Ariza	Ledocarpaceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Tristagma nivale</i> Poepp.	Liliaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Blumenbachia dissecta</i> (Hook. & Arn.) Weigend & J. Grau	Loasaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Blumenbachia silvestris</i> Poepp.	Loasaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Loasa argentina</i> Urb. & Gilg	Loasaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Loasa bergii</i> Hieron.	Loasaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Corynabutilon bicolor</i> (Phil. ex K. Schum.) Kearney	Malvaceae	Arbusto	Endémica	M
<i>Nothofagus antarctica</i> (G. Forst.) Oerst.	Nothofagaceae	Árbol	Endémica	M
<i>Nothofagus pumilio</i> (Poepp. & Endl.) Krasser	Nothofagaceae	Árbol	Endémica	R

<i>Camissonia dentata</i> (Cav.) Reiche	Onagraceae	Hierba anual o bianual	Nativa	R-M
<i>Clarkia tenella</i> (Cav.) F.H. Lewis & M.R. Lewis	Onagraceae	Hierba anual o bianual	Endémica	R
<i>Epilobium brachycarpum</i> C. Presl	Onagraceae	Hierba anual o bianual	Exótica	R-M
<i>Epilobium nivale</i> Meyen	Onagraceae	Hierba perenne	Nativa	R
<i>Gayophytum micranthum</i> Hook. & Arn.	Onagraceae	Hierba anual o bianual	Nativa	M
<i>Oenothera odorata</i> Jacq.	Onagraceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Chloraea alpina</i> Poepp.	Orchidaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Chloraea magellanica</i> Hook. f.	Orchidaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Chloraea philippii</i> Rehb. f.	Orchidaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Gavilea odoratissima</i> Poepp.	Orchidaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Oxalis adenophylla</i> Gillies ex Hook. & Arn.	Oxalidaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Oxalis valdiviensis</i> Barnéoud	Oxalidaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco	Pinaceae	Árbol	Exótica	M
<i>Plantago lanceolata</i> L.	Plantaginaceae	Hierba perenne	Exótica	R-M
<i>Veronica peregrina</i> L. subespecie <i>xalapensis</i> (Kunth) Pennell	Plantaginaceae	Hierba anual o bianual	Exótica	M
<i>Armeria maritima</i> (Mill.) Willd.	Plumbaginaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Agrostis kuntzei</i> Mez	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Agrostis inconspicua</i> Kunze ex E. Desv.	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Agrostis vidalii</i> Phil.	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Amelichloa brevipes</i> (E. Desv.) Arriaga & Barkworth	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Apera interrupta</i> (L.) P. Beauv.	Poaceae	Hierba anual o bianual	Exótica	R-M
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P. Beauv. ex J. Presl & C. Presl	Poaceae	Hierba perenne	Exótica	R
<i>Briza subaristata</i> Lam.	Poaceae	Hierba perenne	Nativa	R
<i>Bromus araucanus</i> Phil.	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Bromus berteroi</i> Colla	Poaceae	Hierba anual o bianual	Nativa	M
<i>Bromus catharticus</i> Vahl var. <i>catharticus</i>	Poaceae	Hierba perenne	Nativa	R-M
<i>Bromus pellitus</i> Hack.	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Bromus setifolius</i> J. Presl	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Bromus tectorum</i> L.	Poaceae	Hierba anual o bianual	Exótica	R-M
<i>Bromus tunicatus</i> Phil.	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Elymus angulatus</i> J. Presl	Poaceae	Hierba perenne	Nativa	R-M
<i>Festuca argentina</i> (Speg.) Modi	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Festuca glacillima</i> Hook. f.	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Festuca kurtziana</i> St.-Yves	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Festuca magellanica</i> Lam.	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Festuca pallescens</i> (St.-Yves) Modi	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Festuca scabriuscula</i> Phil.	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R

<i>Festuca thermarum</i> Phil.	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Festuca weberbaueri</i> Pilg.	Poaceae	Hierba perenne	Nativa	M
<i>Holcus lanatus</i> L.	Poaceae	Hierba anual o bianual	Exótica	R
<i>Hordeum comosum</i> J. Presl	Poaceae	Hierba perenne	Nativa	R-M
<i>Hordeum murinum</i> L.	Poaceae	Hierba anual o bianual	Exótica	R-M
<i>Imperata condensata</i> Steud.	Poaceae	Hierba perenne	Nativa	R-M
<i>Jarava neaei</i> (Nees ex Steud.) Peñailillo	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Nassella filiculmis</i> (Delile) Barkworth	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Nicoraepoa subenervis</i> (Hack.) Soreng & L.J. Gillespie	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Pappostipa chrysophylla</i> (E. Desv.) Romaschenko	Poaceae	Hierba perenne	Nativa	R-M
<i>Pappostipa humilis</i> (Cav.) Romaschenko	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Pappostipa ibarii</i> (Phil.) Romaschenko	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Pappostipa sorianoi</i> (Modi) Romaschenko	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Pappostiva speciosa</i> (Trin. & Rupr.) Romaschenko	Poaceae	Hierba perenne	Nativa	R-M
<i>Poa alopecurus</i> (Gaudich. ex Mirb.) Kunth	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Poa bergii</i> Hieron.	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Poa denudata</i> Steud.	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Poa lanuginosa</i> Poir.	Poaceae	Hierba perenne	Nativa	R-M
<i>Poa ligularis</i> Nees ex Steud.	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Poa obvallata</i> Steud.	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Poa pratensis</i> L.	Poaceae	Hierba perenne	Exótica	R-M
<i>Poa scaberula</i> Hook. f.	Poaceae	Hierba perenne	Nativa	M
<i>Poa secunda</i> J. Presl	Poaceae	Hierba perenne	Nativa	R
<i>Poa spiciformis</i> var. <i>spiciformis</i> (Steud.) Hauman & Parodi	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Podagrostis sesquiflora</i> (E. Desv.) Modi ex Nicora	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Rytidosperma lechleri</i> Steud.	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Rytidosperma virescens</i> (E. Desv.) Nicora	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Schedonorus pratensis</i> (Huds.) P. Beauv.	Poaceae	Hierba perenne	Exótica	R
<i>Trisetum barbinode</i> Trin.	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Trisetum caudulatum</i> Trin.	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Trisetum flavescens</i> (L.) P. Beauv.	Poaceae	Hierba perenne	Nativa	R
<i>Trisetum preslei</i> (Kunth) E. Desv.	Poaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Trisetum spicatum</i> (L.) K. Richt.	Poaceae	Hierba perenne	Nativa	R
<i>Vulpia antucensis</i> Trin.	Poaceae	Hierba anual o bianual	Endémica	R
<i>Vulpia australis</i> (Nees ex Steud.) C.H. Blom	Poaceae	Hierba anual o bianual	Endémica	M
<i>Vulpia bromoides</i> (L.) Gray	Poaceae	Hierba anual o bianual	Exótica	R-M
<i>Vulpia myuros</i> (L.) C.C. Gmel.	Poaceae	Hierba anual o bianual	Exótica	R-M

<i>Collomia biflora</i> (Ruiz & Pav.) Brand	Polemoniaceae	Hierba anual o bianual	Nativa	R-M
<i>Gilia laciniata</i> Ruiz & Pav.	Polemoniaceae	Hierba anual o bianual	Nativa	R-M
<i>Microsteris gracilis</i> (Hook.) Greene	Polemoniaceae	Hierba anual o bianual	Nativa	R-M
<i>Polemonium micranthum</i> Benth.	Polemoniaceae	Hierba anual o bianual	Nativa	R-M
<i>Polygala salasiana</i> Gay	Polygalaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Muehlenbeckia hastulata</i> (Sm.) I.M. Johnst.	Polygonaceae	Arbusto	Endémica	M
<i>Rumex acetosella</i> L.	Polygonaceae	Hierba perenne	Exótica	R-M
<i>Claytonia perfoliata</i> Donn ex Willd.	Portulacaceae	Hierba anual	Exótica	R-M
<i>Montiopsis capitata</i> (Hook. & Arn.) D.I. Ford	Portulacaceae	Hierba anual	Endémica	M
<i>Montiopsis cistiflora</i> (Gillies ex Arn.) D.I. Ford	Portulacaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Montiopsis gayana</i> (Barnéoud) D.I. Ford	Portulacaceae	Hierba perenne Hierba anual o bianual	Endémica	R-M
<i>Montiopsis polycarpoides</i> (Phil.) Peralta	Portulacaceae	bianual	Endémica	R-M
<i>Lomatia hirsuta</i> (Lam.) Diels ex J.F. Macbr.	Proteaceae	Árbol	Nativa	M
<i>Adiantum chilense</i> Kaulf.	Pteridaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Cheilanthes glauca</i> (Cav.) Mett.	Pteridaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Polystichum plicatum</i> (Poepp. ex Kunze) Hicken	Pteridaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Anemone multifida</i> Poir.	Ranunculaceae	Hierba perenne	Nativa	M
<i>Barneoudia major</i> Phil.	Ranunculaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Discaria articulata</i> (Phil.) Miers	Rhamnaceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Discaria chacaye</i> (G. Don) Tortosa	Rhamnaceae	Arbusto	Endémica	R
<i>Acaena integerrima</i> Gillies ex Hook. & Arn.	Rosaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Acaena pinnatifida</i> Ruiz & Pav.	Rosaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Acaena platyacantha</i> Speg.	Rosaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Acaena poeppigiana</i> Gay	Rosaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Geum magellanicum</i> Comm. ex Pers.	Rosaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Margyricarpus pinnatus</i> (Lam.) Kuntze	Rosaceae	Arbusto	Nativa	R-M
<i>Potentilla chiloensis</i> (L.) Mabb.	Rosaceae	Hierba perenne	Nativa	R
<i>Rosa rubiginosa</i> L.	Rosaceae	Arbusto	Exótica	M
<i>Tetraglochin alatum</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Kuntze	Rosaceae	Arbusto	Nativa	R-M
<i>Galium aparine</i> L.	Rubiaceae	Hierba anual o bianual	Exótica	R
<i>Galium hypocarpium</i> (L.) Endl. ex Griseb.	Rubiaceae	Hierba perenne	Nativa	M
<i>Galium richardianum</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Endl. ex Walp.	Rubiaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Oreopolus glacialis</i> (Poepp.) Ricardi	Rubiaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Arjona tuberosa</i> Cav.	Santalaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Myoschilos oblongum</i> Ruiz & Pav.	Santalaceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Quinchamalium chilense</i> Molina	Santalaceae	Hierba perenne	Nativa	R-M
<i>Saxifraga magellanica</i> Poir.	Saxifragaceae	Hierba perenne	Nativa	R

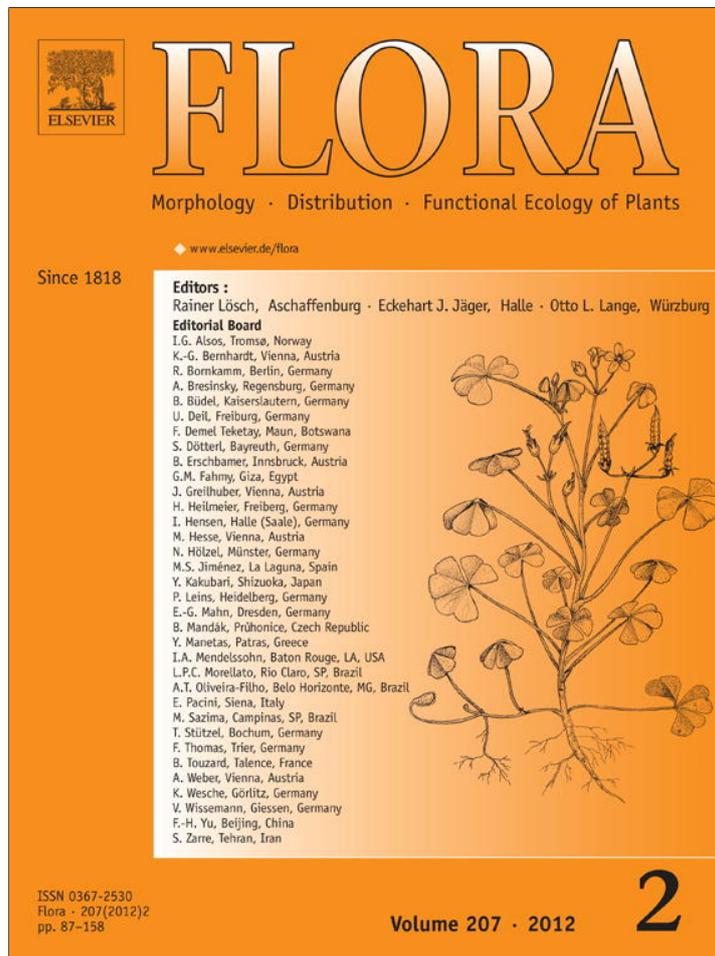
---

<i>Verbascum thapsus</i> L.	Scrophulariaceae	Hierba bianual	Exótica	R-M
<i>Fabiana imbricata</i> Ruiz & Pav.	Solanaceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Jaborosa reflexa</i> Phil.	Solanaceae	Hierba perenne	Endémica	M
<i>Pantacantha ameghinoi</i> Speg.	Solanaceae	Arbusto	Endémica	R
<i>Tropaeolum incisum</i> (Speg.) Sparre	Tropaeolaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Valeriana carnososa</i> Sm.	Valerianaceae	Hierba perenne	Endémica	R
<i>Valeriana clarionifolia</i> Phil.	Valerianaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M
<i>Diostea juncea</i> (Gillies ex Hook.) Miers	Verbenaceae	Arbusto	Nativa	M
<i>Junellia seriphioides</i> (Gillies & Hook. ex Hook.) Moldenke	Verbenaceae	Arbusto	Nativa	R
<i>Junellia succulentifolia</i> (Kuntze) Moldenke	Verbenaceae	Arbusto	Endémica	R-M
<i>Viola maculata</i> Cav.	Violaceae	Hierba perenne	Endémica	R-M

---

# TRABAJOS PUBLICADOS





This article appeared in a journal published by Elsevier. The attached copy is furnished to the author for internal non-commercial research and education use, including for instruction at the authors institution and sharing with colleagues.

Other uses, including reproduction and distribution, or selling or licensing copies, or posting to personal, institutional or third party websites are prohibited.

In most cases authors are permitted to post their version of the article (e.g. in Word or Tex form) to their personal website or institutional repository. Authors requiring further information regarding Elsevier's archiving and manuscript policies are encouraged to visit:

<http://www.elsevier.com/copyright>

Contents lists available at [SciVerse ScienceDirect](http://www.sciencedirect.com)

Flora

journal homepage: [www.elsevier.de/flora](http://www.elsevier.de/flora)

## The role of outcrops in the diversity of Patagonian vegetation: Relicts of glacial palaeofloras?

K.L. Speziale<sup>a,\*</sup>, C. Ezcurra<sup>a,b</sup><sup>a</sup> Laboratorio Ecotono, INIBIOMA, CONICET – Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400 Bariloche, Río Negro, Argentina<sup>b</sup> Departamento de Botánica, INIBIOMA, CONICET – Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400 Bariloche, Río Negro, Argentina

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 6 July 2011

Accepted 11 September 2011

#### Keywords:

Biodiversity  
 Floristic composition  
 Endemics  
 Vegetation matrix  
 Paleoflora relicts  
 Rock outcrops  
 Patagonia

### ABSTRACT

Outcrops around the world enhance biodiversity as they provide heterogeneous environments and varied habitats for species with different requirements than those living in the surroundings, and in this way they increase alpha and beta diversity. We studied the floristic composition of the vegetation of rock outcrops in northwestern Patagonia, Argentina, and compared them to the surrounding matrix of shrubland and steppe. For this we sampled 50 outcrops and 50 matrix plots close to them, identified all the species present, and analyzed their floristic composition with Detrended Correspondence Analysis (DCA). We also analyzed the floras of the north and south faces of the outcrops. The resulting ordinations were related to geographic gradients of the region. The proportions of alien to native species, different life forms, and phylogenetic groups of the outcrop floras were compared to the matrix with G-tests. Our results showed similar dominant families, life form proportions and percentage of alien species in the outcrops and the surrounding matrix. However, species composition of the outcrops was markedly different. North Patagonian outcrops present several taxa not found in the matrix, especially in their southern, less insolated walls. The previously recorded distribution of most of these exclusive species is found in colder areas further south. Thus, we hypothesize that outcrops could be acting as relicts of cold-adapted glacial paleofloras that were probably more extended during glacial times and retreated south after the last glacial maximum.

© 2011 Elsevier GmbH. All rights reserved.

### Introduction

Loss of biodiversity is affecting important characteristics of ecosystems around the world (Naeem et al., 1994; Díaz et al., 2006). For the planning of sound conservation actions to arrest this threat, factors related to the biodiversity of the considered region should be well known. This should include the study of particular environments within major habitats, given that heterogeneity, as for example that provided by rock outcrops, can enhance biodiversity (Barthlott et al., 1993). Outcrops generally provide habitats for species with different requirements than those living in the surrounding. For example, rock outcrops such as inselbergs in tropical regions can be micro-climatologically and edaphically dry environments posing severe constraints for the vegetation (Porembski et al., 1996; Changwe and Balkwill, 2003). This can favour the evolution of dry-adapted specialized or endemic species (Williamson et al., 1997). If outcrops are located in humid forest

environments they can provide habitat resource for savanna elements (e.g., Porembski et al., 1996), if in desert ones they provide more humid and favourable microenvironments (e.g., Burke, 2002). In this way, rock outcrops may increase local biodiversity. Outcrops also act as shelter for differential life-forms respect to the matrix due to differences in fire and grazing pressures (Clarke, 2002; Milchunas and Noy-Meir, 2002).

Due to their distinctive features, outcrops called the attention of botanists for over two centuries (Walters and Wyatt, 1982). Many of these studies were conducted mainly in Africa and North America (e.g., in Africa: Burke, 2003a; Changwe and Balkwill, 2003; Porembski et al., 1996; in North America: Burbank and Platt, 1964; Wyatt and Fowler, 1977). Other studies were carried out within tropical South America in Brazil, Venezuela and French Guiana (e.g., Gröger and Barthlott, 1996; Porembski et al., 1998; Meirelles et al., 1999; Jacobi et al., 2007; Sarthou et al., 2010). Several of the studies focus on the application of island theory (MacArthur and Wilson, 1967; MacArthur, 1972) to outcrop biodiversity (Wyatt and Fowler, 1977), deal with succession and speciation processes (Burbank and Platt, 1964; Houle and Phillips, 1989; Williamson et al., 1997; Sarthou et al., 2009, 2010) or have shown very specific adaptations to these extreme environments (e.g. Porembski and Barthlott, 2000). But most of them focus on studying the

\* Corresponding author.

E-mail addresses: [kspeziale@crub.uncoma.edu.ar](mailto:kspeziale@crub.uncoma.edu.ar), [karinaspeziale@gmail.com.ar](mailto:karinaspeziale@gmail.com.ar) (K.L. Speziale), [cecilia.ezcurra@crub.uncoma.edu.ar](mailto:cecilia.ezcurra@crub.uncoma.edu.ar), [ezcurracecilia@gmail.com.ar](mailto:ezcurracecilia@gmail.com.ar) (C. Ezcurra).

floristic composition of these particular environments in relation to its relevance to conservation (Wyatt and Fowler, 1977; Phillips, 1982; Walters and Wyatt, 1982; Escudero and Pajarón, 1996; Porembski et al., 1996; Clarke, 2002; Changwe and Balkwill, 2003).

Floristic composition of rock outcrops and its relationship with the surrounding matrix of vegetation varies according to the studied region. Comparisons between outcrop and matrix showed floristic similarities in the Succulent Karoo, South Africa (Desmet and Cowling, 1999). On the other hand, the same comparisons showed floristic differences in the east coast of Australia, in the Ivory Coast, Brazil, and in east South Africa within serpentine environments (Porembski et al., 1996, 1998; Clarke, 2002; Changwe and Balkwill, 2003). In Dunbar Valley, South Africa, serpentine environments are very particular given their high nickel concentrations, and the floristic composition similarity with non-serpentine environments is very low (Changwe and Balkwill, 2003). Outcrops of New England, Australia, also showed floristic dissimilarities respect to the forest matrix they are embedded in (Clarke, 2002). Inselberg composition in the Ivory Coast differed completely from the surrounding forest in relation to the species found on them (Porembski et al., 1996), and similar results were found for saxicolous vegetation mats on inselbergs in Brazil Atlantic rainforest (Porembski et al., 1996). Whether the composition of the outcrops is particular and different from the surrounding matrix is relevant for the development of any sound conservation strategy aiming to maximize its effectiveness and protection.

In many regions of the world, the diversity of microhabitats within outcrops, with differences both in temperature and moisture to the surrounding matrix, has enabled the persistence of species beyond their main range in the face of climatic fluctuations (Hopper et al., 1997). Outcrops of deserts have been reported to function as refugia for plants that have survived in the area from periods when the continuous extensions of moister climate enabled their penetration (e.g., Danin, 1999). Outcrops of temperate regions have been suggested to house relicts of a cold-adapted flora that is retreating polewards due to climate warming (e.g., Hampe & Petit, 2005). In general, the presence of these presumably relict floras has been related to climatic oscillations during Pleistocene and Holocene times (Danin, 1999). Topographic buffers such as rock outcrops are thus important in the view of expected changes in climatic conditions, regardless of the nature of the change (Burke, 2003b). Therefore, outcrops can be very important in relation to conservation of species, populations and communities that may be affected by global climate change.

One of the main threats of the current globalized world is the invasion of alien species, and the distinctive outcrop floras can be seriously affected by them. Despite some outcrops free from invaders can be found (Meirelles et al., 1999), many studies show the presence of alien species on different types of rocky environments (e.g., Porembski et al., 1996; Wisser et al., 1996; Biedinger and Fleischmann, 2000). The lack of exotic species in some Brazilian outcrops is explained by the drought periods and harshness of outcrops, natives being the only ones adapted to such conditions (Meirelles et al., 1999). But it has been observed that plant community composition of the matrix surrounding outcrops can influence their alien flora (Wisser and Buxton, 2008). Therefore, nearby settlements, disturbance and roads can introduce aliens and affect outcrop floras. The presence of exotic species in southern Appalachian or in the Ivory Coast outcrops reflects the presence of species pre-adapted to colonize open spaces in the surroundings (Porembski et al., 1996; Wisser et al., 1996).

Even though there are many studies of the flora of tropical inselbergs and of outcrops of temperate areas of the Northern Hemisphere, fewer studies have been performed in temperate regions of the southern hemisphere. In temperate South America the floras of outcrops have not been much considered by

botanists. A few studies from Argentina describe plant diversity of outcrops (Frangi, 1975; Cabido et al., 1990; Funes and Cabido, 1995; Anchorena and Cingolani, 2002; Méndez, 2010). In the present study we aimed to analyze the role of outcrops in the maintenance or enhancement of biodiversity by studying the floristic composition of north Patagonian outcrops, and comparing them with the matrix vegetation. We also considered differences among north and south faces given that the drier, more insolated slopes or the more humid and cold ones could provide diverse habitats for species with different requirements. With this work we aimed to answer these questions: (1) Do Patagonian outcrops support a distinctive native flora that is different from the matrix vegetation in composition and life-forms? (2) How does this flora vary regionally among outcrops and locally within outcrops? (3) Is the outcrop flora different in number and composition of alien species in relation to the matrix flora? (4) Can these outcrops enable the persistence of species beyond their main range in the face of climatic fluctuations? The answers to these questions are necessary to produce relevant conservation strategies in times of global climate change.

## Methods

### Study area

We selected our study area in northwestern Patagonia, Argentina, between 41°57'21.36"–40°41'56" S and 70°33'56.5"–71°22'36" W (Fig. 1) based on previous studies in the region (Speziale et al., 2010). This area lies east of the Andes in the ecotone between two biogeographic regions: the Patagonian province of the Neotropical Region and the Subantarctic province of the Antarctic region (Cabrera, 1976). It is characterized by changes in precipitation patterns due to the rain shadow produced by the westerly winds from the Pacific on the southern Andes (Ezcurra and Brion, 2005; Speziale et al., 2010). The vegetation matrix surrounding the outcrops varies from west to east (Speziale et al., 2010). The western area includes a forest-shrubland ecotone which changes to a low xeric shrubland and finally to a dry steppe matrix towards the east (Speziale et al., 2010). Most precipitation occurs from April to September ranging from ca. 1000 mm/year to the west, in the woodland – shrubland, to less than 300 mm/year to the east, in the dry Patagonian steppe (Speziale et al., 2010; Speziale and Ezcurra, 2011).

The study area comprises different types of landscapes, mostly erosive relief over volcanites, lava plains, and landforms originated by glacio-fluvial and glacio-lacustrine deposits (Giacosa and Heredia, 2001). These differences determine a heterogeneous environment with a rich flora (Anchorena and Cingolani, 2002). Most of the studied outcrops correspond to the Huitrera formation (Late Paleocene – Medium Eocene). This formation is abundant in porphyry and andesitic lavas and basalts. Outcrops to the southwest belong to the Ñirihua formation (Late Oligocene – Medium Miocene), except for one which belongs to the Ventana formation (Oligocene). The Ñirihua formation is characterized by conglomerates, tufa, limestone, sandstone and claystone, whereas Ventana formation contains andesitic, rhyolitic and basaltic lavas and pyroclasts, as well as continental and marine claystones, sandstones and conglomerates. A few outcrops to the southeast belong to the Pilcaniyeu Pluton (Lower Jurassic). This formation is characterized by a granitic facies formed by biotitic granites. The furthest one to the southeast corresponds to Campana formation characterized by olivine basalts, whereas the one further east belongs to Estratos de Comallo, the oldest formation of the studied outcrops (Triassic – Lower Jurassic), composed by ignimbrites, andesites and basalts (Giacosa and Heredia, 2001). Even though their origins differ, most outcrops are similar in that most of them are of volcanic origin

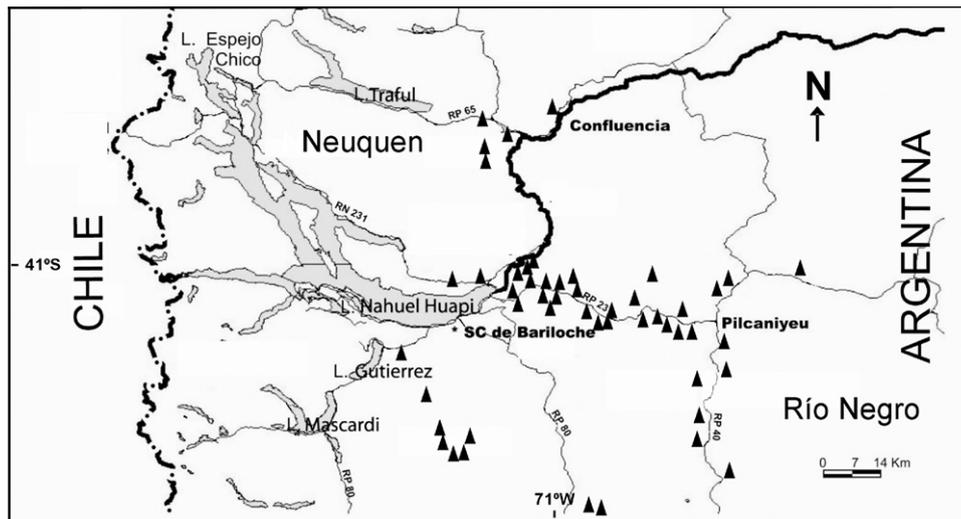


Fig. 1. Study area showing the distribution of the studied sites (▲). Each site corresponds to an outcrop and a matrix plot both located closed to each other.

and predominantly composed of porphyry and andesitic lavas and basalts.

#### Data collection

We studied the floristic composition of 50 outcrops ranging between 10 and 30 m diam. and located between 800 and 1500 m a.s.l., within a shrubland–steppe matrix (Fig. 2). All plants growing on outcrops were identified to species, and voucher herbarium specimens were collected. We used *Flora Patagónica* (Correa, 1969–1988) for identification. Nomenclature follows Zuloaga et al. (2008). Data on taxonomic status (family, genera, and species), geographic distribution (provinces of Argentina), origin (native or alien), and life forms (trees, shrubs, perennial herbs, and annuals or biennials) of all the species were taken from the same sources. Within each outcrop, we also sampled two plots 20 m<sup>2</sup> (10 m × 2 m), on their north and south faces respectively, assuming that due to different degrees of insolation they could be microclimatically different and therefore could present different floristic compositions.

To obtain information on floristic characteristics of the vegetation matrix for comparisons, we established 50 sampling plots 100 m<sup>2</sup> (10 m × 10 m), i.e., one matrix plot for each outcrop. This plot size has been shown as adequate for the determination of species richness and composition in shrubland and herbaceous vegetation (Otýpková and Chytrý, 2006). We placed each plot approximately 200 m away from the nearest rock outcrop and upslope or to the sides to avoid its influence due to runoff. We located plots in places that were representative of the local natural vegetation of shrubland–steppe, separated at least 100 m from roads, and without recent signs of fire, overgrazing, or other anthropogenic disturbances.

#### Data analyses

We recorded species presence–absence data for each outcrop and vegetation matrix plot. To analyze these data we used Detrended Correspondence Analysis (DCA; ter Braak and Smilauer, 1998). This analysis groups the outcrops and matrix plots on a factorial plane according to their floristic similarities. To relate the resulting ordination to geological formations and geographical latitude, longitude and altitude, these latter variables were included in the same analysis as supplementary. We also analyzed species data on the vegetation growing on outcrops and their floristic relations

to matrix plots, and to southern floras and high elevation floras that were obtained from other authors (Moore, 1983; Ferreyra et al., 1998) and treated as supplementary. DCAs were performed on native species given that we are looking at outcrops particularities and alien species that homogenize biotas (McKinney, 2006). Rare species (low frequency in our data set) were downweighted in all the analyses.

To examine differences in floristic composition between outcrops and matrix, each genus was assigned to its family and then sorted into seven phylogenetic groups: (1) pteridophytes, (2) gymnosperms, (3) monocots, (4) basal angiosperms, (5) basal eudicots, (6) rosids, and (7) asterids following the Angiosperm Phylogeny Website tree (Stevens, 2001) that is based on the molecular phylogenies published by APG (2009). The proportions of genera of different phylogenetic groups were compared between outcrops and matrix with G-tests. We also compared proportions of different life-forms, most species-rich families, most frequent species, and proportions of alien and native species with G-tests. We assessed differences in position within the floristic gradient between the studied habitats (rock outcrops and vegetation matrix) and distribution of species (species found on north or south faces) with Mann–Whitney U-test or Kruskal–Wallis nonparametric tests, given that our data did not conform parametric assumptions. We used ANOVAs to compare distributions of outlier species found beyond their main range on particular faces, on both faces, or in the matrix.

## Results

### Floristic characteristics of outcrop vegetation

The vascular flora of outcrops in northwestern arid Patagonia includes 189 species belonging to 117 genera in 51 families. The number of species per outcrop averages 15, and ranges between one and 33 species. Approximately 50% of the species belong to just three families. Best represented families are Poaceae (49 species), Asteraceae (35), and Rosaceae (7), followed by Caryophyllaceae and Onagraceae (5). Many plant families are rare, as 32 families are represented by just one genus and 23 families are represented by just one species. Best represented genera are *Poa* (7), *Senecio* (6), *Festuca* (6), and *Bromus*, *Jarava* and *Trisetum* (5). More than 55% of the species were found only in one sample and more than 65% in just two. Only 15 species can be considered common, being found in 30% of the samples or more. Perennial herbs are the most



**Fig. 2.** Outcrop near national route 40, south of Pilcaniyeu, Rio Negro, Argentina, within a landscape matrix of Patagonian steppe dominated by *Mulinum spinosum* shrubs and *Pappostipa speciosa* tussock grasses.

represented life-form, followed by shrubs, with few annuals or biennials (Table 1). Alien species represent 14.8% of the flora found on the outcrops, annual or biennial herbs being their most common life forms. Families with more alien species were Poaceae, Asteraceae, Caryophyllaceae, and Brassicaceae (Table 2).

**Table 1**  
General description of the outcrops and matrix floras.

	Outcrops	Matrix
<i>Taxonomy</i>		
Total species	182	179
Total genera	117	120
Total families	50	48
<i>Richest families</i>		
Poaceae	49	32
Asteraceae	37	39
Rosaceae	7	7
Fabaceae	4	9
<i>Genera with more species (# of species per genera within brackets)</i>		
	<i>Poa</i> (7)	<i>Poa</i> (8)
	<i>Senecio</i> (6)	<i>Baccharis</i> (5)
	<i>Festuca</i> (6)	<i>Senecio</i> (5)
	<i>Bromus</i> (5)	<i>Adesmia</i> (5)
<i>Life forms</i>		
Perennial herbs	102	92
Shrubs	46	42
Annual/biennial herbs	31	40
Trees	3	4
<i>Origin</i>		
Natives	155	151
Aliens	27	28
<i>Distribution of natives</i>		
Locally exclusive to outcrops (Results of this work)	70	
Endemic to Patagonian steppe (Beeskov et al., 2005)	7	7
Regional endemics (Zuloaga et al., 2008)	122	109
Endemics of Argentina (Zuloaga et al., 2008)	33	42

We found 39 genera with 69 native species exclusively on the studied outcrops when compared with the surrounding matrix (Table 3). Five species of ferns belong to this group. The most frequent of these outcrop species were *Ribes cucullatum*, *Trisetum spicatum*, *Cheilanthes glauca*, *Cystopteris fragilis* and

**Table 2**  
Alien species found only on outcrops (R) or both on outcrops and matrix plots (R–M). Alien species found only in matrix plots are not shown.

Site	Family	Species	Life-form
R	Chenopodiaceae	<i>Chenopodium album</i>	Annual or biennial herb
	Poaceae	<i>Arrhenatherum elatius</i>	Perennial herb
		<i>Holcus lanatus</i>	Annual or biennial herb
R–M	Rubiaceae	<i>Schedonorus pratensis</i>	Perennial herb
		<i>Galium aparine</i>	Annual or biennial herb
		Asteraceae	<i>Hypochaeris radicata</i>
	Asteraceae	<i>Lactuca serriola</i>	Annual or biennial herb
		<i>Taraxacum officinale</i>	Perennial herb
	Asteraceae	<i>Tripleurospermum perforatum</i>	Annual or biennial herb
		<i>Myosotis stricta</i>	Annual or biennial herb
		Brassicaceae	<i>Descurainia sophia</i>
	Caryophyllaceae	<i>Draba verna</i>	Annual or biennial herb
		<i>Cerastium arvense</i>	Perennial herb
		<i>Cerastium glomeratum</i>	Annual or biennial herb
	Geraniaceae	<i>Holosteum umbellatum</i>	Annual or biennial herb
		<i>Erodium cicutarium</i>	Annual or biennial herb
	Onagraceae	<i>Epilobium brachycarpum</i>	Annual or biennial herb
		<i>Plantago lanceolata</i>	Perennial herb
Poaceae		<i>Apera interrupta</i>	Annual or biennial herb
		<i>Bromus tectorum</i>	Annual or biennial herb
<i>Holcus lanatus</i>		Annual or biennial herb	
<i>Hordeum murinum</i>		Annual or biennial herb	
<i>Poa pratensis</i>		Perennial herb	
<i>Vulpia bromoides</i>		Annual or biennial herb	
<i>Vulpia myuros</i>		Annual or biennial herb	
Polygonaceae		<i>Rumex acetosella</i>	Perennial herb
Portulacaceae	<i>Claytonia perfoliata</i>	Annual or biennial herb	
Scrophulariaceae	<i>Verbascum thapsus</i>	Annual or biennial herb	

**Table 3**

Native species only found on outcrops but not in the matrix plots. N–S indicates if the species was only found on north (N) or south (S) faces, or in both north and south faces (N–S), either from the same outcrop or in different ones. Argentina: distribution within Argentinian provinces: Buenos Aires (BSA), Catamarca (CTM), Chubut (CHU), Córdoba (COR), Corrientes (CRT), Formosa (FMS), Entre Ríos (ETR), Jujuy (JJY), La Pampa (LPM), La Rioja (LRJ), Mendoza (MDZ), Neuquén (NQN), Río Negro (RNG), Salta (SLT), Santa Cruz (STC), San Juan (SJM), San Luis (SLS), Tierra del Fuego (TRF), Distrito Federal (DF). Chile: distribution within Chilean regions. Freq: number of outcrops where the species was recorded.

Face	Family	Species	Life form	Argentina	Chile	Freq	
S	Apocynaceae	<i>Diplolepis descolei</i>	Perennial herb	CHU, NQN, RNG		1	
	Asteraceae	<i>Chilotrichum diffusum</i>	Shrub	CHU, MDZ, NQN, RNG, STC, TRF	VIII–XII	1	
		<i>Hieracium glaucifolium</i>	Perennial herb	CHU, NQN, RNG, STC	VII–X	1	
		<i>Leucheria millefolium</i>	Perennial herb	CHU, NQN, RNG, STC	VII–XII	1	
		<i>Nassauvia juniperina</i>	Perennial herb	CHU, STC <sup>a</sup>		1	
		<i>Perezia fonkii</i>	Perennial herb	NQN, RNG	IX–X	1	
		<i>Senecio gnidioides</i>	Shrub	NQN, RNG	VIII–XII	1	
		<i>Senecio pachyphyllos</i>	Shrub	MDZ, NQN, RNG	VI–IX	2	
	Boraginaceae	<i>Phacelia nana</i>	Annual herb	CHU, JJY, LRJ, MDZ, SLT, TCM	I–II	1	
	Brassicaceae	<i>Noccaea magellanica</i>	Perennial herb	CHU, MDZ, NQN, RNG, STC, SJN, TRF	V–XII	1	
	Caryophyllaceae	<i>Colobanthus lycopodioides</i>	SubShrub	CHU, MDZ, NQN, RNG, STC, SJN, TRF	XII	2	
		<i>Spergula depauperata</i>	Perennial herb	MDZ, NQN, RNG, SJN	V–X	2	
	Loasaceae	<i>Blumenbachia silvestris</i>	Perennial herb	CHU, MDZ, NQN, RNG	V–IX	1	
	Onagraceae	<i>Epilobium nivale</i>	Perennial herb	CHU, MDZ, NQN, RNG, STC	IV–XII	1	
	Poaceae	<i>Bromus pellitus</i>	Perennial herb	STC, TRF <sup>a</sup>	XII	1	
		<i>Bromus tunicatus</i>	Perennial herb	CHU, MDZ, NQN, RNG, STC	IV–XII	1	
		<i>Festuca magellanica</i>	Perennial herb	CTM, CHU, COR, LRJ, MDZ, NQN, RNG, STC, TRF	IV–XII	1	
			<i>Festuca thermanum</i>	Perennial herb	CHU, NQN, TRF <sup>a</sup>	VII–XII	1
			<i>Jarava sorianoii</i>	Perennial herb	CHU, STC <sup>a</sup>		1
			<i>Poa secunda</i>	Perennial herb	CHU, NQN, RNG, STC	V–VI, XII	1
			<i>Poa spiciformis</i>	Perennial herb	CHU, STC, TRF <sup>a</sup>	XII	1
			<i>Rytidosperma lechleri</i>	Perennial herb	CHU, MDZ, NQN, RNG	IV–XII	1
			<i>Trisetum flavescens</i>	Perennial herb	NQN, RNG	XII	1
			<i>Adiantum chilense</i>	Perennial herb	BSA, CTM, CHU, COR, LPM, LRJ, MDZ, NQN, RNG, STC, SJN, SNL	I–XII	2
		Saxifragaceae	<i>Saxifraga magellanica</i>	Perennial herb	CHU, COR, JJY, NQN, RNG, STC, SNL, TRF	VII–XII	2
		Verbenaceae	<i>Junellia seriphioides</i>	Shrub	CTM, CHU, JJY, LPM, LRJ, MDZ, NQN, RNG, SLT, SJN, SNL	II	1
		N	Asteraceae	<i>Baccharis patagonica</i>	Shrub	CHU, NQN, RNG, STC, TRF	VII–XII
	<i>Conyza aff. magnimontana</i>			Perennial herb	RNG		1
	<i>Gamochaeta neuquensis</i>			Perennial herb	NQN, RNG	XII	3
	<i>Gamochaeta nivalis</i>			Perennial herb	CHU, MDZ, NQN, RNG, TRF	VII–X	1
	Escalloniaceae		<i>Escallonia rosea</i>	Shrub	CHU <sup>a</sup>	VII–XII	1
			<i>Escallonia rubra</i>	Shrub	CHU, NQN, RNG, STC	VI–X	1
	Euphorbiaceae		<i>Stillingia patagonica</i>	Shrub	CHU, MDZ, NQN, RNG, STC		1
Fabaceae	<i>Astragalus cruckshanksii</i>		Perennial herb	CHU, MDZ, NQN, RNG, STC, SJN	III–VII	1	
Onagraceae	<i>Clarkia tenella</i>		Annual herb	CHU, NQN, RNG	IV–X	1	
	<i>Oenothera odorata</i>		Annual herb	BSA, CHU, COR, LPM, MDZ, NQN, RNG, STC, SJN	XI–XII	1	
Poaceae	<i>Agrostis vidalii</i>		Perennial herb	CHU, NQN, RNG	X–XI	2	
	<i>Chascolytrum subaristatum</i>		Perennial herb	BSA, CTM, CHC, CHU, COR, CRT, ETR, JJY, LPM, MSN, NQN, RNG	IV–X	2	
			<i>Festuca scabriuscula</i>	Perennial herb	NQN, RNG	VIII–X	1
			<i>Poa subenervis</i>	Perennial herb	MDZ, STC, SJN	XII	1
			<i>Podagrostis sesquiflora</i>	Perennial herb	MDZ, RNG	VII–X	1
			<i>Trisetum barbinodes</i>	Perennial herb	MDZ, NQN, RNG	VII–IX	1
			<i>Vulpia antucensis</i>	Annual herb	BSA, CHU, LPM, MDZ, NQN, RNG, STC	II–XII	2
	Rhamnaceae		<i>Discaria chacaye</i>	Shrub	CHU, NQN, RNG, STC, TRF	V, IX–XII	1
Rosaceae	<i>Potentilla chiloensis</i>		Perennial herb	NQN	VI–XI	1	
Solanaceae	<i>Pantachanta ameghinoides</i>		Shrub	CHU, MDZ, NQN, RNG		1	
N–S	Asteraceae		<i>Conyza larrainiana</i>	Shrub	CHU, MDZ, NQN, RNG, SCR	X–XII	3
		<i>Gamochaeta polybotrya</i>	Perennial herb	CHU, MDZ, NQN, RNG, SCR, TRF	VIII	2	
		<i>Perezia calophylla</i>	Perennial herb	NQN, RNG	X	2	
		<i>Senecio tricuspidatus</i>	Shrub	CHU, SCR, TRF <sup>a</sup>	XI–XII	1	
	Buddlejaceae	<i>Buddleja araucana</i>	Shrub	MDZ, NQN, RNG	III–VIII	2	
	Cactaceae	<i>Austrocactus patagonicus</i>	Shrub	LPM, MDZ, NQN, RNG, SCR	IX–XI	3	
	Dryopteridaceae	<i>Cystopteris fragilis</i>	Perennial herb	CTM, CHU, COR, JJY, MDZ, NQN, RNG, SLT, SCR, SJN, SNL, TRF	VII, XII	8	
		<i>Polystichum chilense</i>	Perennial herb	CHU, NQN, RNG, SCR, TRF	X–XII	3	
		<i>Polystichum plicatum</i>	Perennial herb	BSA, CHU, COR, MDZ, NQN, RNG, SCR, TRF	IV–XII	1	
	Ericaceae	<i>Gaultheria mucronata</i>	Shrub	CHU, NQN, RNG, SCR, TRF	IV, VI, VIII–XII	1	
	Grossulariaceae	<i>Ribes cucullatum</i>	Shrub	CHU, MDZ, NQN, RNG, SCR, TRF	V–XII	5	
	Nothofagaceae	<i>Nothofagus pumilio</i>	Tree	CHU, NQN, RNG, SCR, TRF	VII–XII	2	
	Plumbaginaceae	<i>Armeria maritima</i>	Perennial herb	CHU, COR, MDZ, NQN, RNG, SCR, TRF	IV–XII	3	
	Poaceae	<i>Agrostis inconspicua</i>	Perennial herb	CTM, CHU, JJY, LRJ, NQN, RNG, SCR, TRF, TCM	V–XII	11	

Table 3 (Continued)

Face	Family	Species	Life form	Argentina	Chile	Freq
		<i>Jarava neaei</i>	Perennial herb	BSA, CTM, CHU, LPM, MDZ, NQN, RNG, SCR, SJN	IV–VII, XI	3
		<i>Nassella filiculmis</i>	Perennial herb	BSA, CHU, COR, CRT, ETR, LPM, MDZ, MSN, NQN, RNG, STF, SNL	VIII–X	2
		<i>Jarava ibarii</i>	Perennial herb	CHU, MDZ, NQN, SCR	XII	2
		<i>Rytidosperma virescens</i>	Perennial herb	CHU, MDZ, NQN, RNG, SCR, TRF	IV–XII	2
		<i>Trisetum preslei</i>	Perennial herb	CHU, MDZ, NQN, RNG, SJN	IV–XII	3
		<i>Trisetum spicatum</i>	Perennial herb	CHU, COR, NQN, RNG, SCR, TRF	V–XII	5
	Pteridaceae	<i>Cheilanthes glauca</i>	Perennial herb	CHU, MDZ, NQN, RNG, SCR	IV–XI	6
	Valerianaceae	<i>Valeriana carnosa</i>	Perennial herb	CHU, MDZ, NQN, RNG, SCR, TRF	VI–XII	2

<sup>a</sup> Current distribution record is further south of the study area.

*Agrostis inconspicua* (Table 3). Twenty were only found on north faces and 26 were only found on south faces. Of the species found only in southern walls, 64% reach cold southern regions such as Tierra del Fuego (Moore, 1983; Zuloaga et al., 2008), whereas only 35% of the species found only in northern faces extend to these cold situations as well.

**Floristic relationships among outcrops**

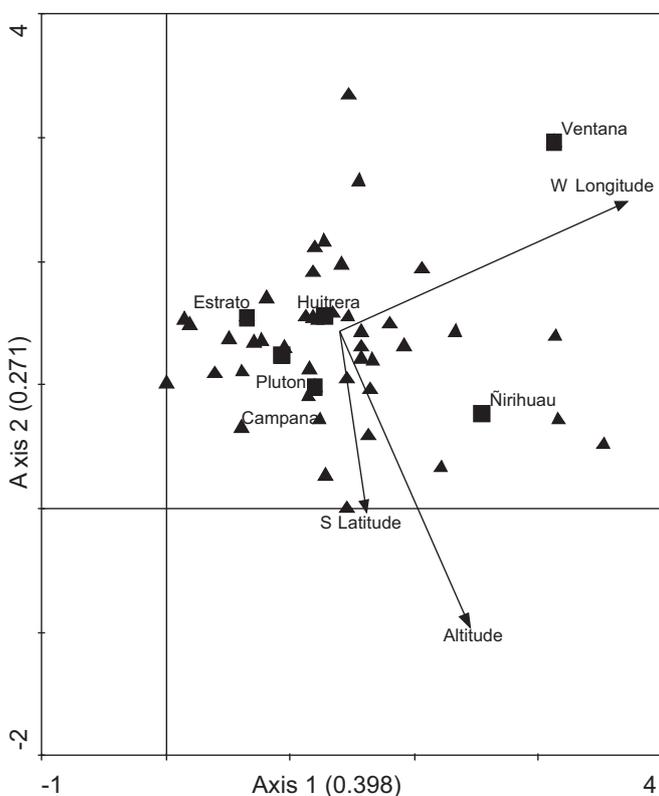
Results of DCA showed that the ordination of outcrops according to the floristic composition of their native plants followed mostly altitudinal, latitudinal and longitudinal gradients (Fig. 3). In the study area, these geographic gradients are related to temperature and precipitation, with the wetter western sites in the upper right and the coldest southern and higher elevation sites

in the lower right of the diagram, but also to geology, according to distance to the Andes. The different geological formations are related to floristic composition, especially the occurrences at the Ñirihuau and Ventana formations are located to the right of the diagram (Fig. 1). Therefore the flora of the outcrops shows important changes following these gradients that are related to both climate and substrate. Species that contribute mostly to axis 1 are (number of occurrence in brackets) *Chiliotrichum diffusum* (1), *Nothofagus pumilio* (2), *Bromus pellitus* (1), *Oxalis adenophylla* (2), towards the positive end, and *Blechnum microphylla* (1), *Polemonium micranthum* (2) and *Blumenbachia silvestris* (1) to the negative one. Axis 2 is contributed mostly by *Diplolepis descolei* (1), *Epilobium nivale* (1), *Festuca magellanica* (1), *Imperata condensata* (1) towards the positive end, and *Perezia calophylla* (2), *Rytidosperma virescens* (2), and *Montiopsis polycarpoides* (1) to the negative one. Even though rare species with one or two only occurrences may be considered as having too much influence in ordinations, we must bear in mind that they were downweighted during the analysis, and that they are important because they represent outcrop singularities.

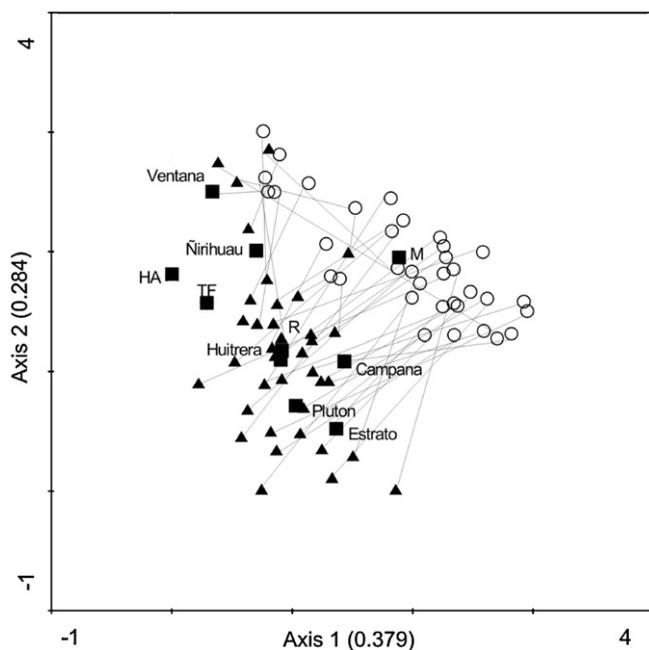
**Floristic relationships between outcrops and matrix vegetation**

When studying the flora of the outcrops in relation to the vegetation of the matrix plots (Table 1) we found no significant differences in numbers of species, genera and families ( $G\ test = 0.05, p = 0.97, df: 2$ ), or percentage of alien species ( $G\ test = 0.02, p = 0.86, df: 1$ ). Alien species represent 15.64% of the matrix flora, being mainly annual or biennial herbs. The overall comparison of life-forms growing in each environment was not different ( $G\ test = 2.55, p = 0.47, df: 3$ ), nor the proportions of genera belonging to different phylogenetic groups ( $G\ test = 10.6, p = 0.06, df: 5$ ).

DCA ordination showed that the flora of every rock outcrop was separated from that of its corresponding matrix plot (Fig. 4). Two groups were formed, the rock outcrops to the lower left and the matrix plots to the upper right of the diagram. Outcrops with negative values of Axis 2 were farther away from their matrix relatives than those with positive values. The outcrops showing a higher similarity to their corresponding matrix plots are those of Ventana and Ñirihuau formations that are found to the west of the study area. The coordinates of the outcrops on Axis 1 of the floristic ordination were significantly different from the coordinates of the matrix plots (Mann–Whitney U test =  $-7.05; p \leq 0.001$ ). The supplementary inclusion in this analysis of a “High Andean site” (with species that reach high elevations, i.e. above 1700 m, Ferreyra et al., 1998) and a “Tierra del Fuego site” (with species that reach southernmost latitudes, i.e. higher than 50°S, Moore, 1983) results in that outcrops fall near these plots because they have several cold-adapted species that are also present in High Andean sites and in Tierra del Fuego.



**Fig. 3.** DCA ordination of outcrops according to their native floristic composition. Geographical variables latitude, longitude and altitude as well as geological formation of the outcrops are treated as supplementary and projected as black squares on to the ordination. Total inertia = 4.84. Cumulative percentage variance of species data = 13.9% for the first two axes. Axes eigenvalues are given within brackets.



**Fig. 4.** DCA ordination of outcrops and matrix plots according to their native floristic composition. Nominal variables Tierra del Fuego (TF), high-Andean (HA), rock outcrop (R) or matrix (M) are treated as supplementary and projected on to the ordination. Total inertia = 5.087. Cumulative percentage variance of species data = 12.5% for the first two axes. Axes eigenvalues are given within brackets.

### Species beyond their main range

There is a high proportion of taxa which are outliers respective to their main range of distribution in the region (Table 3). Twenty six species found on outcrops were found beyond their recorded distribution according to Zuloaga et al. (2008), seven of which are aliens and twelve of the natives ones live exclusively on outcrops. Some species are widely distributed within Argentina, whereas others can be found in several provinces either to the north or south of the country. Considering the distribution of these main-range outlier species, we found that those found only on outcrops are less widely distributed than species that we found both on the outcrops and in the matrix plots (ANOVA  $F_{(1,19)}: 19.02$ ;  $p \leq 0.001$ ). In general, outlier species found only on outcrops correspond to southern taxa and are mainly found on south faces (Table 3).

### Discussion

Results of this work show that the flora of the north Patagonian outcrops is rich and diverse, and that floristic composition variation follows mostly altitudinal, latitudinal and longitudinal gradients. In this area, these geographic gradients are related to steep regional gradients in temperature and precipitation that are important determinants of vegetation structure and composition of other plant communities (e.g., Ferreyra et al., 1998; Speziale et al., 2010). Nevertheless, rock-types determined by geological formations also appear to contribute to differences among outcrop floras. Outcrops that act as reservoirs of rare or specialist species have been reported on special substrates such as limestone outcrops of South Africa, and on granite-gneiss and ironstone inselbergs in Brazil (Meirelles et al., 1999; Changwe and Balkwill, 2003; Jacobi et al., 2007).

Life form spectra reflect the environmental conditions in which the species grow (Raunkjær, 1934). Despite therophytes and short-lived perennials were proposed as indicators of the harsh edaphic and climatic factors in outcrops of Africa (Porembski et al., 1996) and North America (Phillips, 1982), we found long-lived perennials as dominants in Patagonian outcrops. This is also the case of granite-gneiss outcrops in Brazil, where perennial monocots were preponderant (Meirelles et al., 1999). In our study, Poaceae was the family with more species followed by Asteraceae elements. Both families arose or increased in Patagonia during the late Miocene–early Pliocene when aridization and cooling established and dominated since the late glacial period; thus, they are representatives of harsh environments (Whitlock et al., 2006; Barreda and Palazzesi, 2007).

Patagonian outcrops show an important presence of exotic species (14.8%), and most of them also occur in the matrix. The drought and harshness of outcrops was proposed as determining the absence of alien species in the outcrop flora (Meirelles et al., 1999). Nevertheless, exotic species are found on outcrops and the percentage of non-natives varies widely from 3% in Southern Appalachian outcrops, through 29% in small-sized inselbergs of West Africa, to 46% in granitic outcrops of the Seychelles (Wiser, 1994; Porembski et al., 1996; Biedinger and Fleischmann, 2000). Weeds are especially pre-adapted for colonizing the sometimes, due to environmental fluctuations, short-term available favourable habitats on rocks (Porembski et al., 1996; Sarthou et al., 2009). Our results indicate a similar proportion of few short-lived and of abundant perennial species in the matrix and on the outcrops for native species, but the opposite proportion of these life-forms for aliens. On the outcrops we found very few perennial aliens, among which are *Rumex acetosella* and *Taraxacum officinale* that were already found on outcrops of the Southern Appalachian mountains (Wiser et al., 1996). The low proportion of annuals in native vegetation has already been shown for other southern floras as the result of “empty” niches (e.g. New Zealand: Wardle, 1991; Chile: Arroyo et al., 2000; Argentina: Speziale and Ezcurra, 2011). The influence of open niches on the invasion process on outcrops remains to be studied. Invasions could especially affect many outcrop species, that are very important to conserve for reasons of being at the limit of their distributions (Hampe and Petit, 2005). In northern Patagonia introduced exotic species have much modified natural environments, especially in species-rich areas near human settlements (Speziale and Ezcurra, 2011). Previous results support the prediction that, as the surrounding matrix becomes more modified, invasion by exotics will make outcrop vegetation less distinct from its matrix (Wiser and Buxton, 2008). Testing these ideas is vital for understanding the importance of outcrops in relation to regional biodiversity and to ensure that their integrity is maintained (Wiser and Buxton, 2009).

Our data revealed that although the floras of outcrops from northern Patagonia share similar dominant families and proportions of different phylogenetic groups with the adjacent matrix, they host a particular assemblage of native species with a large portion (36.5%) absent from the matrix. Despite this distinctiveness, we found that in the native flora strict endemic species of outcrops were low. The proportion of endemic species on outcrops varies greatly around the world. It is high for outcrops in unglaciated USA (Baskin and Baskin, 1988). It is low on inselbergs in Atlantic Central Africa, limestone outcrops of South Africa (2%), or completely absent in inselbergs of the Ivory Coast in West Africa and of South Africa (Porembski et al., 1996; Burke et al., 1998; Changwe and Balkwill, 2003; Mignaut et al., 2010). Explanations for the low levels of endemism of some outcrop floras focus on the extinction of local endemics or on the impossibility to evolve new endemic species. High extinction rates are favoured by the harsh environment of outcrops, or by a combination of reduced area and high

isolation (Porembski et al., 1996; Burke et al., 1998). Low isolation or lack of time to evolve, and a climate dominated by strong winds transporting propagules or pollen can prevent as well the evolution of endemics (Porembski et al., 1996; Burke et al., 1998). The low proportion of endemics (3.9%) we found in our study, in an area of strong winds which was in part glaciated until 14,000 years ago (Markgraf, 1991) could indicate a lack of evolution of endemic species related to the climatic harshness and the recent availability of the outcrop environment.

Despite the low number of endemic elements, the singularity of the outcrop flora is given in part by exclusive species that are outliers from their main, generally more southern distribution. Part of these new records could reflect lack of botanical collections in some areas, or could also be a bias of floristic studies towards particular taxonomic groups; yet Patagonia is one of the floristically best collected and known regions of southern South America (Correa, 1969–1988). Hence, the new records could also imply expansions or reductions of distributions due to climate changes. The dynamics of distributions subject to external fluctuations produced by past climate change can impact on the vegetation patterns observed today. Therefore, although present vegetation of Patagonia is greatly associated with current environmental conditions, variations may be better viewed as the resultant of interactions between modern climate and historical events (Ferreyra et al., 1998).

It is very likely that these outlier species relative to the main distribution range, which are present in southern faces of the outcrops, were dominant during former periods with different climatic conditions. Paleoenvironmental information from the southern Andes for full glacial times (approx. 14,000 years B.P.) suggest temperatures 4 °C cooler than present and lowering the vegetation belts of more than 600 m, higher effective moisture, and greater windiness (Markgraf, 1991). These conditions probably greatly expanded the area available for species that are now representatives of communities of cold humid sites. During postglacial times climatic change produced warmer and more xeric conditions, especially after 8000 years B.P. (Markgraf, 1991), which resulted in an increase of the area available for species of warm and dry communities. These Holocene changes could have reduced the availability of habitats for cold-adapted species (Ferreyra et al., 1998), even though during the last 5000 years BP some intervals of relative low temperature and higher precipitation have also been reported (Rabassa and Clapperton, 1990).

The main recorded distribution of many of the outlier species we found on outcrops is more to the southern and cooler areas of the continent. It is possible that with the warmer and drier climate trend that started after the end of the last glacial period, most cold-adapted (microthermic) species present in northern Patagonia retreated upwards to High Andean mountain tops or southwards to higher latitudes from their northern periglacial or glacial distributions. But some may have been able to survive in abiotic refuge sites, such as the cold southern walls of rock outcrops. This could explain the presence in extra-Andean Patagonia of several more southern species that we found isolated from their main distribution range. The species assemblages of southern walls of Patagonian outcrops may therefore represent relicts of a paleo-flora, as has been suggested similarly for outcrop floras of other regions of the world (e.g. Danin, 1999; Porembski and Barthlott, 2000; Anthelme et al., 2008; Catling, 2009).

In summary, outcrops of Patagonia house a locally diverse and regionally varied flora that is distinct from the vegetation matrix due to a series of exclusive species. Several of these species are important in that they are representatives of a cold-adapted flora that is especially prone to extinction due to climate warming. Exotic species related to disturbed surroundings are a considerable threat to these outcrop floras, and their presence and abundance should be further monitored.

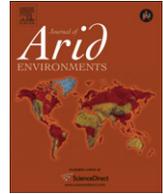
## Acknowledgements

We thank the Administración de Parques Nacionales (APN) of Argentina for allowing us to work in their parks and reserves, and D. Marty, R. Shanahan, and J. Jones for authorization to work in private land. We thank two anonymous reviewers for their comments that improved our manuscript, A.I. Bugioloichi, M.L. Suarez, M. Ferreyra, F. Barbar, H., C., and S. Lambertucci for their assistance during fieldwork, and S. Lambertucci for important discussions in relation to the project. This work was partially supported by funding from ANPCYT-FONCYT Argentina to projects PICT 11826 and 38148 BID 1728 OC/AR. CE is scientific research member of the Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) of Argentina.

## References

- Anchorena, J., Cingolani, A.M., 2002. Identifying habitat types in a disturbed area of the forest-steppe ecotone of Patagonia. *Plant Ecol.* 158, 97–112.
- Anthelme, F., Waziri Mato, M., Maley, J., 2008. Elevation and local refuges ensure persistence of mountain specific vegetation in the Nigerien Sahara. *J. Arid Environ.* 72, 2232–2242.
- Angiosperm Phylogeny Group III, 2009. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* 161, 105–121.
- Arroyo, M.T.K., Marticorena, C., Matthei, O., Cavieres, L., 2000. Plant invasions in Chile: present patterns and future predictions. In: Mooney, H.A., Hobbs, R. (Eds.), *Invasive Species in a Changing World*. Island Press, Washington, DC, pp. 385–421.
- Barreda, V., Palazzesi, L., 2007. Patagonian vegetation turnover during the Paleogene–early Neogene: origin of arid-adapted floras. *Bot. Rev.* 73, 31–50.
- Barthlott, W., Gröger, A., Porembski, S., 1993. Some remarks in the vegetation of tropical inselbergs: diversity and ecological differentiation. *Biogeographica* 69, 105–124.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 1988. Endemism in rock outcrop plant communities of unglaciated eastern United States: an evaluation of the roles of the edaphic, genetic and light factors. *J. Biogeogr.* 15, 829–840.
- Beeskow, A.M., Monsalve, M.A., Duro, A., 2005. Identification of sites with higher levels of diversity in endemic vascular flora from Argentinean Patagonia. *Anales Inst. Patagonia (Chile)* 30, 5–20.
- Biedinger, N., Fleischmann, K., 2000. Seychelles. In: Porembski, S., Barthlott, W. (Eds.), *Inselbergs: Biotic Diversity of Isolated Rock Outcrops in Tropical and Temperate Regions*. *Ecol. Stud.*, 146. Springer, Berlin, pp. 277–290.
- Burbank, M.P., Platt, R.B., 1964. Granite outcrop communities of the piedmont plateau in Georgia. *Ecology* 45, 292–306.
- Burke, A., 2002. Island–matrix relationships in Nama Karoo inselberg landscapes. I. Do inselbergs provide a refuge for matrix species? *Plant Ecol.* 160, 79–90.
- Burke, A., 2003a. How special are Etendeka mesas? Flora and elevation gradients in an arid landscape in north-west Namibia. *J. Arid Environ.* 55, 747–764.
- Burke, A., 2003b. Inselbergs in a changing world – global trends. *Divers. Distrib.* 9, 375–383.
- Burke, A., Jürgens, N., Seel, M.K., 1998. Floristic affinities of an inselberg archipelago in the southern namib desert – relict of the past, centre of endemism or nothing special? *J. Biogeogr.* 25, 311–317.
- Cabido, M., Acosta, A., Diaz, S., 1990. The vascular flora and vegetation of granitic outcrops in the upper Córdoba mountains Argentina. *Phytocoenologia* 19, 267–281.
- Cabrera, A.L., 1976. *Regiones Fitogeográficas Argentinas*. ACME, Buenos Aires, Argentina.
- Catling, P.M., 2009. Composition, phytogeography, and relict status of the vascular flora of alvars and cliff tops southwest of Great Slave Lake, Northwest Territories, Canada. *Rhodora* 111, 189–208.
- Clarke, P.J., 2002. Habitat islands in fire-prone vegetation: do landscape features influence community composition? *J. Biogeogr.* 29, 677–684.
- Correa, M.N., 1969–1988. *Flora Patagonica*. INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Changwe, K., Balkwill, K., 2003. Floristics of the Dunbar Valley serpentine site, Songimvelo Game Reserve, South Africa. *Bot. J. Linn. Soc.* 143, 271–285.
- Danin, A., 1999. Desert rocks as plant refugia in the Near East. *Bot. Rev.* 65, 93–170.
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin III, F.S., Tilman, D., 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol.* 4 (8), e277.
- Desmet, P.G., Cowling, R.M., 1999. Biodiversity, habitat and range-size aspects of a flora from a winter-rainfall desert in north-western Namaqualand, South Africa. *Plant Ecol.* 142, 23–33.
- Escudero, A., Pajarón, S., 1996. La vegetación rupícola del Moncayo silíceo, una aproximación basada en un Análisis Canónico de Correspondencias. *Lazararo* 16, 105–132.
- Ezcurra, C., Brion, C., 2005. *Plantas del Nahuel Huapi, catálogo de la flora vascular del Parque Nacional Nahuel Huapi*. Argentina. Universidad Nacional del Comahue y Red Latinoamericana de Botánica, San Carlos de Bariloche, Argentina.
- Ferreyra, M., Cingolani, A.M., Ezcurra, C., Brand, D., 1998. High-Andean vegetation and environmental gradients in northwestern Patagonia, Argentina. *J. Veget. Sci.* 9, 307–316.

- Frangi, J., 1975. Sinopsis de las comunidades vegetales y el medio de las Sierras de Tandil (Provincia de Buenos Aires). *Bol. Sociedad Argentina Botán.* 16, 293–319.
- Funes, G., Cabido, M., 1995. Variabilidad local y regional de la vegetación rupícola de las Sierras Grandes de Córdoba, Argentina. *Kurtziana* 24, 173–188.
- Giacosa, R., Heredia, N., 2001. Hoja geológica 4172-IV San Carlos de Bariloche. Instituto de Geología y Recursos Minerales. Servicio Geológico Minero, Buenos Aires.
- Gröger, A., Barthlott, W., 1996. Biogeography and diversity of the inselberg (Laja) vegetation of southern Venezuela. *Biodive. Lett.* 3, 165–179.
- Hampe, A., Petit, R.J., 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecol. Lett.* 8, 461–467.
- Hopper, S.D., Brown, A.P., Marchant, N.G., 1997. Plants of Western Australian granite outcrops. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 80, 141–158.
- Houle, G., Phillips, D.L., 1989. Seed availability and biotic interactions in granite outcrop plant communities. *Ecology* 70, 1307–1316.
- Jacobi, C.M., do Carmo, F.F., Vincent, R.C., Stehmann, J.R., 2007. Plant communities on ironstone outcrops: a diverse and endangered Brazilian ecosystem. *Biodiv. Conserv.* 16, 2185–2200.
- MacArthur, R.H., 1972. *Geographical Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Markgraf, V., 1991. Late Pleistocene environmental and climatic evolution in southern South America. *Bamberger Geogr. Schr.* 11, 271–281.
- McKinney, M.L., 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenizations. *Biol. Conserv.* 127, 247–260.
- Meirelles, S.T., Pivello, V.R., Joly, C.A., 1999. The vegetation of granite rock outcrops in Rio de Janeiro, Brazil, and the need for its protection. *Environ. Conserv.* 26, 10–20.
- Méndez, E., 2010. La vegetación saxícola y de taludes del flanco oriental del Cordón del Plata (Luján de Cuyo, Mendoza, Argentina). *Bol. Sociedad Argentina Botán.* 45, 119–147.
- Mignaut, T., Senterre, B., Müller, J.V., Lejoly, J., Parmentier, I., 2010. Shrubby and forest fringe communities of the inselberg-rainforest ecotone in Atlantic Central Africa. *Plant Ecol. Evol.* 143, 128–137.
- Milchunas, D.G., Noy-Meir, I., 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos* 99, 113–130.
- Moore, D.M., 1983. *Flora of Tierra del Fuego*. Anthony Nelson, London, UK, and Missouri Botanical Garden Press, Saint Louis, Missouri.
- Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H., Woodfin, R.M., 1994. Declining biodiversity can affect the functioning of ecosystems. *Nature* 368, 734–737.
- Otápková, Z., Chytrý, M., 2006. Effects of plot size on the ordination of vegetation samples. *J. Veget. Sci.* 17, 465–472.
- Phillips, D.L., 1982. Life-forms of granite outcrop plants. *Amer. Midland Natural* 107, 206–208.
- Porembski, S., Barthlott, W., 2000. Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of diversity for desiccation-tolerant vascular plants. *Plant Ecol.* 151, 19–28.
- Porembski, S., Szarzynski, J.-P.M., Barthlott, W., 1996. Biodiversity and vegetation of small-sized inselbergs in a West African rain forest (Taï, Ivory Coast). *J. Biogeogr.* 23, 47–55.
- Porembski, S., Martinelli, G., Ohlemüller, R., Barthlott, W., 1998. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. *Divers. Distrib.* 4, 107–119.
- Rabassa, J., Clapperton, C.M., 1990. Quaternary glaciations of the southern Andes. *Quatern. Sci. Rev.* 9, 153–174.
- Raunkiaer, C.C., 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Sarthou, C., Kounda-Kiki, C., Vaçulik, A., Mora, P., Ponge, J.-F., 2009. Successional patterns on tropical inselbergs: a case study on the Nouragues inselberg (French Guiana). *Flora* 204, 396–407.
- Sarthou, C., Larpin, D., Fonty, É., Pavoiné, S., Ponge, J.-F., 2010. Stability of plant communities along a tropical inselberg ecotone in French Guiana (South America). *Flora* 205, 682–694.
- Speziale, K.L., Ezcurra, C., 2011. Patterns of alien plant invasions in northwestern Patagonia, Argentina. *J. Arid Environ.* 75, 890–897.
- Speziale, K.L., Ruggiero, A., Ezcurra, C., 2010. Plant species richness–environment relationships across the Subantarctic–Patagonian transition zone. *J. Biogeogr.* 37, 449–464.
- Stevens, P.F., 2001 onwards. *Angiosperm Phylogeny Website*. Version 9, June 2008 (and more or less continuously updated since).
- ter Braak, C.J.F., Smilauer, P., 1998. *CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination*. Microcomputer Power, New York.
- Walters, T.W., Wyatt, R., 1982. The vascular flora of granite outcrops in the Central mineral Region of Texas. *Bull. Torrey Bot. Club* 109, 344–364.
- Wardle, P., 1991. *Vegetation of New Zealand*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Whitlock, C., Bianchi, M.M., Bartlein, P.J., Markgraf, V., Marlon, J., Walsh, M., McCoy, N., 2006. Postglacial vegetation, climate, and fire history along the east side of the Andes (lat 41–42.5), Argentina. *Quatern. Res.* 66, 187–201.
- Williamson, S.D., Robinson, E.R., Balkwill, K., 1997. Evolution of two endemic serpentine taxa in Mpumalanga. *African J. Bot.* 63, 507–513.
- Wiser, S.K., 1994. High-elevation cliffs and outcrops of the Southern Appalachians: vascular plants and biogeography. *Castanea* 59, 85–116.
- Wiser, S.K., Buxton, R.P., 2008. Context matters: matrix vegetation influences native and exotic species composition on habitat islands. *Ecology* 89, 380–391.
- Wiser, S.K., Buxton, R.P., 2009. Montane outcrop vegetation of Banks Peninsula, South Island, New Zealand. *NZ. J. Ecol.* 33, 164–176.
- Wiser, S.K., Peet, R.K., White, P.S., 1996. High-elevation rock outcrop vegetation of the Southern Appalachian Mountains. *J. Veget. Sci.* 7, 703–722.
- Wyatt, R., Fowler, N., 1977. The vascular flora and vegetation of the north Carolina granite outcrops. *Bull. Torrey Bot. Club* 104, 245–253.
- Zuloaga, F.O., Morrone, O., Belgrano, M.J. (Eds.), 2008. *Catálogo de plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay)*. Missouri Botanical Garden Press, Saint Louis, Missouri.



## Patterns of alien plant invasions in northwestern Patagonia, Argentina

K.L. Speziale<sup>a,\*</sup>, C. Ezcurra<sup>a,b</sup>

<sup>a</sup> Laboratorio Ecotono, INIBIOMA, CONICET – Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400 Bariloche, Río Negro, Argentina

<sup>b</sup> Departamento de Botánica, INIBIOMA, CONICET – Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400 Bariloche, Río Negro, Argentina

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 23 June 2010

Received in revised form

15 November 2010

Accepted 7 April 2011

Available online 8 June 2011

#### Keywords:

Exotic species

Life-forms

Natural reserves

Precipitation gradient

Protected areas

Urban settlements

### ABSTRACT

Invasive plant species are a growing concern in many regions of the world, yet little information is available on the effects of habitat type and distance to urban settlements on the ability of alien plants to become established. We studied plant communities from the arid steppes to the Andean forest within two national parks and surroundings, in northwestern Patagonia, Argentina. Alien and native vascular plant species were sampled using  $90 \times 100 \text{ m}^2$  plots and analyzed in relation to both climatic and environmental variables and distance to urban centres. We also compared life-forms of alien and native species. Precipitation and distance to an urban centre were important determinants of alien species community richness and composition, and shrubland sites had significantly more alien species than forest or steppe sites. Alien flora (15% of the species) was composed of a higher proportion of annuals and biennials than native flora. Our results suggest that precipitation, distance to source population, and anthropogenic disturbance influence the invasion process in this region, together with the availability of open niches. This work stresses the importance of monitoring invasive species in natural reserves, and of considering habitat types as well as idiosyncratic characteristics of the non-natives for developing management strategies.

© 2011 Elsevier Ltd. All rights reserved.

### 1. Introduction

Anthropogenic introduction of species is homogenizing the earth's biota (McKinney, 2006; Rapoport, 1990). In southern temperate latitudes many species from Eurasia, introduced since the beginning of the European occupation, have become naturalized. Ever since Darwin's time, it has been observed that invasive alien plants introduced from temperate regions of the Northern Hemisphere (NH) have had strong impacts on many habitats in the Southern Hemisphere (SH) (e.g., Arroyo et al., 2000; Darwin, 1845; Lambertucci and Speziale, 2011; Hauman, 1925; Richardson et al., 1994; Speziale and Lambertucci, 2010; Webb et al., 1988; Zalba and Villamil, 2002). For example, several species of pine, a mostly NH genus, are spreading rapidly in several countries of the SH (Rejmánek and Richardson, 1996). These dramatic *Pinus* invasions have occurred in habitats that can support life-forms that are not present in local floras for historical and/or evolutionary reasons, e.g., trees in the South African shrubby fynbos (Higgins et al., 1999; Richardson and Brown, 1986) or in the Argentine grassy open pampas (Zalba et al., 2008). Invasive plants are therefore a special concern in nature reserves in the SH (e.g., Alston and Richardson,

2006; Jesson et al., 2000; Pauchard and Alaback, 2004; Simberloff et al., 2002).

Recent studies in the Northern Hemisphere that used continental and regional data bases of vegetation plots have shown that habitat type is a good predictor of plant invasion (e.g., Chytrý et al., 2009; Vilà et al., 2007). In general, high levels of invasion have been found in lowland areas of the temperate zone in western and central Europe, and low levels in the boreal zone and mountainous regions across the continent (Chytrý et al., 2009). At a smaller scale, the highest levels of invasion have been predicted for agricultural, urban and industrial areas, lower levels for most woodlands and grasslands, and the lowest for alpine and sclerophyllous vegetation, heathlands and peatlands (Chytrý et al., 2009; Pyšek et al., 2002; Vilà et al., 2007). This is important for the assessment of invasion trends within habitats, and for future modelling of the effects of climate changes on levels of invasion (Chytrý et al., 2009). Until now, the relationship between plant invasions and habitat type has only been assessed in few areas of temperate South America (but see Pauchard and Alaback, 2004).

Cities present near or within natural reserves bear a special threat to biodiversity conservation (Alston and Richardson, 2006; Botham et al., 2009; Timmins and Williams, 1991). Human movements and activities associated with urban places increase disturbance and exotic propagule pressure, and as such, provide favourable environments for exotic species (Alston and Richardson,

\* Corresponding author. Tel.: +54 2944 428505; fax: +54 2944 22111.

E-mail addresses: [kspeziale@crub.uncom.edu.ar](mailto:kspeziale@crub.uncom.edu.ar) (K.L. Speziale), [cezcurra@crub.uncoma.edu.ar](mailto:cezcurra@crub.uncoma.edu.ar) (C. Ezcurra).

2006; Botham et al., 2009; Bulleri and Chapman, 2010; Pennington et al., 2010; Ricotta et al., 2010). Two large natural reserves in northern Patagonia, Nahuel Huapi and Lanín national parks, have shown a noticeable increase in exotic species (e.g., Ezcurra and Brion, 2005; Margutti et al., 1996). Both have cities near or within their limits that have experienced dramatic increases in human population over the last 30 years. In these cities, diverse horticultural and ornamental plants sometimes escape and grow wild, as has been observed in other places of the SH (Sullivan et al., 2005). Many appear only as casuals (*sensu* Richardson et al., 2000, i.e., non-native species that sometimes grow wild but do not reproduce regularly), but several have naturalized, and some have become problematic invaders, such as sweetbrier rose (*Rosa rubiginosa*) and scotch broom (*Cytisus scoparius*) (Damascos and Gallopin, 1992; Simberloff et al., 2003).

Currently, the flora of northern Patagonia comprises approximately 300 alien species (Rapoport and Brion, 1991) representing about 20% of the total species in this region (Zuloaga et al., 1999). In addition, 25% of the flora of Nahuel Huapi National Park region has been reported as non-native (Ezcurra and Brion, 2005), whereas in natural reserves in temperate Europe the proportion of non-natives is generally much lower (e.g., Czech Republic mean 6.1%, range 0–25%, Pyšek et al., 2002). The high richness of alien plants found in northern Patagonia (particularly within biodiverse natural reserves) makes the area especially suited to the study of the characteristics and determinants of plant invasions.

At large scales, areas with high species richness are especially prone to invasions (Stohlgren et al., 2003), contradicting a long-held ecological paradigm (Elton, 1958) and experimental evidence from small scales (e.g., Kennedy et al., 2002) of higher invasion in

low richness sites. Northwestern Patagonia is climatically and topographically diverse, producing habitats that may have varying susceptibility to invasion. In addition, alien species with dissimilar characteristics may find different niches to occupy in this type of diverse landscapes. This paper aims to answer the following questions related to the factors affecting plant invasions in northern Patagonia: Are there life-history traits that characterize invasive flora that differ from the characteristics of native flora? Which habitat types are most invaded, and what are the associated environmental variables? What is the effect of urban settlements in these areas? Is alien species richness correlated with native species richness at regional and/or local scales? By answering these questions, we not only aim to obtain information with useful implications for the long-term management and conservation of these Southern Hemisphere temperate reserves, but also to contribute to theoretical plant invasions principles from a southern perspective.

## 2. Methods and materials

### 2.1. Study area

We conducted this study in northwestern Patagonia, Argentina (approximately between 39°47' – 41°27'S and 70°26' – 71°32'W; Fig. 1), a region comprising temperate forests, shrublands and steppe. The different habitat types exist along an abrupt precipitation gradient resulting from the rain-shadow produced by the westerly winds from the Pacific on the southern Andes (Cabrera and Willink, 1973; Ezcurra and Brion, 2005). Precipitation mainly occurs from April to September and ranges from about 3000 mm/year to the west, to 200 mm/year to the east. It is an area of high

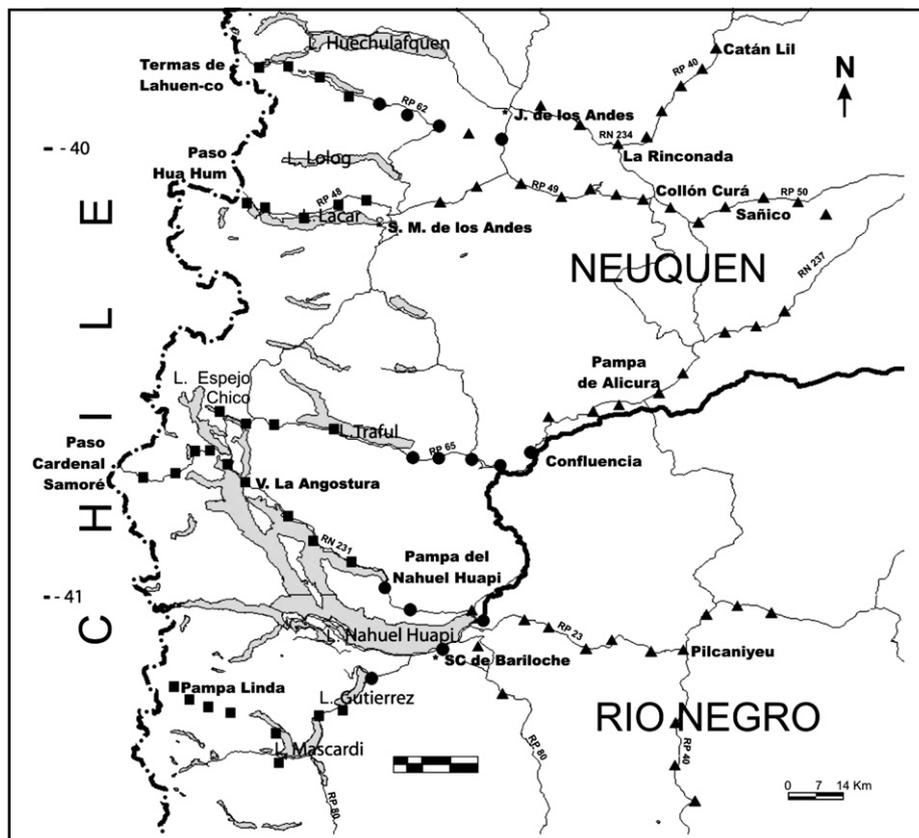


Fig. 1. Study area showing sampling plots in Lanín and Nahuel Huapi National Parks, northwestern Patagonia, Argentina. Forest plots are shown with squares, shrubland plots with circles and steppe plots with triangles.

floristic diversity including portions of two different phytogeographical regions, the Subantarctic and Patagonian (Cabrera and Willink, 1973).

Two of Argentina's largest nature reserves are also found in the region: Lanín (412,000 ha) and Nahuel Huapi (705,000 ha). Even though the first European settlements in temperate South America began in the mid XVI century in Chile, it was not until the 20th century that permanent urban settlements began to develop. Currently, the largest city in the area is San Carlos de Bariloche, with about 130,000 inhabitants while the smaller towns in the region have less than 25,000 people (INDEC, 2001). Most of these cities have generally doubled or tripled in size in the last 30 years, and they are centres for the main economic activities in the region, including tourism, cattle ranching, and forestry.

## 2.2. Field sampling

Samples were taken along five west-east transects of approximately 100 km in length using national or provincial roads that traversed all the vegetation types present in the region: mesic forest, transitional shrubland, and xeric steppe (Fig. 1). Transects were restricted in altitude from 600 to 1100 m a.s.l., to reduce the confounding effects of elevation. In total,  $90 \times 100 \text{ m}^2$  ( $10 \times 10 \text{ m}$ ) sampling plots were established, with an average of 17 plots in each transect, and placed approximately equidistantly (Fig. 1). The  $100 \text{ m}^2$  plot size is commonly used in the determination of species richness and composition for forest, shrubland and herbaceous vegetation (Otypková and Chytrý, 2006). Plots were located in places that were representative of local native vegetation and away from bogs, wet meadows, and lake or river shores. Plots were separated at least 200 m from roads, 3 km from urban settlements, and in places without recent signs of fire, overgrazing, or other anthropogenic influences. Plots were sampled during the growing seasons (austral spring and summer) between November 2003 and January 2004. The plots were classified as forest (F), shrubland (Sh) or steppe (St) sites on visual examination. Throughout the manuscript we used the word site to refer to our sampling units and the word habitat when referring to the natural environments in general.

## 2.3. Environmental variables

We recorded every plant in each plot and calculated total native and alien species richness. Mean annual temperature, annual temperature variation, mean annual precipitation, and annual precipitation variation were taken for each plot from the WorldClim database (Hijmans et al., 2005, available at <<http://www.worldclim.org/current.htm>>), which has a spatial resolution of  $1 \text{ km}^2$ . As measures of local heterogeneity, we measured soil slope (using a clinometer), and qualitatively assigned a value of substrate heterogeneity according to the scale: 0 = no rocks; 1 = rocks mostly less than 1 cm in diameter, 2 = between 1 and 10 cm, 3 = between 10 and 30 cm, and 4 = larger than 30 cm. We also recorded altitude above sea level, latitude and longitude using a GPS (Global Positioning System). Distance to the closest city or town was calculated in Google Earth.

## 2.4. Data analysis

To analyze traits characteristic of alien species in the study area we compiled a list of all the species found in the sampled plots and recorded data on their native or alien status (Correa, 1969–1996), biogeographical origin (Correa, 1969–1996; Wiersma and León, 1999), and life-form (i.e., herbaceous annual, biennial or perennial, and woody; Correa, 1969–1996). Species found in more

sampling sites were considered most invasive, assuming the invasion process requires distant dispersal (Richardson et al., 2000). The probability of invasion also increases with the time since introduction, i.e., residence time (e.g., Pyšek et al., 2004; Richardson and Pyšek, 2006), however there is very little or no information on the exact residence time of each species in this area.

G-tests were used to compare the relative proportion of life-forms of alien and native herbaceous species. Differences in alien and native species richness among the three studied habitats (forest, shrubland and steppe) were compared with a Kruskal–Wallis nonparametric test, as our data did not conform to parametric assumptions. The relationship between native and alien herbaceous species richness and the influence of environmental variables on alien herb species richness was determined using linear simple regression and multiple regression analysis.

We present a model to explain alien species richness using native species richness, slope, substrate heterogeneity, altitude, precipitation, temperature, and distance to the closest city or town as predictors. Correlations among these variables were lower than 0.45. The model was tested using backward multiple regression procedure for the whole gradient and separately for forests, as well as for the whole set of shrubland–steppe plots together due to their similarities (Speziale, 2006; Speziale et al., 2010). We selected the significant variables for each set of plots and used standard multiple regression for the final model estimates.

To determine gradients in community composition and their relationship with environmental variables and to assess the position of the most invasive species in these gradients, we used Detrended Correspondence Analysis (DCA). For this, we constructed a presence–absence matrix of all the species (native and alien,  $N = 299$ ) and all the plots (forest, shrubland and steppe,  $N = 90$ ), and a matrix of environmental variables and plots. The species and plots data were analyzed using CANOCO, and the environmental data were treated as supplementary in the same analysis (ter Braak and Smilauer, 1998). In this way, the plots were ordinated on a factorial plane according to species composition, and then environmental variables were subsequently projected onto the same plane.

We also performed Canonical Correspondence Analysis (CCA) to analyze the importance of environmental variables for alien species composition ( $N = 46$  species) in the sites with the highest count of aliens, i.e., shrubland and steppe sites ( $N = 60$  sites). CCA detects gradients in environmental variables and determines their relative importance in the ordination of plots based on their species composition. In this way it links correspondence analysis with multiple regression methodology (ter Braak and Verdonschot, 1995). The statistical significance of these relationships was determined by a Monte Carlo permutation test. Detrended Canonical Correspondence Analysis (DCCA) was also performed on the same data to obtain a better graphical output.

## 3. Results

### 3.1. Characteristics of the alien flora

In the study area we identified a total of 299 vascular plant species, of which 46 (15.35%) were aliens. The most frequent non-native species (those present in more than 33% of the plots) were *Bromus tectorum*, *Cerastium arvense*, and *Rumex acetosella* (Table 1). Families with more invasive genera and species were Asteraceae (9 genera, 9 species), Poaceae (6 genera, 7 species), and Caryophyllaceae (5 genera, 6 species). Regarding their origin, 82.61% are native to Eurasia, 15.22% to North America, and 2.17% are considered cosmopolitan northern temperate species. Most of the species were anemochorous or autochorous.

**Table 1**

List of the 35 most frequent alien species (present at least in two plots of the study area) ranked by frequency of occurrence.

Alien sp	Family	Common name (English/Spanish)	OR <sup>a</sup>	LF <sup>b</sup>	DT <sup>c</sup>	OCC <sup>d</sup>
<i>Bromus tectorum</i>	Poaceae	Downy brome/–	EA	Ann	Anem	53.33
<i>Cerastium arvense</i>	Caryophyllaceae	Field chickweed/Cerastio	EA	Per	Auto	44.44
<i>Rumex acetosella</i>	Polygonaceae	Sorrel/Vinagrillo	EA	Per	Auto	42.22
<i>Draba verna</i>	Brassicaceae	Whitlow grass/–	EA	Ann	Anem	28.88
<i>Taraxacum officinale</i>	Asteraceae	Dandelion/Diente de león	EA	Per	Anem	26.66
<i>Holosteum umbellatum</i>	Caryophyllaceae	Jagged Chickweed/–	EA	Ann	Auto	25.55
<i>Hypochaeris radicata</i>	Asteraceae	Flatweed/Hierba del chancho	EA	Per	Anem	24.44
<i>Microsteris gracilis</i>	Polemoniaceae	Slender phlox/–	NA	Ann	Epiz	23.33
<i>Apera interrupta</i>	Poaceae	Dense silkybent/–	EA	Ann	Epiz	15.55
<i>Lactuca serriola</i>	Asteraceae	Prickly lettuce/Lechuga salvaje	EA	Ann	Anem	14.44
<i>Carduus thomeri</i>	Asteraceae	Musk thistle/Cardo de caballo	EA	Ann	Anem	14.44
<i>Plantago lanceolata</i>	Plantaginaceae	Buckhorn plantain/Llantén	EA	Per	Epiz	13.33
<i>Rosa rubiginosa</i>	Rosaceae	Sweet brier/Mosqueta	EA	Shr	Endo	12.22
<i>Erodium cicutarium</i>	Geraniaceae	Red-stem filaree/Alfilerillo	EA	Ann	Epiz	12.22
<i>Myosotis stricta</i>	Boraginaceae	grassland forget-me-not/–	EA	Ann	Auto	11.11
<i>Epilobium brachycarpum</i>	Onagraceae	Annual fireweed/–	NA	Ann	Anem	10
<i>Cynoglossum creticum</i>	Boraginaceae	Blue Hound's Tongue/Lengua de perro	EA	Ann	Epiz	10
<i>Prunella vulgaris</i>	Lamiaceae	Common selfheal/Hierba mora	EA	Per	Auto	8.88
<i>Tragopogon dubius</i>	Asteraceae	Yellow salsify/–	EA	Ann	Anem	7.77
<i>Stellaria media</i>	Caryophyllaceae	Chick weed/Capiquí	EA	Ann	Epiz	7.77
<i>Holcus lanatus</i>	Poaceae	Velvet grass/Pasto miel	EA	Ann	Anem	7.77
<i>Veronica serpyllifolia</i>	Plantaginaceae	Thyme-leaf speedwell/Veronica	NT	Per	Auto	6.66
<i>Trifolium repens</i>	Fabaceae	White clover/Trébol blanco	EA	Per	Auto	4.44
<i>Dactylis glomerata</i>	Poaceae	Orchard grass/Pasto ovillo	EA	Per	Anem	4.44
<i>Verbascum thapsus</i>	Scrophulariaceae	Common mullein/Tabaco de indio	EA	Ann	Auto	3.33
<i>Poa pratensis</i>	Poaceae	Kentucky bluegrass/Pasto de mallin	EA	Per	Anem	3.33
<i>Claytonia perfoliata</i>	Portulacaceae	Miner's lettuce/Lechuga de minero	NA	Ann	Auto	3.33
<i>Cerastium glomeratum</i>	Caryophyllaceae	Clammy chickweed/Media de chivo	EA	Ann	Auto	3.33
<i>Cardamine hirsuta</i>	Brassicaceae	Hairy bittercress/Berro cimarrón	NA	Ann	Auto	3.33
<i>Bromus hordeaceus</i>	Poaceae	Soft brome/–	EA	Ann	Anem	3.33
<i>Vulpia bromoides</i>	Poaceae	Vulpia hair grass/Pasto cedilla	EA	Ann	Anem	2.22
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Pinaceae	Douglas fir/Pino oregón	NA	Tre	Anem	2.22
<i>Descurainia sophia</i>	Brassicaceae	Herb-Sophi/Sofia	EA	Ann	Epiz	2.22
<i>Cirsium vulgare</i>	Asteraceae	Bull thistle/Cardo negro	Eur	Ann	Anem	2.22
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	Caryophyllaceae	Thyme-leaf sandwort/–	Eur	Ann	Auto	2.22

<sup>a</sup> Biogeographical origin: EA: Eurasia, NA: North America, NT: north temperate.

<sup>b</sup> Life-form: Ann: annual or biannual herbs, Per: perennial forbs and grasses, Shr: shrubs, Tre: Trees.

<sup>c</sup> Dispersal type (Anem: anemochory, Auto: autochory, Epiz: epizoochory, Endo: endozoochory).

<sup>d</sup> Percentage of occurrence.

The mean number of alien species per plot was  $4.07 \pm 0.30$  ( $\pm$ SE; Fig. 2) ranging from 0 to 10, but this varied among habitats:  $H_{2,90} = 13.63$ ,  $p = 0.001$ . Forests and steppes had lower values of alien species than shrublands, with means of  $2.87 (\pm 0.58)$  and  $4.22 (\pm 0.34)$  respectively (differences between forest and steppes not significant). In contrast, shrublands were richer in non-native species and had  $6 \pm 0.63$  alien species per plot. There was also a higher number of native species in the shrublands:  $21.93 \pm 1.95$ , whereas both steppes and forests had a lower number of natives:  $13.87 \pm 0.76$  and  $15.01 \pm 0.96$  (mean  $\pm$  SE) respectively (difference between forest and steppes not significant) (Fig. 2). Alien herb species did not differ in dispersal types, but had a higher proportion of annuals and biennials compared to herbaceous natives ( $G = 42.82$ ,  $p < 0.001$ ).

### 3.2. Determinants of alien species richness

Multiple regressions for the whole gradient included native species richness, precipitation and distance to the closest city as best predictors, together explaining 33% of the observed variation in alien species richness (Table 2). Alien species richness was positively correlated with native species richness but negatively correlated with precipitation and distance to the closest city (Table 2). Forest data did not fit the model. The same model explained 36% of the observed variation in alien species richness for the shrubland to steppe gradient (Table 2). In shrub and steppe habitats, native species richness and distance to the closest urban centre were the best predictors, with positive and negative relationships respectively.

### 3.3. Gradients of community composition

The ordination of all the species (native and alien) and sites (forest, shrubland and steppe) on the first two axes of the DCA (Fig. 3) showed a clear west-east floristic gradient along axis 1 of the analysis. The alien flora changed from species typical of forest in the west, such as *Sagina procumbens*, *Potentilla anserina* and *Prunella vulgaris*, to species of more arid places in the east such as *Descurainia sophia*, *Erodium cicutarium* or *Vulpia bromoides*. The centroid of the distribution of most frequent and extended non-native species, *B. tectorum*, *C. arvense* and *R. acetosella*, appeared in the centre-east of the gradient where shrubland and steppes occur. The supplementary environmental variables (Fig. 3) showed precipitation increasing in forest sites to the west, and variation in temperature and precipitation increasing in steppe sites to the east, both associated with axis 1. Temperature increase appeared negatively associated with axis 2, with the warmest sites towards the lower part of the figure.

The CCA and DCCA (Fig. 4) for alien species composition in shrubland and steppe sites also showed a west-east gradient for alien species composition. The model resulting from the forward selection procedure identified three most relevant variables in relation to composition (Table 3): precipitation and temperature variation associated with axis 1, and temperature related to axis 2. Native species richness and distance to the nearest city showed a lower relationship to species composition gradients but still significant (Fig. 4), with native species richness related to axis 1, and distance to the closest city equally related to the first two axes.

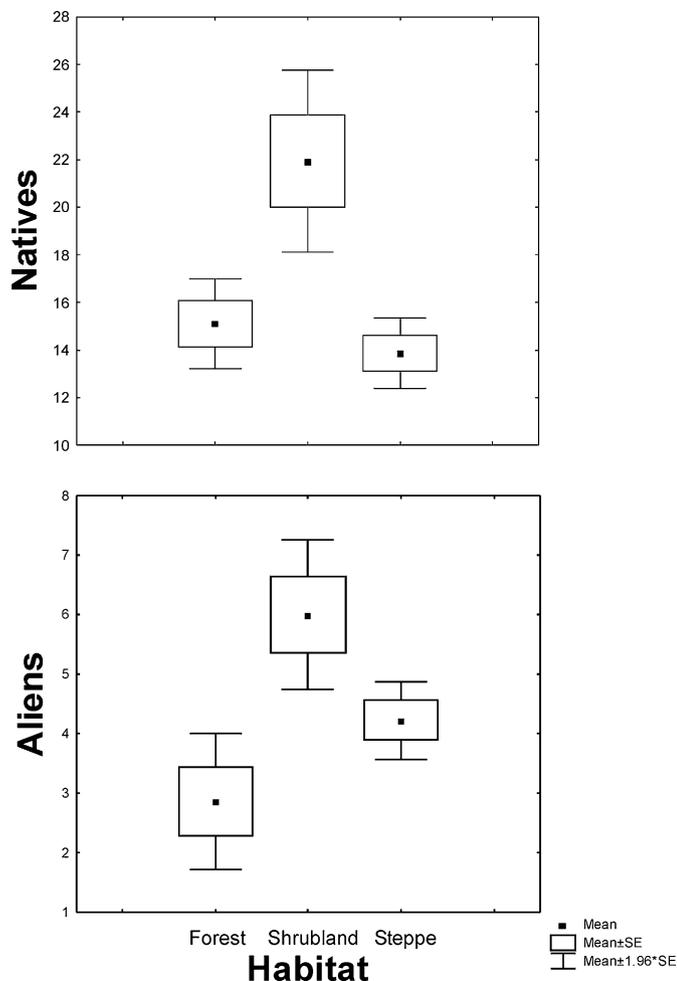


Fig. 2. Box-plots of average alien richness (top) and native species richness (bottom) for forest, shrubland and steppe plots in Lanín and Nahuel Huapi National Parks and surroundings, northwestern Patagonia, Argentina.

## 4. Discussion

### 4.1. Invasive species and their characteristics

Our study showed that the alien herbaceous flora was dominated by annuals and biennials, whereas the native herb flora was dominated by perennials. This suggests a vacant or open niche. Open niches are habitats that can support life-forms that are not present in local floras for historical and/or evolutionary reasons, in which exotics may be successful because they have access to resources that are not exploited by local species (Hierro et al., 2005; Rejmánek et al., 2005). In general, the floras of New Zealand and southern Chile have been described as having a lower percentage of annuals than floras from similar climates in the Northern Hemisphere (e.g., Arroyo et al., 2000; Wardle, 1991). The very low proportion of annuals and biennials found for native species in this study has also been shown in the high-Andean flora of southern Argentina (Ferreyra et al., 1998a). A continental climate with longer growing seasons, characteristic of the alien species geographic origin, has been proposed as a probable driver of the evolution of species with short generation times (Ferreyra et al., 1998b). Longer summers favour the evolution of annual species as they allow plants to complete their life-cycle within one season (Ferreyra et al., 1998b). Accordingly, the temperature increases observed in

northern Patagonia during the last decades due to climate change (SAyDS, 2006) could benefit annual alien plants.

### 4.2. Habitat types most invaded

Even though many studies show that different types of habitat present different levels of invasion (e.g., Chytrý et al., 2009; Guirado et al., 2007; Richardson et al., 1994; Vilà et al., 2007), few studies address the habitat characteristics that favour invasibility (Richardson and Pyšek, 2006; Woham, 2006). Native and non-native diversity were both greatest in the shrubland community. This habitat type also showed higher values of alien cover ranging from 3 to 65% of the plot with a mode value of 19% (Forest: 0–38%, mode 0%; Steppe: 0–60%, mode 7%). This ecotonal shrubland is associated with intermediate levels of precipitation that are less limiting for biological activity and therefore result in highest native richness (Speziale et al., 2010). Climatic conditions that favour natives can also be productive areas for alien species (Richardson and Pyšek, 2006; Stohlgren et al., 2003). Nurse effect of shrubland native species could also affect aliens positively, as has been observed for high-Andean native cushion plants (Arredondo-Núñez et al., 2009). Together with high disturbance in these areas (through fire and other human-related activities) and the resulting fluctuations in resource availability, these are likely determinants of the observed pattern of highest alien species richness within shrublands (cf. Brooks et al., 2004; Davis et al., 2000; Richardson and Pyšek, 2006). However, other variables not considered in our analyses that could also be playing a role, including land use, resource availability, soil nutrients, propagule pressure or an interaction among these variables (Burke and Grime, 1996; Harrison, 1999; Huenneke et al., 1990; Lonsdale, 1999; Pauchard and Alaback, 2004; Stohlgren et al., 1999).

Important human activities in the shrubland area include plantation forestry and breeding of introduced herbivores such as sheep, cattle and horses, which do best with moderate levels of precipitation. Even though steppe environments are also used for raising livestock, these areas are more arid and thus less productive. Sites grazed by livestock in the analogous central Chilean Matorral have shown a higher relative abundance of alien plants than sites without grazing (Arroyo et al., 2000; Holmgren et al., 2000). The presence of large herbivores (domestic or wild) may increase the rate of successful introductions by acting as major seed vectors across the landscape (Pauchard and Shea, 2006). Nevertheless, the relationship between grazed habitats and alien species richness is complex, and not only includes increased seed dispersal, but also the faster recovery of aliens post grazing as a result of better adaptation, among other factors (Keeley et al., 2003; Kimball and Schiffman, 2003).

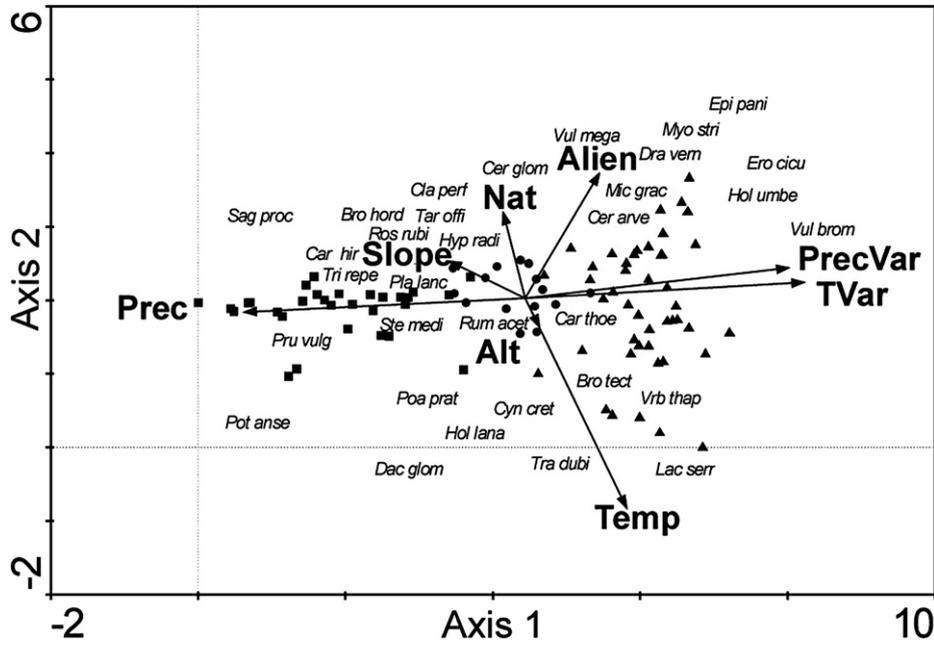
Table 2

Forward stepwise regression coefficients of the significant variables included in the models for the 90 plots along the complete gradient, for the shrubland–steppe, and separately for the forest, the shrubland and the steppe.

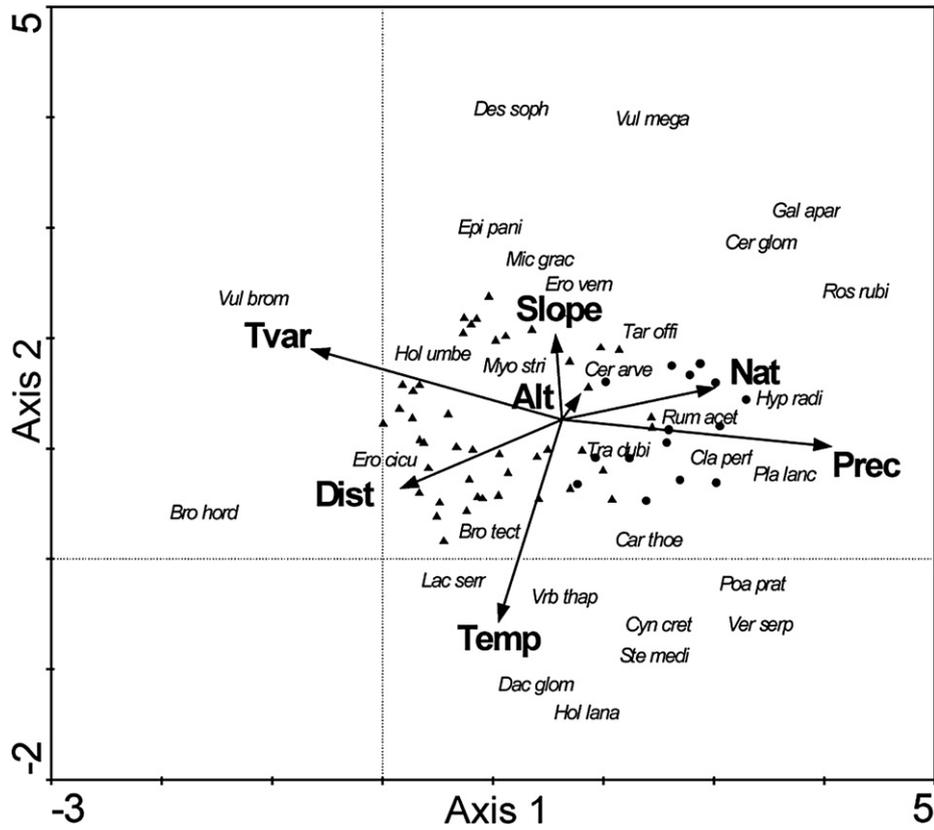
Variables include <sup>a</sup>	Beta	Multiple R <sup>b</sup>	p-level
Whole gradient (90) <sup>b</sup>		33%	
Dist	−0.34	0.16	<0.001
Nat	0.29	0.12	0.003
Prec	−0.37	0.05	<0.001
Shrubland–steppe (60) <sup>b</sup>		36%	
Dist	−0.44	0.15	<0.001
Nat	0.28	0.15	0.02

<sup>a</sup> Nat: native species richness, Prec: precipitation, Dist: distance to the closest city or town.

<sup>b</sup> N values for each habitat.



**Fig. 3.** Detrended Correspondence Analysis (DCA) diagram of axes 1 and 2 grouping plots ( $N = 90$ ) by their species composition ( $N = 299$ ). Cumulative percentage of variation explained by both axes is 8.5%. Eigenvalue for axis 1 is 0.799 and for axis 2 is 0.375. Forest plots (squares) separate from steppe plots (triangles) along the first axis, whereas shrubland plots (circles) appear in an intermediate position. Total inertia is 13.893. Species names shown correspond to the most frequent alien species present in more than 3 plots. Variables analyzed included mean annual precipitation (PREC), annual precipitation variation (PRECVAR), mean annual temperature (TEMP), altitude above sea level (ALT), slope of the terrain (SLOPE), native species richness (NAT), and alien species richness (ALIEN) and were treated as supplementary.



**Fig. 4.** Detrended Canonical Correspondence Analysis (DCCA) grouping plots classified as shrubland (circles) and steppes (triangles) ( $N = 60$ ) by their alien species composition ( $N = 46$ ) and environmental characteristics. Species names shown correspond to the most frequent alien species present in more than 3 plots. The forward selection procedure resulted in a model in which slope (Slope) and altitude (Alt) were not significant. Eigenvalue for axis 1 is 0.494 and for axis 2 is 0.246. Total inertia is 9.09 and the cumulative percentage variance of species–environment relation explained by both axes is 44.2. Variables analyzed included: mean annual precipitation (Prec), mean annual temperature (Temp), annual temperature variation (TVar), altitude above sea level (Alt), slope of the terrain (Slope), native species richness (Nat), alien species richness (Alien), and distance to the nearest town/village.

**Table 3**

Conditional effect (i.e., ability to explain composition patterns in the species data considering the effect of other explanatory variables) of each variable on the CCA ordination of alien species composition.

Variable <sup>a</sup>	$\lambda A_{\xi}^b$	F
Prec	0.49	3.27**
Temp	0.26	1.8**
Tvar	0.22	1.52**
Nat	0.17	1.53*
Dist	0.20	1.37*
Alt	0.16	1.12
Slope	0.12	0.87

\*\* $p < 0.005$ .

\* $p < 0.05$ .

<sup>a</sup> Prec: Mean annual precipitation, Temp: Mean annual temperature, Alien: Alien species richness, Tvar: Temperature variation, Nat: Native species richness, Dist: distance to the closest city or town, Alt: Altitude above sea level (see methods for a complete description of each variable).

<sup>b</sup>  $\lambda A_{\xi}$  = additional variance each variable explains at the time it was included in the model.

#### 4.3. Effect of distance to urban settlements

Urban and suburban areas may act as foci of alien species propagules and human disturbance (Alston and Richardson, 2006; Botham et al., 2009; Foxcroft et al., 2008; Sullivan et al., 2005). Our results showed that distance to the closest city or town had a consistent relation with alien species richness, even though the urban settlements considered were present in each of the three different studied environments. As shown for other areas, urban places within natural parks harbor the highest number of alien species due to the presence of gardens with many introduced horticultural species and weeds, possibly acting as foci for their spread (e.g., Alston and Richardson, 2006; Botham et al., 2009; Sullivan et al., 2005). In Chile, areas with the highest density of aliens have been attributed to dense human population and other human activities (Arroyo et al., 2000; Bustamante et al., 2005; Fuentes et al., 2008). It is interesting to note that human densities as low as 500 inhabitants were correlated to an increase in alien plant richness, showing that high human densities are not needed to begin an invasion.

#### 4.4. Alien and native species richness

As seen for total species richness in this area (Speziale et al., 2010), alien species richness is associated with different variables at different scales. In general, our results showed a positive relationship between alien and native species richness both at regional and local scales in northwestern Patagonia. This is supported by previous studies in other areas (e.g., Guirado et al., 2007; Higgins et al., 1999; Pauchard and Shea, 2006; Pino et al., 2005; Robinson et al., 1995; Stohlgren et al., 2003; Vitousek et al., 1996). Although observational and experimental studies have shown contrasting results regarding this relationship (e.g., Kennedy et al., 2002; Stohlgren et al., 1999; see also Richardson and Pyšek, 2006 and references therein), it has generally been found that at larger scales, places with more native species appear more heavily invaded than areas with lower plant diversity (e.g., Pauchard and Shea, 2006; Pino et al., 2005; Pyšek et al., 2002; Stohlgren et al., 2003). It has been suggested that native species richness acts as a proxy variable for other habitat characteristics (e.g., abiotic conditions that promote high native species richness can also support diverse alien floras) (Richardson and Pyšek, 2006; Stohlgren et al., 1999). Furthermore, at larger scales extrinsic factors and habitat diversity tend to vary (e.g., there is a wider range of latitudinal, elevational and climatic variation which favour native and non-native diversity alike (Lonsdale, 1999; Pauchard and Shea, 2006)).

## 5. Conclusions

In temperate regions with high species richness, shrubland habitats are especially prone to invasions. This is associated with intermediate precipitation conditions. Urban settlements within these temperate regions, together with the availability of open niches, also influence the invasion process. Due to severe consequences invasions can have in some areas (Brooks et al., 2004; D'Antonio and Vitousek, 1992; Levine et al., 2003) and to the latency period before introduced species can actually become invasive (Richardson and Pyšek, 2006), screening and monitoring of introduced species within species rich areas of natural reserves of southern latitudes is crucial for prevention and management of the invasion process.

## Acknowledgements

We thank Administración de Parques Nacionales (APN) of Argentina for allowing us to work in their parks and reserves. We thank Matías Millerón for his assistance during the fieldwork and Adriana Ruggiero for important help and discussion in relation to this project. Thanks also to María Damascos, Luciana Ghermandi, Sergio Lambertucci, and Aníbal Pauchard for their critical reading and comments on an earlier draft of this manuscript, and to three anonymous reviewers for their useful suggestions. Our appreciation also to Andrea Craig and Emily Shepard for reading and improving the ms. This work was partially supported by funding from ANPCYT-FONCYT Argentina to projects PICT 11826 and 38148 BID 1728 OC/AR. CE is scientific research member of Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) of Argentina.

## References

- Alston, K.P., Richardson, D., 2006. The roles of habitat features, disturbance, and distance from putative source populations in structuring alien plant invasions at the urban/wildland interface on the Cape Peninsula, South Africa. *Biological Conservation* 132, 183–198.
- Arredondo-Núñez, A., Badano, E.I., Bustamante, R.O., 2009. How beneficial are nurse plants? A meta-analysis of the effects of cushion plants on high-andean plant communities. *Community Ecology* 10, 1–6.
- Arroyo, M.T.K., Marticorena, C., Matthei, O., Cavieres, L., 2000. Plant invasions in Chile: present patterns and future predictions. In: Mooney, H.A., Hobbs, R. (Eds.), *Invasive Species in a Changing World*. Island Press, Washington, DC.
- Botham, M.S., Rothery, P., Hulme, P.E., Hill, M.O., Preston, C.D., Roy, D.B., 2009. Do urban areas act as foci for the spread of alien plant species? An assessment of temporal trends in the UK. *Diversity and Distributions* 15, 338–345.
- Brooks, M.L., D'Antonio, C.M., Richardson, D.M., Grace, J.B., Keeley, J.E., Ditomaso, J.M., Hobbs, R.J., Pellant, M., Pyke, D., 2004. Effects of invasive alien plants on fire regimes. *BioScience* 54, 677–688.
- Bulleri, F., Chapman, M.G., 2010. The introduction of coastal infrastructure as a driver of change in marine environments. *Journal of Applied Ecology* 47, 26–35.
- Burke, M.J.W., Grime, J.P., 1996. An experimental study of plant community invisibility. *Ecology* 77, 776–790.
- Bustamante, R.O., et al., 2005. Alien plants in Mediterranean-type ecosystems of the Americas: comparing floras at a regional and local scale. In: Brunel, S. (Ed.), *Invasive Plants in Mediterranean Type Regions of the World*. Proceedings of the International Workshop. Council of Europe Publisher, Meze, France, pp. 89–97. [http://www.iebchile.cl/publications/pdf/Bustamante\\_et\\_al\\_2005\\_InvasivePlantsMediterranean.pdf](http://www.iebchile.cl/publications/pdf/Bustamante_et_al_2005_InvasivePlantsMediterranean.pdf).
- Cabrera, A.L., Willink, A., 1973. *Biogeografía de América Latina*. Biology Series, Monography 13. General Secretariat of the Organization of American States, Washington, DC.
- Chytrý, M., Pyšek, P., Wild, J., Pino, J., Maskell, L.C., Vilà, M., 2009. European map of alien plant invasions based on the quantitative assessment across habitats. *Diversity and Distributions* 15, 98–107.
- Correa, M.N., 1969–1996. *Flora Patagónica*. 2, 3, 4a, 4b, 5, 7. Colección Científica INTA, Buenos Aires.
- D'Antonio, C.M., Vitousek, P.M., 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23, 63–87.
- Damascos, M.A., Gallopin, G.C., 1992. Ecología de un arbusto introducido (*Rosa rubiginosa* L. = *Rosa eglanteria* L.): riesgo de invasión y efectos en las comunidades vegetales de la región andino-patagónica de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 65, 395–407.

- Darwin, C.R., 1845. Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Countries Visited during the Voyage of H.M.S. Beagle Round the World, under the Command of Capt. Fitz Roy, RN, second ed. John Murray, London.
- Davis, M.A., Grime, P.J., Thompson, K., 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility. *Journal of Ecology* 88, 528–534.
- Elton, C.S., 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen and Co., London.
- Ezcurra, C., Brion, C., 2005. Plantas del Nahuel Huapi, catálogo de la flora vascular del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. Universidad Nacional del Comahue and Red Latinoamericana de Botánica, San Carlos de Bariloche.
- Ferreira, M., Cingolani, A., Bran, D., Ezcurra, C., 1998a. High Andean vegetation and environmental gradients in northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 9, 307–316.
- Ferreira, M., Clayton, S., Ezcurra, C., 1998b. La flora altoandina de los sectores este y oeste del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Darwiniana* 36, 65–79.
- Foxcroft, L., Richardson, D.M., Wilson, J.R.U., 2008. Ornamental plants as invasive aliens: problems and solutions in Kruger National Park, South Africa. *Environmental Management* 41, 32–51.
- Fuentes, N., Ugarte, U., Kuhn, I., Klotz, S., 2008. Alien plants in Chile: inferring invasion periods from herbarium records. *Biological Invasions* 10, 649–657.
- Guirado, M., Pino, J., Roda, F., 2007. Comparing the role of site disturbance and landscape properties on understory species richness in fragmented periurban Mediterranean forests. *Landscape Ecology* 22, 117–129.
- Hauman, L., 1925. Les phanérogames adventices de la flore argentine. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 33, 319–345.
- Harrison, S., 1999. Native and alien species diversity at the local and regional scales in grazed California grassland. *Oecologia* 121, 99–106.
- Hierro, J.L., Maron, J.L., Callan, R.L., 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology* 93, 5–15.
- Higgins, S.L., Richardson, D.M., Cowling, R.M., Trinder-Smith, T.H., 1999. Predicting the landscape-scale distribution of alien plants and their threat to plant diversity. *Conservation Biology* 13, 303–313.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25, 1965–1978.
- Holmgren, M., Avilés, R., Sierralta, L., Segura, A.M., Fuentes, E.R., 2000. Why have European herbs so successfully invaded the Chilean matorral? Effects of herbivory, soil nutrients, and fire. *Journal of Arid Environments* 44, 197–211.
- Huenneke, L.F., Hamburg, S.P., Koide, R., Mooney, H.A., Vitousek, P.M., 1990. Effects of soil resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland. *Ecology* 71, 478–491.
- INDEC, 2001. Censo Nacional de Población y Vivienda 2001. Resultados Generales. Instituto Nacional de Estadísticas y Censos, Buenos Aires, Argentina. Online version. <http://www.indec.gov.ar/wecenso/index.asp>.
- Jesson, L., Kelly, D., Sparrow, A., 2000. The importance of dispersal, disturbance, and competition for exotic plant invasions in Arthur's Pass National Park, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 38, 451–468.
- Keeley, J.E., Lubin, E., Fotheringham, C.J., 2003. Fire and grazing impacts on plant diversity and alien plant invasions in the southern Sierra Nevada. *Ecological Applications* 13, 1355–1374.
- Kennedy, T.A., Naeem, S., Howe, K., Knops, J.M.H., Tilman, D., Reich, P., 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417, 636–638.
- Kimball, S., Schiffman, P.M., 2003. Differing effects of cattle grazing on native and alien plants. *Conservation Biology* 16, 1681–1693.
- Lambertucci, S.A., Speziale, K.L., 2011. Protecting invaders for profit. *Science* 332, 35.
- Levine, J.M., Vilà, M., D'Antonio, C.M., Dukes, J.S., Grigulis, K., Lavorel, S., 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270, 775–781.
- Lonsdale, W.M., 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80, 1522–1536.
- Margutti, L., Ghermandi, L., Rapoport, E., 1996. Seed bank and vegetation in a Patagonian roadside. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 22, 159–175.
- McKinney, M.L., 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127, 247–260.
- Otypková, Z., Chytrý, M., 2006. Effects of plot size on the ordination of vegetation samples. *Journal of Vegetation Science* 17, 465–472.
- Pauchard, A., Alaback, P.B., 2004. Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of south-central Chile. *Conservation Biology* 18, 238–248.
- Pauchard, A., Shea, K., 2006. Integrating the study of non-native plant invasions across spatial scales. *Biological Invasions* 8, 399–413.
- Pennington, D.N., Hansel, J.R., Gorchoy, D.L., 2010. Urbanization and riparian forest woody communities: diversity, composition, and structure within a metropolitan landscape. *Biological Conservation* 143, 182–194.
- Pino, J., Font, X., Carbó, J., Jové, M., Pallarés, L., 2005. Large-scale correlates of alien plant invasion in Catalonia (NE of Spain). *Biological Conservation* 122, 339–350.
- Pyšek, P., Jarosík, V., Kucera, T., 2002. Patterns of invasion in temperate nature reserves. *Biological Conservation* 104, 13–24.
- Pyšek, P., Richardson, D.M., Rejmánek, M., Webster, G.L., Williamson, M., Kirschner, J., 2004. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon* 53, 131–143.
- Rapport, E.H., 1990. Contaminación por especies. In: De Felippi (Ed.), *Latinoamérica, medio ambiente y desarrollo*. Instituto de Estudios e Investigaciones sobre el Medio Ambiente, Buenos Aires.
- Rapport, E.H., Brion, C., 1991. Malesas exóticas y plantas escapadas de cultivo del noroeste patagónico: segunda aproximación. Ediciones Imaginaria, San Carlos de Bariloche.
- Rejmánek, M., Richardson, D.M., 1996. What attributes make some plants more invasive? *Ecology* 77, 1655–1661.
- Rejmánek, M., Richardson, D.M., Pyšek, P., 2005. Plant invasions and invisibility of plant communities. In: Van der Maarel, E. (Ed.), *Vegetation Ecology*. Wiley-Blackwell, London.
- Richardson, D.M., Brown, P.J., 1986. Invasion of mesic mountain fynbos by *Pinus radiata*. *South African Journal of Botany* 52, 529–536.
- Richardson, D.M., Williams, P.A., Hobbs, R.J., 1994. Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. *Journal of Biogeography* 21, 511–527.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., West, C.J., 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6, 93–107.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility. *Progress in Physical Geography* 30, 409–431.
- Ricotta, C., Godefroid, S., Rocchini, D., 2010. Patterns of native and exotic species richness in the urban flora of Brussels: rejecting the 'rich get richer' model. *Biological Invasions* 12, 233–240.
- Robinson, G.R., Quinn, J.F., Stanton, M.L., 1995. Invasibility of experimental habitat islands in a California winter annual grassland. *Ecology* 6, 786–794.
- SaYDS, 2006. Comunicación Nacional de la República Argentina a la Convención de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático Buenos Aires.
- Simberloff, D., Relva, M.A., Nuñez, M., 2002. Gringos en el bosque: introduced tree invasion in a *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Biological Invasions* 4, 35–53.
- Simberloff, D., Relva, M.A., Nuñez, M., 2003. Introduced species and management of a *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Environmental Management* 31, 263–275.
- Speziale, K.L., 2006. Patrones de variación en la riqueza y composición de la flora en la transición bosque-estepa del noroeste de la Patagonia. Dissertation, Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche.
- Speziale, K.L., Lambertucci, S.A., 2010. A call to curb invasive species in South America. *Nature* 464, 153.
- Speziale, K.L., Ezcurra, C., Ruggiero, A., 2010. Plant species richness–environment relationships across the Subantarctic–Patagonian transition zone. *Journal of Biogeography* 37, 449–464.
- Stohlgren, T.J., Binkley, D., Chong, G.W., Kalkhan, M.A., Schell, L.D., Bull, K.A., Otsuki, Y., Newman, G., Bashkin, M., Son, Y., 1999. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs* 69, 25–46.
- Stohlgren, T.J., Barnett, D.T., Kartesz, J.T., 2003. The rich get richer: patterns of plant invasions in the United States. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1, 11–14.
- Sullivan, J.J., Timmins, S.M., Williams, P.A., 2005. Movement of exotic plants into coastal native forests from gardens in northern New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 29, 1–10.
- ter Braak, C.J.F., Verdonschot, P.F.M., 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* 57, 255–289.
- ter Braak, C.J.F., Šmilauer, P., 1998. *Canoco Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows*. Centre for Biometry, Wageningen.
- Timmins, S.M., Williams, P.A., 1991. Weed numbers in New Zealand's forest and scrub reserves. *New Zealand Journal of Ecology* 15, 153–162.
- Vilà, M., Pino, J., Font, X., 2007. Regional assessment of plant invasions across different habitat types. *Journal of Vegetation Science* 18, 35–42.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Westbrooks, R., 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84, 468–478.
- Wardle, P., 1991. *Vegetation of New Zealand*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Webb, C.J., Sykes, W.R., Garnock-Jones, P.J., 1988. *Flora of New Zealand 4: Naturalized Pteridophytes, Gymnosperms and Dicotyledons*. Botany Division, D.S.I.R., Christchurch.
- Wiersma, J.H., León, B., 1999. *World Economic Plants: A Standard Reference*. CRC Press, Florida.
- Woham, M., 2006. Species invasion. In: Groom, M.J., Meffe, G.K., Carroll, C.R. (Eds.), *Principles of Conservation Biology*, third ed. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, pp. 293–332.
- Zalba, S.M., Villamil, C.B., 2002. Woody plant invasion in relictual grasslands. *Biological Invasions* 4, 55–72.
- Zalba, S.M., Cuevas, Y.A., Boó, R.M., 2008. Invasion of *Pinus halepensis* Mill. following a wildfire in an Argentine grassland nature reserve. *Journal of Environmental Management* 88, 539–546.
- Zuloaga, F., Morrone, O., Rodríguez, D., 1999. Análisis de la biodiversidad en plantas vasculares de la Argentina. *Kurtziana* 27, 17–167.