



UNIVERSIDAD NACIONAL DE ROSARIO

FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS

Licenciatura en Recursos Naturales

**Caracterización de la comunidad de epífitas
vasculares en forófitos arbóreos de un
quebrachal de la Cuña Boscosa Santafesina**

Alumno: Alvarez Arnesi, Eugenio

Director: Dr. Barberis, Ignacio Martín

Co-Director: Dr. Vesprini, José Luis

Lugar de trabajo: Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional
de Rosario

Año: 2017

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS.....	1
RESUMEN	2
ABSTRACT.....	3
INTRODUCCIÓN.....	4
ROL ECOLÓGICO DE LAS EPÍFITAS	6
ESTUDIOS SOBRE EPÍFITAS EN ARGENTINA	8
OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	9
MATERIALES Y MÉTODOS	11
REGIÓN DE ESTUDIO	11
SITIO DE ESTUDIO.....	12
ESPECIES ESTUDIADAS	14
TOMA DE DATOS	16
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	19
RESULTADOS	23
RELACIÓN ENTRE LOS CARACTERES ANALÍTICOS Y EL TAMAÑO DE LOS FORÓFITOS	26
CURVAS DE ACUMULACIÓN DE LAS ESPECIES E ÍNDICES CHAO	30
ESTADO FENOLÓGICO Y DESARROLLO.....	31
CARACTERES ANALÍTICOS: ABUNDANCIA, RIQUEZA, EQUITATIVIDAD Y DIVERSIDAD	33
COMPARACIÓN DE CARACTERES ANALÍTICOS ENTRE ZONAS Y TIPOS DE RAMAS PARA LA MISMA ESPECIE DE FORÓFITO	34
COMPOSICIÓN DE ESPECIES.....	39
DISCUSIÓN.....	47
ABUNDANCIA, RIQUEZA, EQUITATIVIDAD, DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES.....	49
DISTRIBUCIÓN VERTICAL.....	52
CONCLUSIÓN	54
BIBLIOGRAFÍA.....	55

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Rosario por brindarme el espacio y las herramientas para poder crecer y la oportunidad de estudiar en la institución.

A mis directores, Ignacio y José, a quienes admiro, por guiarme durante el trabajo, por la paciencia y la dedicación hacia mí.

A todos los miembros de la cátedra de Ecología por compartir tantos días de trabajo con alegría, por guiarme y darme consejos valiosos y la buena predisposición para ayudarme cada vez que los necesité.

A Antonella y Agostina por ayudarme en el trabajo de campo a tomar los datos.

A toda mi familia por el cariño, el apoyo incondicional en todas mis decisiones, los valiosos consejos, el ánimo y la paciencia desde el inicio de la carrera hasta el día de hoy.

A Lucía, mi novia, por bancarme en todo momento, por los consejos oportunos y por la gran ayuda en la edición de las imágenes. Y su familia también.

A mis grandes amigos con los cuales compartí esta etapa inolvidable.

A todos aquellos que me apoyaron e hicieron posible, directa o indirectamente, que hoy pueda recibirme.

GRACIAS !!!

RESUMEN

En numerosos bosques, las epífitas aportan una gran diversidad específica y brindan numerosos servicios ecosistémicos. En el Chaco Húmedo, los estudios sobre epífitas son muy escasos por lo cual se realizó una descripción de la comunidad de epífitas vasculares de cuatro especies arbóreas deciduas representativas de un quebrachal de la Cuña Boscosa Santafesina. Dos especies pertenecen al estrato superior (*Schinopsis balansae* y *Sideroxylon obtusifolium*) y dos al inferior (*Prosopis* spp. y *Acacia praecox*). En invierno se seleccionaron al azar 8 individuos de cada especie y cada uno fue dividido en cuatro zonas. En cada zona se contaron e identificaron a nivel de especie todas las epífitas vasculares presentes. En la zona IV se diferenciaron ramas vivas y secas. Los datos se analizaron con Modelos Lineales Generalizados Mixtos y Análisis Multivariados. Se registraron 14 especies (nueve verdaderas, una facultativa y cuatro accidentales) de cuatro familias (Bromeliaceae, Cactaceae, Polypodiaceae y Anacardiaceae). La familia Bromeliaceae fue la más rica con 8 especies del género *Tillandsia* y *Aechmea distichantha*. La especie más abundante fue *Tillandsia recurvata*. Para cada especie de forófito no se encontró relación entre la abundancia y riqueza de epífitas con el tamaño de los árboles. *Prosopis* spp. tuvo la mayor abundancia de epífitas y *S. obtusifolium* la mayor riqueza. Los forófitos del estrato superior tuvieron la mayor equitatividad y diversidad. La zona IV tuvo mayor abundancia y riqueza de epífitas. Se observaron diferencias entre forófitos en la composición de especies: *A. distichantha* y *T. loliacea* estuvieron asociadas positivamente con *S. obtusifolium*. *Prosopis* spp. tuvo mayor abundancia y riqueza en ramas secas y los forófitos del estrato superior en ramas vivas. Las diferencias en abundancia, riqueza, composición específica y distribución vertical de epifitas entre forófitos podrían atribuirse a sus características morfológicas y a la variedad de microclimas generados sobre ellos.

Palabras claves: epífitas vasculares, comunidad, quebrachal, riqueza, Bromeliaceae.

ABSTRACT

In numerous forests, the vascular epiphytes contribute with a great diversity of species and offer many ecosystem services. Studies about epiphytes in the Wet Chaco region are very scarce, for that reason a description about the epiphyte community of four deciduous tree species, representative of a quebrachal of the Cuña Boscosa Santafesina was carry out. Two species belong to the upper stratum (*Schinopsis balansae* and *Sideroxylon obtusifolium*) and the other two belong to the lower one (*Acacia praecox* and *Prosopis* spp.). Eight individuals of each species were selected and each one was divided in four zones. For each zone, all the epiphytes were counted and identified at species level. In zone IV, alive and dead branches were differentiated. Data were analyzed with General Linear Mixed Models and Multivariate Analysis. Fourteen species were recorded (nine true, one facultative and four accidental) of four families (Bromeliaceae, Cactaceae, Polypodiaceae y Anacardiaceae). The richer family was Bromeliaceae with eight species of the genus *Tillandsia* and *Aechmea distichantha*. The most abundant species was *Tillandsia recurvata*. For each species there was no relationship between the abundance and richness of epiphytes with the trees sizes. *Prosopis* spp. had the highest abundance of epiphytes and *S. obtusifolium* the highest richness. The upper stratum phorophytes had the highest evenness and diversity. Zone IV had the highest abundance and richness of vascular epiphytes. There were differences in species composition between phorophytes: *A. distichantha* and *T. loliacea* were positively associated with *S. obtusifolium*. *Prosopis* spp. had the highest abundance and richness in dead branches and the phorophytes of the upper stratum in the alive ones. The differences in abundance, richness, specific composition and vertical distribution of vascular epiphytes between phorophytes could be attributed to their morphological characteristics and the microclimatic sites above them.

Key words: Vascular epiphytes, community, quebrachal, richness, Bromeliaceae.

INTRODUCCIÓN

El epifitismo es una forma de vida, en la que evolucionaron algunas especies de algas, briófitas, líquenes y plantas vasculares, que implica desarrollar su ciclo de vida o parte de él sobre otra planta, sin extraer de ellas agua ni nutrientes, por lo que no son parásitas en un sentido estricto (Zotz, 2016). Sin embargo, hay evidencias de que estas plantas pueden actuar como “parásitos estructurales”, cuando se encuentran en gran cantidad sobre las ramas de los árboles al afectar el normal crecimiento de los mismos, por ejemplo, impidiendo la producción de hojas (Montaña et al., 1997; Soria et al., 2014).

Las epífitas verdaderas u holoepífitas son plantas que cumplen todo su ciclo de vida sobre forófitos (denominación que se le otorga a las plantas que portan epífitos sobre ellas) (Zotz, 2016). Por el contrario, las hemiepífitas son plantas que pueden comenzar su vida siendo epífitas y, en la medida que crecen, elongan sus raíces hasta hacer contacto con el suelo (hemiepífitas de primer orden) o pueden comenzar su vida arraigadas al suelo cerca de un forófito al que más tarde se treparán (hemiepífitas de segundo orden) (Zotz, 2016).

Según su relación con el hospedero, las epífitas pueden clasificarse en “accidentales” y “facultativas”. Las primeras no poseen adaptaciones para crecer sobre forófitos, pero ocasionalmente las semillas depositadas sobre una planta encuentran condiciones para crecer. Generalmente lo hacen en huecos o lugares donde disponen de materia orgánica y humedad. Las segundas son plantas que normalmente viven en el suelo, pero también pueden hacerlo sin problemas sobre las ramas de otros árboles ya que poseen ciertas adaptaciones (se mencionan más abajo) que les permiten vivir como epífitas (Benzing, 1990; Bader, 1999; Benzing, 2000; Granados-Sánchez et al., 2003; Bataghin et al., 2010; Casañas Suárez y Jáuregui, 2011; Zotz, 2016).

Numerosas familias taxonómicas desarrollaron el hábito epífita, entre ellas podemos destacar a las Orchidaceae, Bromeliaceae, Piperaceae, Gesneriaceae, Melastomataceae, Ericaceae, Cactaceae, Araceae, Polypodiaceae y en menor medida Guttiferae, Begoniaceae, Asclepiadaceae, y Rubiaceae (Gentry y Dodson, 1987). Estos grupos, para poder sobrevivir en el canopeo, desarrollaron múltiples adaptaciones morfo-fisiológicas. Las bromelias, por ejemplo, poseen diversas formas de conseguir el agua y los nutrientes. Algunas especies forman “tanques”

(fitotelmata) en la base de sus hojas donde acumulan agua y materia orgánica que absorben a través de los tricomas ubicados en las vainas foliares. Debido a que estas plantas pueden ser epífitas facultativas, cuando crecen en el suelo las raíces pueden absorber parte del agua y nutrientes de la solución del suelo, pero cuando crecen como epífitas sólo las utilizan como sostén. Otras especies poseen tricomas especializados en la absorción de nutrientes y agua de la atmósfera en toda la superficie de la planta, y las raíces sólo las utilizan como sostén ya que son epífitas verdaderas. Benzing (2000) clasificó a las bromelias epífitas que forman fitotelmata como “Tipo III y IV” (diferenciadas principalmente porque en las primeras predomina el mecanismo de fotosíntesis CAM y en las segundas el mecanismo C_3) y a las que toman los nutrientes de la atmósfera (epífitas atmosféricas) como “Tipo V” (las bromelias de los Tipos I y II no presentan epífitas entre sus especies). Otras adaptaciones se pueden observar en las orquídeas que desarrollaron una estructura especializada en captar agua llamada “velamen”. Además, otros grupos taxonómicos utilizan sus raíces para tomar el agua y los nutrientes de la humedad y la materia orgánica depositada en la corteza del árbol (Benzing, 1990). La fotosíntesis CAM es otra de las adaptaciones importantes que poseen muchas de estas plantas que les permite regular la pérdida de agua bajo las condiciones xéricas de canopeo (Cach-Pérez et al., 2014).

Zotz y Andrade (2002) mencionan que son las condiciones macro y microclimáticas (disponibilidad de agua y luz, temperatura e incluso concentración de CO_2) las que, en parte, determinan la riqueza y abundancia de epífitas en distintos ambientes. En una escala de paisaje, la vegetación de epífitas presentes será resultado de las condiciones macroclimáticas que predominan en una región. A una escala de mayor detalle, es decir a nivel de individuo (en este caso arbóreo), los microclimas presentes sobre un forófito están generados por las características morfológicas del mismo (Brown, 1990; Flores-Palacios y García-Franco, 2006; Zotz y Schultz, 2008). Como generalidad, se conoce que a lo largo de un árbol la humedad relativa disminuye hacia el dosel, mientras que la intensidad de la luz aumenta en ese sentido (Acebey y Krömer, 2001). Sin embargo, las características intrínsecas del forófito como el tamaño (altura y diámetro), la morfología de la corteza, el tipo de follaje (perennifolio o caducifolio) y la inclinación de las ramas, también juegan un papel muy importante en la presencia de las epífitas. Por ejemplo, árboles caducifolios permitirán que en invierno penetre mayor cantidad de luz y durante el verano generarán sombra alterando de esa forma la temperatura, la humedad y la

intensidad de luz dentro del árbol. La inclinación de las ramas junto con el tipo de corteza, influirán sobre la humedad y la materia orgánica que se acumula. Por lo tanto, es de esperar que la ubicación de las epífitas responda a este gradiente microclimático. Algunas especies de epífitas son tolerantes a la sombra y alta humedad (higrófilas), mientras otras viven en la copa de los árboles y soportan la sequía que genera el viento y la alta radiación (xerófilas) (Zotz y Bader, 2009). Por ello es difícil establecer un ambiente característico para el establecimiento de estas plantas, sino que depende de los requerimientos y adaptaciones de cada grupo taxonómico o especie de epífita.

Numerosos autores afirman que el tamaño de los forófitos está relacionado positivamente con la riqueza y la abundancia de las epífitas (Hernández-Rosas, 2000; Flores-Palacios y García-Franco, 2006; Zotz y Schultz, 2008; Zotz, 2016). Esta relación puede ser efecto del tiempo, ya que puede pensarse que forófitos más grandes son más viejos y por lo tanto habrían tenido más tiempo para ser colonizados por las epífitas. También es cierto que árboles con mayor superficie tienen más probabilidades de interceptar semillas o propágulos de epífitas. Estos forófitos además, ofrecen una variedad de microhábitats que potencialmente pueden ser ocupados por distintas especies de epífitas, hecho que resultaría en una mayor riqueza (Zotz, 2016).

Sin dudas las condiciones climáticas de los bosques tropicales favorecen el crecimiento de las epífitas. Se estima que estos bosques pueden albergar aproximadamente 30.000 especies (Cach-Pérez et al., 2014). La gran riqueza y abundancia de estas plantas llamó la atención de numerosos investigadores quienes a partir del trabajo de Schimper (1888) hasta la actualidad abordaron el estudio de las epífitas desde diferentes aspectos. Algunos autores destacados como Johansson (1974), Nadkarni (1986), Benzing (1990, 2000) y Zotz (2005, 2016) hicieron grandes aportes al conocimiento acerca de la biología y la ecología de las plantas epífitas. Johansson (1974) además propuso la división del forófito en cinco zonas para censar las epífitas sobre un forófito, metodología ampliamente utilizada por los investigadores en sus trabajos con estas plantas.

ROL ECOLÓGICO DE LAS EPÍFITAS

Las epífitas vasculares son un componente fundamental en los ecosistemas de los cuales forman parte. La enorme diversidad de especies, distribuidas a lo largo y ancho de los bosques, con características morfológicas y fisiológicas distintivas,

tienen un rol muy importante en el ciclo de los nutrientes y del agua, forman relaciones simbióticas con algunos animales y brindan múltiples recursos para otros (Zotz, 2016).

Las matas de epífitas sumadas a las ramas de los árboles que las sostienen incrementan la superficie de biomasa aérea capaz de atrapar la materia orgánica que se desprende del dosel, el agua presente en la niebla o de las lluvias y de fijar nutrientes disueltos en la atmósfera. Estas plantas también actúan como “buffer” de nutrientes reteniéndolos en sus tejidos o en estructuras especiales como los tanques de las bromelias, impidiendo que lleguen al suelo del bosque y se pierdan rápidamente (Nadkarni, 1984).

Las epífitas constituyen una fuente de recursos para la fauna que vive en las alturas. Algunas simplemente por retener materia orgánica y humedad que proviene del dosel de los árboles, crean condiciones propicias para el crecimiento de algunos artrópodos y otros animales que comúnmente habitan en el suelo (Benzing, 1990; Nadkarni, 1994). Las bromelias Tipo III y IV se caracterizan porque sus bases foliares forman un “tanque” en el que retienen agua y restos de materia orgánica. Estos tanques constituyen un microhábitat acuático llamado fitotelmata dentro del cual gran variedad de animales invertebrados, principalmente larvas de insectos, pasan una parte de su ciclo de vida (Kitching, 2000). Estos animales, que suelen ser detritívoros, descomponen la materia orgánica y liberan nutrientes que pueden ser absorbidos por la planta. Otros vertebrados pequeños como anfibios utilizan estos tanques para vivir. Algunas especies de hormigas desarrollaron relaciones simbióticas con las epífitas obteniendo de ellas alimento como el néctar o utilizándolas como nido para sus hormigueros, a cambio de protegerlas contra animales herbívoros (Benzing, 1990). Las aves utilizan estas plantas para realizar numerosas actividades como posarse, cantar, alimentarse, beber, bañarse, y extraen materiales para realizar sus nidos (Nadkarni y Matelson, 1989; Cestari y Pizo, 2008).

La capacidad de algunas epífitas de poder absorber agua y nutrientes por medio de órganos especializados las hace particularmente valiosas como organismos bioindicadores de disturbios ambientales, ya que no sólo absorben nutrientes, sino que también absorben otros elementos contaminantes que se acumulan en sus tejidos (Benzing, 2000). Además, dada la alta dependencia que tienen las epífitas con el árbol hospedero, resultan directamente afectadas por la

deforestación antrópica; por lo tanto, la modificación y destrucción del hábitat reducen la diversidad y la composición de epífitas.

ESTUDIOS SOBRE EPÍFITAS EN ARGENTINA

En Argentina se han realizado diversos trabajos con epífitas. Algunos de tipo taxonómico (Castellanos, 1938; Gómez Romero y Novara, 2010; Donadío, 2011, 2013; Donadío et al., 2015), otros sobre reproducción (Bianchi y Vesprini, 2014), sobre su función como bioindicadores (Pignata et al., 2002; Bermudez et al., 2009; Rodriguez et al., 2011), sobre parasitismo estructural (Soria et al., 2014) e incluso se han realizado estudios sobre control de epífitas con distintos herbicidas (Caldiz y Beltrano, 1989; Bartoli, 1993). Varios trabajos relacionados con censos de vegetación para distintas regiones relevaron las epífitas vasculares, por ejemplo, el trabajo de Contreras et al. (2015) en el sudeste de la provincia de Formosa, el de Giorgis et al. (2011) en un bosque chaqueño serrano de la provincia de Córdoba, el relevamiento que realizó Jiménez-Escobar (2015) de bromelias forrajeras en las sierras de Ancasti, provincia de Catamarca y la tesis doctoral de Torres Robles (2009) sobre la composición y riqueza de plantas vasculares en talares de la provincia de Buenos Aires. Sin embargo, son considerablemente pocos los trabajos que describen la ecología de estas plantas. Entre ellos podemos destacar tres trabajos realizados en la ecorregión de las Yungas, el de Brown (1990) sobre composición florística y patrones de distribución de las epífitas en las selvas montanas, el de Malizia (2003) sobre preferencias de epífitas y trepadoras por un determinado forófito y el trabajo de Ceballos et al. (2016) sobre redes de interacción entre las epífitas y los forófitos. Además, Cabral (2002) estudió las epífitas del sistema Iberá en la provincia de Corrientes.

Estos trabajos advierten que hay información variada sobre las epífitas vasculares en Argentina, pero pocos trabajos tratan acerca de la ecología de estas plantas y esos pocos fueron realizados principalmente en selvas subtropicales, no habiendo estudios en bosques xerofíticos.

En la Cuña Boscosa Santafesina, ubicada en el Chaco Húmedo (región oriental del Gran Chaco), el clima es templado-cálido húmedo con una estacionalidad marcada, en donde las lluvias ocurren en los meses estivales y durante el invierno el clima se presenta más bien seco y frío (Barberis et al., 2005). Según Zotz (2005), la humedad y la temperatura son factores claves en la distribución geográfica de las epífitas, por lo tanto, las condiciones climáticas de los

bosques xéricos de la Cuña Boscosa presentan un desafío ambiental para el establecimiento de la comunidad de epífitas, la cual no fue estudiada hasta el momento.

Esto genera un vacío de información en un lugar en el que históricamente se realizaron múltiples investigaciones sobre la vegetación. Por lo tanto, este trabajo es muy importante para conocer acerca de la ecología de las plantas epífitas en un quebrachal y también es importante como fuente para investigaciones posteriores. Por este motivo, por la importancia ecológica que tienen estas plantas en los ecosistemas de los que forman parte y por la creciente amenaza de los bosques chaqueños debido al cambio climático global y la acción antrópica, se eligió realizar una investigación que caracterice la comunidad epifítica de la Cuña Boscosa Santafesina, y para ello se eligió un quebrachal ubicado en el paraje Las Gamas, provincia de Santa Fe.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Objetivo general: Caracterizar la comunidad de epífitas vasculares de un quebrachal ubicado en Las Gamas, provincia de Santa Fe.

Objetivos específicos:

- Establecer si existe relación entre el tamaño (altura y área basal) del forófito y la abundancia, riqueza, equitatividad y diversidad de epífitas vasculares en cuatro especies de forófitos representativos del quebrachal: quebracho colorado (*Schinopsis balansae*), guaraniná (*Sideroxylon obtusifolium*), garabato (*Acacia praecox*) y algarrobo (*Prosopis* spp.).
- Establecer si existen diferencias en abundancia, riqueza, equitatividad, diversidad y composición de especies de epífitas vasculares entre las cuatro especies de forófitos.
- Establecer si existen diferencias significativas en abundancia, riqueza, equitatividad, diversidad y composición de especies de epífitas vasculares entre las cuatro zonas (distribución vertical) de cada especie de forófito.
- Establecer si existen diferencias significativas en abundancia, riqueza, equitatividad, diversidad y composición de especies de epífitas vasculares entre ramas secas y vivas de cada especie de forófito.

Hipótesis planteadas:

1. Hipótesis 1 (H1): El tamaño del forófito (medido en altura y área basal) incide en el número de especies y de individuos por especie de epífitas vasculares que puedan establecerse sobre el mismo.

Predicción H1: Para cada especie de forófito, los árboles de mayor tamaño tendrán mayores valores de abundancia, riqueza, equitatividad y diversidad que los de menor tamaño.

2. Hipótesis 2 (H2): La morfología del forófito incide en el establecimiento de las especies de epífitas vasculares.

Predicción H2: Se generarán relaciones de afinidad entre las epífitas vasculares y la especie de forófito.

3. Hipótesis 3 (H3): Los gradientes de humedad y de luz determinan la distribución de las epífitas vasculares en las distintas zonas del forófito.

Predicción H3: La abundancia, riqueza, equitatividad y diversidad de epífitas aumentará de la base hacia la copa del árbol.

MATERIALES Y MÉTODOS

REGIÓN DE ESTUDIO

El Gran Chaco ocupa aproximadamente 1.000.000 km², se encuentra ubicado entre los 15° y 35° de latitud Sur y se extiende por cuatro países: el centro norte de Argentina, el sudeste de Bolivia, el Oeste de Paraguay y una pequeña porción del sur de Brasil. En general la temperatura aumenta de sur a norte y las precipitaciones disminuyen de este a oeste (Prado, 1993). Debido a estos gradientes de temperatura y humedad se dividió al Gran Chaco en dos grandes regiones, una oriental templada húmeda denominada Chaco Húmedo y una occidental semi árida denominada Chaco Seco (Lewis, 1991).

Dentro del Chaco Húmedo, en la provincia de Santa Fe se pueden diferenciar tres sectores. Comenzando por el este, luego del río Paraná, se ubica la Cuña Boscosa Santafesina con grandes áreas de bosques que alternan con esteros y abras gramíneas. Hacia el oeste de la misma provincia, el relieve decrece dando lugar a los Bajos Submeridionales. La vegetación predominante son los espartillares y las sabanas con muy baja presencia de árboles. Finalmente, se encuentra el Dorso Occidental Subhúmedo. El mismo está compuesto por bosques y sabanas que constituyen la transición entre el Chaco Húmedo y el Chaco Seco (Lewis y Pire, 1981).

En la Cuña Boscosa Santafesina la variabilidad del relieve, los tipos de suelo, la presión que ejerció el pastoreo, los incendios y la extracción de madera produjeron una heterogeneidad tanto florística como estructural del paisaje (Barberis et al., 2005). Dependiendo de la escala espacial que se considere para analizar esta región, se pueden observar distintos patrones de vegetación, que varían debido a gradientes topográficos (macro y microrelieve), térmicos y de humedad o precipitaciones (Lewis, 1991). Si se considera una escala pequeña, es decir con poco detalle, se puede apreciar que la riqueza de especies vegetales aumenta hacia el norte y disminuye hacia el oeste, siguiendo el gradiente térmico y el de humedad. En una escala más grande, es decir con mayor detalle, se puede observar la influencia de los ríos que atraviesan esta región. Éstos generan gradientes topográficos con zonas deprimidas con presencia de *Coleataenia prionitis* (Nees) Soreng. asociada con palmares de *Copernicia alba* Morong, zonas de esteros con especies como *Schoenoplectus californicus* (C.A. Mey.) Soják y *Cyperus giganteus*

Vahl asociada a plantas higrófilas, zonas intermedias dominadas por bosques de *Prosopis nigra* var. *ragonesei* Burkart y otras más elevadas con bosques de *Schinopsis balansae* Engl (quebrachales). Finalmente, en una escala mucho mayor y con gran detalle se aprecian formaciones vegetales condicionadas por el microrelieve y la cobertura variable del estrato arbóreo que impide el paso de luz en algunos sectores. Ambos generan que el suelo sea irregular con presencia de charcos y lomadas, por lo que el estrato arbóreo y herbáceo es heterogéneo.

Es importante destacar que esta región fue explotada intensamente durante finales del siglo XIX y todo el siglo XX por empresas forestales, principalmente para la extracción de taninos y además para la producción de carbón, durmientes para el ferrocarril y otros usos (Carnevale et al., 2007; Zarrilli, 2008). Mediante el uso de tecnología satelital se ha constatado que desde 1976 hasta el 2005 se deforestaron 421.076 hectáreas de bosque en la Cuña Boscosa Santafesina y que, entre el 2000 y el 2005, la tasa de deforestación aumentó significativamente. La principal causa de este fenómeno está relacionado con un incremento en las actividades agrícolas y el avance de las mismas sobre tierras ganaderas que desplazaron a esta actividad hacia los bosques chaqueños (Carnevale et al., 2007). La consecuencia de estas actividades es un bosque muy fragmentado pero que aún conserva muchas de las características originales y sus procesos ecológicos asociados.

Las epífitas se ven particularmente afectadas por la deforestación ya que una disminución de los árboles y arbustos implica directamente un decrecimiento en las poblaciones y comunidades de epífitas que utilizan a los primeros para poder crecer y desarrollarse.

SITIO DE ESTUDIO

El estudio se realizó en un quebrachal del paraje Las Gamas, provincia de Santa Fe (29°27'S – 60°23'O, 58 msnm), ubicado en la Cuña Boscosa Santafesina (Figura 1). El clima predominante es templado-cálido húmedo con lluvias que se distribuyen principalmente a lo largo del verano, aunque pueden ocurrir sequías durante esta temporada, y tiene una marcada estación seca, con escasas precipitaciones en los meses de invierno, resultando en un régimen de lluvias que varía entre los 800 y los 1.000 mm anuales (Barberis et al., 2005).

El quebrachal posee suelos fundamentalmente halo-hidromórficos, esto significa que contienen altas cantidades de sales y se inundan periódicamente (Barberis et al., 2005). El microrelieve está generado por procesos pseudokársticos,

por erosión hídrica y por la formación de grandes hormigueros creados por la hormiga cortadora de hojas (*Atta vollenweiderii* Forel) (Lewis, 1991). Las zonas más elevadas tienen una cobertura arbórea continua con dos estratos más o menos marcados. El superior posee especies de más de diez metros, con el quebracho colorado (*Schinopsis balansae*) como especie dominante, asociado al quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco* Schlecht.), al guaraniná (*Sideroxylon obtusifolium* (Roem. & Schult.) T.D. Penn.) y en menor cantidad el guayacán (*Caesalpinia paraguariensis* (D. Parodi) Burkart). El estrato inferior se compone de especies de aproximadamente cinco metros como los algarrobos (*Prosopis alba* Griseb., *Prosopis nigra* (Griseb.) Hieron., y sus híbridos), el garabato (*Acacia praecox* Griseb.), el chañar (*Geoffroea decorticans* (Gill. ex Hook. et Arn.) Burkart) y el tala negro (*Achatocarpus praecox* Griseb) (Lewis y Pire, 1981). Además, se distinguen arbustos como *Celtis pallida* Torr., *Cynophalla retusa* (Griseb.) X. Cornejo & H.H Iltis y *Grabowskia duplicata* Arn, y plantas herbáceas como *Bromelia serra* Griseb. y *Aechmea distichantha* Lem. (Barberis et al., 2005), pudiendo encontrarse también hierbas bienales como *Eupatorium* sp. cuando se suprime la actividad de pastoreo de las vacas.

En las zonas más bajas podemos hacer una distinción entre dos sectores, aquel que permanece seco y otro que se inunda parcialmente. En el primero crecen de forma aislada quebrachos colorados, algarrobos y chañares rodeados por un pastizal conocido como flechillar por la dominancia de flechillas (*Piptochaetium stipoides* (Trin. & Rupr.) Hack. ex Arechav., *Nassella tenuis* (Phil.) Barkworth, *Jarava plumosa* (Spreng.) S.W.L. Jacobs & J. Everett) que en períodos de pastoreo se reduce su cobertura (Barberis et al., 2005). El otro sector, debido a las inundaciones temporales, tiene escasos árboles y la vegetación presente está adaptada a esas condiciones de humedad; por ejemplo, *Leersia hexandra* Sw., *Luziola peruviana* Juss. ex J.F. Gmel. *Panicum hians* Elliot, *Panicum stoloniferum* Poir., *Cyperus prolixus* Kunth, *Cyperus virens* Michx. y *Alternanthera pungens* Kunth (Lewis y Pire, 1981; Marino y Pensiero, 2003).

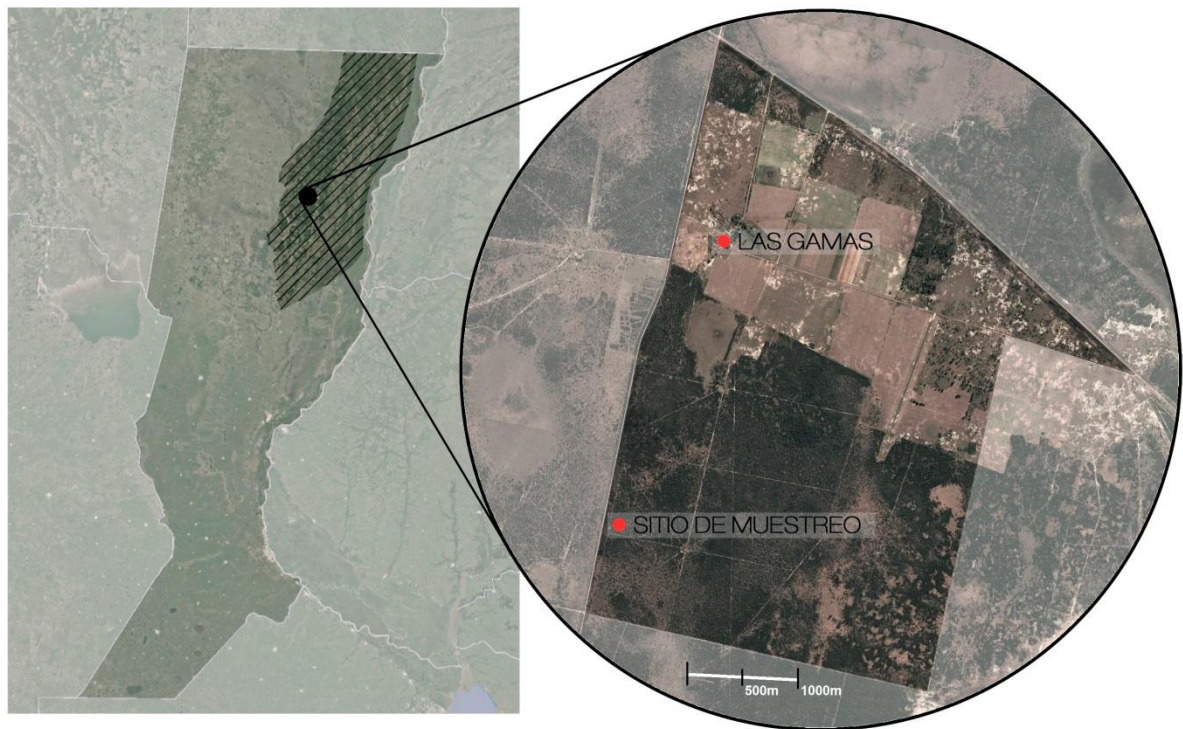


Figura 1. Ubicación del sitio de muestreo, Las Gamas, Santa Fe, Argentina.

ESPECIES ESTUDIADAS

Para lograr los objetivos planteados, se trabajó con forófitos adultos de cuatro especies arbóreas representativas del quebrachal: el quebracho colorado (*Schinopsis balansae*, (Anacardiaceae)), el guaraniná (*Sideroxylon obtusifolium* (Sapotaceae)), el garabato (*Acacia praecox*, (Fabaceae)) y el algarrobo (*Prosopis* spp., (Fabaceae)). *Schinopsis balansae* y *A. praecox* son las especies arbóreas más abundantes del quebrachal (Lewis et al., 1997). La primera especie junto a *S. obtusifolium* dominan el estrato arbóreo superior, mientras que la segunda acompañada por *Prosopis* spp. pertenecen el estrato inferior. Se seleccionaron estas cuatro especies arbóreas deciduas debido a sus diferencias en la corteza, el tamaño (altura y diámetro a la altura del pecho, DAP) y en la arquitectura de los árboles que posiblemente condicionan la abundancia, riqueza y composición específica de la comunidad de epífitas.

El guaraniná es una especie que alcanza una altura superior a los diez metros, tiene un DAP de entre 30 a 80 cm y posee una corteza gruesa y rugosa (Carrere, 2011). Las hojas son alternas, pequeñas de forma elíptica-lanceolada. Las flores son hermafroditas de color amarillentas y el fruto es una baya de color negro. Se caracteriza por la presencia de látex (Delfino et al., 2005). Tiene una distribución muy amplia que abarca varios países de Sudamérica, tanto en zonas tropicales

como subtropicales (Venezuela, Ecuador, Perú, Bolivia, Paraguay y Brasil). En Argentina se la puede ubicar en las ecorregiones de las Yungas, las Chaqueñas (húmedo y seco), en el Espinal y en la Selva Paranaense (Figura 2-a) (<http://www.floraargentina.edu.ar/>).

Los quebrachos colorados son árboles imponentes, de copa obcónica, que pueden llegar a medir hasta 25 metros de altura y tener un DAP de aproximadamente un metro y medio. La corteza es gruesa con grietas profundas longitudinales y transversales que forman cuadrados irregulares. Las hojas son alternas, simples y el limbo es asimétrico entre oblongo y lanceolado. Es una especie dioica que posee inflorescencia terminal con flores pequeñas de color verde. El fruto es una drupa con forma de sámara. Esta especie es característica del Chaco Húmedo en Argentina, y tiene una gran importancia para este país ya que históricamente fue utilizado como recurso natural para múltiples sectores (desde pueblos originarios hasta grandes empresas) y del cual surgieron leyendas populares y canciones que hablan del mismo. Su distribución también abarca una pequeña porción del sudeste de Bolivia, el centro de Paraguay y algunos sitios del sudoeste de Brasil (Barberis et al., 2012) (Figura 2-b).

Los Algarrobos son árboles que tienen un promedio de nueve metros de altura con un DAP que puede alcanzar un metro y medio. La corteza es fina con surcos longitudinales poco profundos. Posee hojas compuestas, bipinnadas. Tienen una inflorescencia en espiga con flores blanco-amarillentas. El fruto es una legumbre indehiscente (Tortorelli, 2009). Esta especie es un componente muy importante del Gran Chaco que abarca centro y norte de Argentina, Paraguay, sur de Bolivia, e incluso puede encontrarse en el oeste de Uruguay (<http://www.floraargentina.edu.ar/>). En el área de estudio coexisten *Prosopis alba* y *Prosopis nigra*, así como sus híbridos (Lewis et al., 1997), por lo que en este estudio no se discriminó a nivel de especie (Figura 2-c).

El garabato es una especie cuya altura varía entre los tres y ocho metros y tiene un DAP de aproximadamente 30 cm. El tronco suele ramificarse desde la base. La corteza tiene grietas poco profundas. Las ramas poseen espinas características en forma de gancho. Las hojas son compuestas, bipinnadas. Presenta una inflorescencia racimosa con flores sésiles blanco-amarillentas. El fruto es una legumbre. Su distribución abarca el centro y norte de Argentina y también se encuentra en Paraguay y Bolivia, siempre asociado a bosques xerofíticos (<http://www.floraargentina.edu.ar/>) (Figura 2-d).

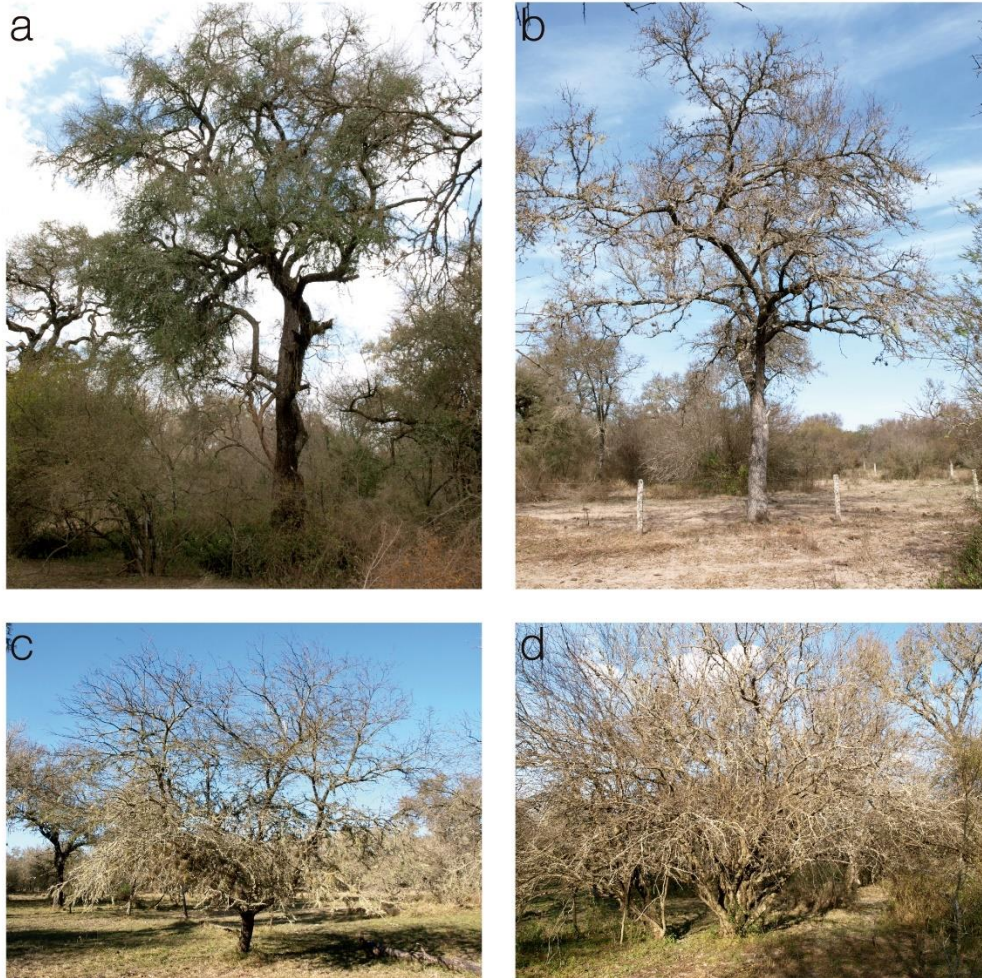


Figura 2 Fotografía de ejemplares de las especies de forófitos durante el período de estudio. a) *Sideroxylon obtusifolium*, b) *Schinopsis balansae*, c) *Prosopis* spp., d) *Acacia praecox*.

TOMA DE DATOS

El muestreo se llevó a cabo en invierno (16 – 22 de agosto de 2016). En esa fecha las especies arbóreas elegidas carecían de hojas (Figura 2), lo que facilitó divisar las epífitas que permanecen siempre verdes. Para cada especie de forófito se preseleccionaron 16 individuos cuya altura fuera igual o mayor a cuatro metros, que su apariencia general indicara buen estado de salud y que fueran árboles que no estuvieran superpuestos con otros ya que esto dificultaría la observación de las epífitas. Luego, al azar, se seleccionaron 8 individuos de cada especie constituyendo un total de 32 árboles. Para cada forófito se midió DAP del tronco principal utilizando una cinta métrica y posteriormente con esos datos se calculó el área basal de cada individuo. En aquellos forófitos que se ramificaban por debajo de la altura del pecho, se midieron los DAP de las ramas secundarias, se calculó el área basal para cada una de ellas y luego se sumaron para obtener el área basal del forófito. Además, se

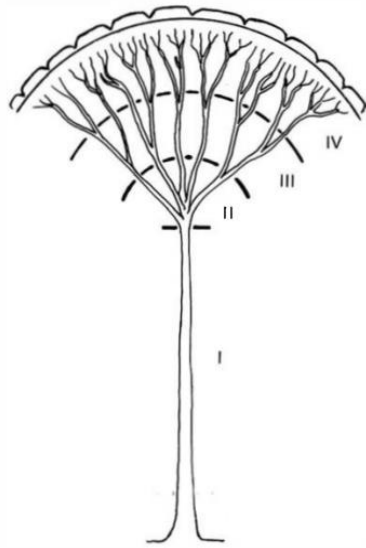
estimaron visualmente las alturas. Se tomaron fotografías del árbol completo (Figura 2) y de los distintos tipos de corteza a fin de caracterizarlos visualmente (Figura 3).



Figura 3. Morfología de las cortezas de las cuatro especies de forófitos. a) *Sideroxylon obtusifolium*, b) *Schinopsis balansae*, c) *Prosopis* spp., d) *Acacia praecox*.

Para coleccionar los datos de cada árbol, se modificó la división del forófito propuesta por Johansson (1974): cada árbol fue dividido en cuatro zonas (Figura 4) y no en cinco como originalmente propusiera el autor, ya que en la base del tronco de las especies elegidas (Zona I de Johansson) no se encontraron epífitas. Por ello se decidió unificar las dos primeras Zonas bajo el nombre de Zona I. De esta manera la Zona I está representada por el tronco principal del árbol, aunque en algunos individuos (especialmente en *A. praecox*) éste suele estar dividido en varios troncos principales de menor diámetro. La Zona II abarca las bases de las primeras ramas que se dividen del tronco principal. La Zona III comprende la parte media de las ramas y por lo tanto poseen un diámetro menor que las de la zona anterior y finalmente la Zona IV corresponde a las ramas más finas que se extienden hasta el exterior de la copa del árbol.

a)



b)



Figura 4. a) División del forófito en cuatro zonas (modificado de Johansson 1974). **b)** Representación de la división en zonas de un quebracho colorado (*Schinopsis balansae*) en el sitio de muestreo.

En cada zona se identificaron y contaron todos los individuos de las distintas especies de epífitas mediante la observación directa, el uso de binoculares (Canon Co ® 16 x 50), con la ayuda de una escalera que permitió tener una mejor perspectiva del árbol y una tijera de largo alcance para coleccionar únicamente aquellos individuos que generaran duda sobre su identidad. En la Zona IV además se distinguió si las epífitas se encontraban sobre ramas vivas o secas.

En el muestreo de las epífitas se registró la especie, su estado de desarrollo y fenológico y la zona en la que se ubicaba. Con respecto al desarrollo y al estado fenológico se las separó en “Juveniles” cuando eran pequeñas, en “Adultas vegetativas” cuando eran de mayor tamaño sin caracteres reproductivos y en “Adultas reproductivas” cuando eran de mayor tamaño y tenían flor o fruto (Figura 5). Durante el muestreo también se coleccionaron ejemplares de epífitas.

Para tener una perspectiva general de la riqueza de especies de epífitas vasculares que se podían encontrar en todo el quebrachal y luego compararla con la encontrada en los cuatro forófitos seleccionados para el muestreo, se hizo una observación del tipo cualitativa registrando la presencia o ausencia de las especies de epífitas vasculares en todas las especies de árboles del sitio de estudio.



Figura 5. Distintos estados de desarrollo y fenológicos de *Tillandsia recurvata*. a) Juvenil, b) Adulto vegetativo, c) Adulto reproductivo.

Luego del muestreo se clasificó a las epífitas encontradas en verdaderas, facultativas o accidentales, clasificación propuesta por muchos autores (Johansson, 1974; Benzing, 1990; Granados-Sánchez et al., 2003; Zotz, 2016). Las epífitas verdaderas colectadas se herborizaron y depositaron en el herbario “*Juan Pablo Lewis | FCA – UNR*”.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para confirmar si había diferencias significativas en la altura y el área basal entre las especies de forófitos elegidas se realizaron modelos lineales generalizados con distribución de error tipo normal (Gaussian) y función de ligamiento tipo ‘identity’ para ambas variables. Para los mismos se utilizó la función GLM (Generalized Linear Models), del paquete Lme4 (Linear Mixed- Effects Models using ‘Eigen’ S4) del programa R (The R Core, 2017) (Tabla 1).

Se generaron curvas de regresión para evaluar la relación entre el tamaño (altura y área basal) de cada especie de forófito y las variables abundancia, riqueza, equitatividad y diversidad. La función utilizada para realizar los modelos de curvas de las dos primeras variables fue GLM (Generalized Linear Models) con distribución de error tipo quasipoisson y función de ligamiento ‘log’ del paquete Lme4 y para las dos últimas fue LM (Linear Models) con distribución de error tipo normal (Gaussian) y función de ligamiento tipo ‘identity’ del paquete “stats”. El error quasipoisson permite corregir el error tipo poisson cuando los datos tienen sobre dispersión, es decir, son muy variables. Ambos análisis se realizaron con el programa R (The R Core, 2017) (Tabla 1).

Para conocer si el número de forófitos censados observado fue adecuado se realizó una curva de acumulación de especies. La misma consiste en una curva que representa el número de especies epífitas, que aumenta a medida que incrementa el número de forófitos hasta saturarse. Para comparar este valor observado se calcularon los índices Chao I y Chao II. Éstos son estimadores de riqueza no paramétricos basados en la abundancia o presencia/ausencia de epífitas. Chao I estima la riqueza de especies basándose en una matriz de abundancia de especies, mientras que Chao II lo hace convirtiendo una matriz de abundancia en una de incidencia, es decir, de presencia/ausencia. La curva se realizó con la función “specaccum”, del paquete “vegan”, y los índices se calcularon con la función “chao1” y “chao2”, del paquete “fossil”. Ambos paquetes se encuentran en el programa R (The R Core, 2017) (Tabla 1).

Para evaluar si existían diferencias entre las especies de forófitos en la abundancia y riqueza de epífitas, se realizaron modelos lineales generalizados con distribución de error tipo quasipoisson y función de ligamiento ‘log’. Para evaluar las diferencias en la equitatividad y la diversidad de Shannon-Weaver también se utilizaron modelos lineales generalizados, pero con distribución de error tipo normal (Gaussian) y función de ligamiento tipo ‘identity’. Para realizar esos análisis se utilizó la función GLM (Generalized Linear Models), del paquete Lme4 (Linear Mixed-Effects Models using ‘Eigen’ S4) del programa R (The R Core, 2017) (Tabla 1).

Para determinar si existían diferencias en la abundancia y riqueza de epífitas ubicadas en las distintas zonas de la misma especie de forófito, se formularon modelos lineales generalizados mixtos con distribución de error tipo quasipoisson y función de ligamiento ‘log’. Para determinar si existían diferencias en la equitatividad y diversidad de epífitas ubicadas en las distintas zonas de la misma especie de forófito se utilizó distribución de error tipo normal (Gaussian) y función de ligamiento “identity”. Se consideraron factores fijos a la especie de forófito y a la zona del árbol. Los árboles fueron considerados como factores aleatorios y las zonas se anidaron en cada árbol. Análisis similares se utilizaron para evaluar diferencias en la abundancia, riqueza, equitatividad y diversidad de epífitas de las ramas secas y vivas. Estos análisis también se realizaron con el programa R, pero utilizando la función GLMMPQL (Generalized Linear Mixed Models via Penalized Quasi-Likelihood) del paquete MASS (Modern Applied Statistics with S) que permite ajustar el error tipo quasipoisson. (The R Core, 2017) (Tabla 1).

Con el paquete estadístico PC-ORD (McCune y Mefford, 2011) se realizó un análisis de la correspondencia (Correspondence Analysis o Reciprocal Averaging, RA) para examinar las variaciones en la composición florística de las epífitas. Se utilizó una matriz con los valores de abundancia de cada especie de epífita en cada uno de los forófitos. Para examinar la asociación entre la heterogeneidad florística de epífitas y las especies de forófitos se identificaron con distintos símbolos los individuos correspondientes a cada especie en el plano de los dos primeros ejes del ordenamiento. Con el mismo paquete estadístico se hizo un análisis de la varianza multivariado por permutaciones (Multi Response Permutation Procedure, MRPP) para evaluar si existían diferencias en la composición específica de epífitas entre especies de forófitos. Este análisis realiza comparaciones de a pares entre los grupos de individuos previamente asignados (en este caso son 4 grupos donde cada uno corresponde a una especie de forófito) (Tabla 1).

Para evaluar si existían asociaciones entre las especies de epífitas y los forófitos sobre los que se encuentran se utilizó un análisis multivariado del valor indicador de especies (Dufrêne y Legendre, 1997) del paquete estadístico PC-ORD (McCune y Mefford, 2011). Este análisis muestra aquellas especies de epífitas que están asociadas significativamente a alguna especie de forófito. En un principio excluye aquellas epífitas que se repiten en todos los forófitos. Luego para cada especie de epífita se calcula la abundancia relativa y la frecuencia relativa en cada una de las especies de forófitos. Mediante la multiplicación de esos dos valores se obtiene el Valor que indica la asociación de una especie de epífita con un determinado forófito. Finalmente, se obtiene un valor de significancia al contrastar ese Valor Indicador con una curva de distribución de Valores Indicadores obtenida mediante 999 permutaciones de la combinación de la abundancia y la frecuencia relativa cuando los individuos registrados de la epífita son asignados al azar a los distintos forófitos (Tabla 1).

Con el programa Multiv (Pillar, 2004) se comparó la composición de especies para las distintas zonas de los forófitos y la composición de especies para las ramas secas y vivas de la Zona IV. A diferencia del MRPP, el programa Multiv permite evaluar interacciones entre factores y analizar datos anidados, en este caso zonas y ramas anidadas en cada forófito. Como primer paso para examinar la composición a nivel de zonas se verificó la existencia de interacción entre las especies de epífitas y las zonas de los forófitos. Un análisis similar se realizó entre las epífitas y las ramas secas y vivas de los forófitos. A partir de estos resultados se analizó si para cada

forófito había diferencias en la abundancia entre las distintas zonas del árbol y entre ramas secas y vivas de la Zona IV (Tabla 1).

Tabla 1. Resumen de los análisis estadísticos.

Objetivo	Análisis	Función	Paquete	Programa
Diferencias entre especies de forófitos en altura y área basal	Modelos lineales generalizados	GLM	Lme4	R
Curvas de regresión. Relación entre el tamaño de los forófitos y caracteres analíticos	Modelos lineales generalizados Modelos lineales	GLM LM	Lme4 Stats	R
Riqueza observada y esperada	Curvas de acumulación. Índices Chao I y II.	Specaccum Chao1 Chao2	Vegan Fossil	R
Diferencias entre especies de forófitos para los caracteres analíticos	Modelos lineales generalizados	GLM	Lme4	R
Diferencias entre las zonas de un mismo forófito para los caracteres analíticos	Modelos lineales generalizados mixtos	GLMMPQL	MASS	R
Diferencias entre las ramas vivas y secas de la de un mismo forófito para los caracteres analíticos	Modelos lineales generalizados mixtos	GLMMPQL	MASS	R
Variaciones en la composición florística de las epífitas	Análisis de correspondencia	RA		PC-ORD
Diferencias en la composición específica de epífitas entre especies de forófitos	Análisis de la varianza multivariado por permutaciones	MRPP		PC-ORD
Asociación entre las especies de epífitas y los forófitos	Valor indicador de las especies	Indicator Species Analysis.		PC-ORD
Comparación de la composición de especies para las distintas zonas de los forófitos	Análisis de la varianza multivariado por permutaciones			Multiv
Comparación de la composición de especies para las ramas secas y vivas.	Análisis de la varianza multivariado por permutaciones			Multiv

RESULTADOS

Los individuos seleccionados de las especies de forófitos difirieron respecto a su altura ($F_{3; 28} = 45,17$ y $P < 0,001$) y área basal ($F_{3; 28} = 8,87$, $P < 0,001$) (Figura 6). *Schinopsis balansae* y *Sideroxylon obtusifolium* dominan el estrato arbóreo superior con alturas que van desde los 10 hasta los 17 metros aproximadamente, mientras que en el estrato arbóreo inferior se encuentran *Acacia praecox* y *Prosopis* spp. que abarcan un rango de altura entre los cinco y nueve metros de altura aproximadamente. Si bien los individuos de *S. balansae* superaron en altura a los individuos de *S. obtusifolium*, no se encontraron diferencias significativas en el área basal de estas dos especies arbóreas. Al igual que ocurre con la altura, las especies del estrato inferior también poseen menor área basal.

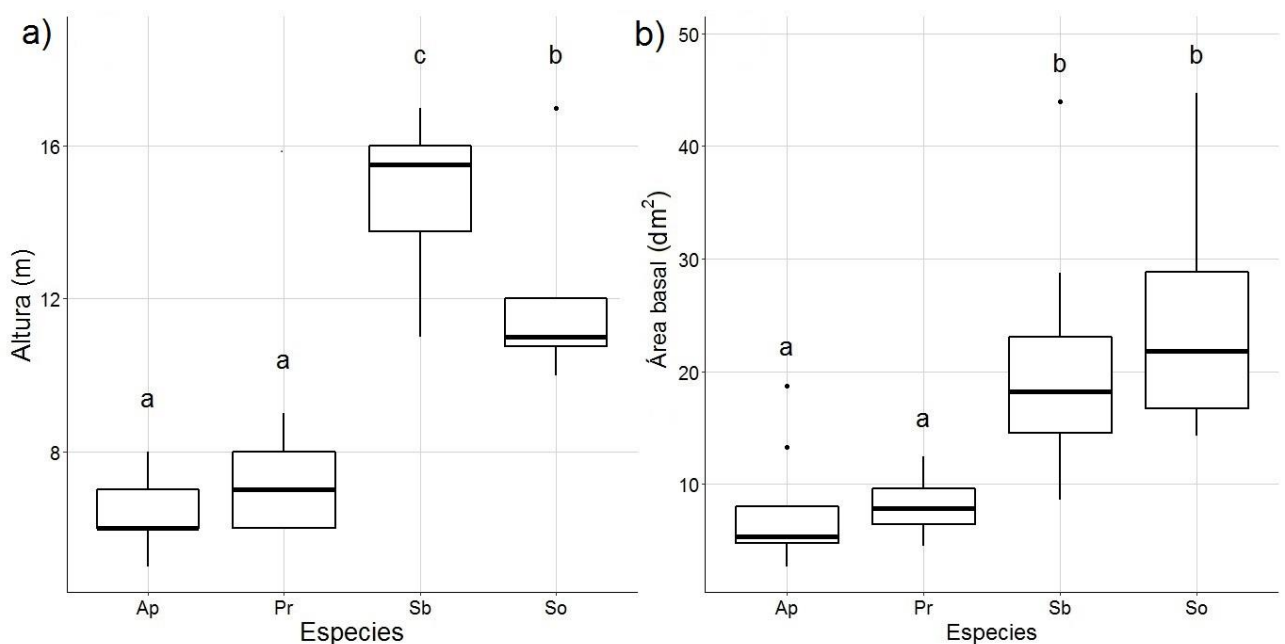


Figura 6: Diagrama de caja que muestra la Altura (metros) y el Área basal (decímetros cuadrados) de las cuatro especies de forófitos. Letras distintas indican diferencias significativas entre las especies. El diagrama consiste en una caja que abarca el percentil 25%, la mediana y el percentil 75%, los bigotes (superior e inferior) en cuyos extremos se encuentran los puntos mínimos y máximos y los puntos aislados que son valores atípicos. Ap = *Acacia praecox*, Pr = *Prosopis* spp., Sb = *Schinopsis balansae* y So = *Sideroxylon obtusifolium*.

En los 32 forófitos muestreados se encontraron 8885 individuos de 14 especies de epífitas pertenecientes a cuatro familias (Tabla 2, Figura 7). Bromeliaceae resultó ser la familia mejor representada en el quebrachal con ocho especies de las cuales siete son verdaderas epífitas (género *Tillandsia*) y una es facultativa (*Aechmea distichantha*). En la familia Cactaceae se encontraron cuatro especies de las cuales sólo una de ellas es epífita verdadera (*Rhipsalis aculeata*) y las tres restantes son epífitas accidentales (*Cereus forbesii*, *Cleistocactus baumanii* y *Harrisia martinii*). La familia Polypodiaceae está representada por una única especie de epífita verdadera (*Microgramma vacciniifolia*) y finalmente para la familia Anacardiaceae se encontró una plántula de *Schinopsis balansae* creciendo accidentalmente sobre un algarrobo (Tabla 2, Figura 7).

El género *Tillandsia* es el más representativo del quebrachal ya que la mitad de las especies encontradas pertenecen a este género (Tabla 2). Dentro del mismo, *Tillandsia recurvata* es la especie más abundante con el 68,88% del total de individuos censados, seguida por *Tillandsia bandensis* y *Tillandsia meridionalis* (Tabla 1).



Figura 7. Imágenes de las especies de epífitas encontradas en el quebrachal de la Cuña Boscosa Santafesina. a) *Tillandsia recurvata*, b) *Tillandsia bandensis*, c) *Tillandsia meridionalis*, d) *Tillandsia duratii*, e) *Tillandsia ixioides*, f) *Tillandsia tricholepis*, g) *Tillandsia loliacea*, h) *Aechmea distichantha*, i) *Rhipsalis aculeata*, j) *Cereus forbesii*, k) *Harrisia martinii*, l) *Cleistocactus baumanii*, m) *Microgramma vacciniifolia*, n) *Schinopsis balansae*.

Tabla 2. Abundancia total y por estado fenológico y de desarrollo de las especies de epífitas encontradas en distintos forófitos del quebrachal. J: Juvenil, V: Adulto vegetativo, R: Adulto reproductivo.

Familia	Especies	Abundancia	Estado			Tipo de epífita
			J	V	R	
Bromeliaceae	<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	6120	1535	1953	2632	Verdadera
	<i>Tillandsia bandensis</i> Baker	1367	129	809	429	Verdadera
	<i>Tillandsia meridionalis</i> Baker	704	185	479	40	Verdadera
	<i>Tillandsia duratii</i> Vis.	476	93	215	168	Verdadera
	<i>Tillandsia ixioides</i> Griseb.	40	3	24	13	Verdadera
	<i>Tillandsia tricholepis</i> Baker	35	1	10	24	Verdadera
	<i>Tillandsia loliacea</i> Mart. ex Schult. f.	26	0	1	25	Verdadera
	<i>Aechmea distichantha</i> Lem.	22	5	17	0	Facultativa
Cactaceae	<i>Rhipsalis aculeata</i> F.A.C Weber	41	0	15	26	Verdadera
	<i>Cleistocactus baumarii</i> (Lem.) Lem.	2	0	2	0	Accidental
	<i>Cereus forbesii</i> Otto ex C.F. Först.	1	0	1	0	Accidental
	<i>Harrisia martinii</i> (Labour.) Britton.	1	0	1	0	Accidental
Polypodiaceae	<i>Microgramma vacciniifolia</i> (Langsd. & Fisch.) Copel.	49	0	31	18	Verdadera
Anacardiaceae	<i>Schinopsis balansae</i> Engl.	1	1	0	0	Accidental

RELACIÓN ENTRE LOS CARACTERES ANALÍTICOS Y EL TAMAÑO DE LOS FORÓFITOS

La abundancia, la riqueza, la equitatividad y la diversidad de epífitas no estuvieron asociadas con el tamaño de los forófitos (altura y área basal) para ninguna de las especies de forófitos (Tabla 3, Figura 8 y 9).

Tabla 3. Resultados de los análisis de regresión lineal entre las variables que describen el tamaño de los árboles y los caracteres analíticos, para las cuatro especies de forófitos.

		Altura				Área basal			
		Abundancia	Riqueza	Equitatividad	Diversidad	Abundancia	Riqueza	Equitatividad	Diversidad
<i>A. praecox</i>	r^2	0,265	0,038	0,022	0,003	0,436	0,025	0,001	0,016
	β	-0,047	-0,108	0,029	0,019	0,010	-0,015	<0,001	-0,008
	t	-0,152	-1,110	0,370	0,133	0,207	-0,890	-0,053	-0,315
	P	0,883	0,306	0,723	0,898	0,844	0,400	0,959	0,763
<i>Prosopis spp.</i>	r^2	1,000	0,019	0,009	<0,001	1,000	<0,001	0,314	0,207
	β	-0,681	0,052	-0,019	0,007	0,271	0,002	-0,047	-0,079
	t	-0,662	0,625	-0,237	0,041	1,940	0,045	-1,658	-1,253
	P	0,111	0,556	0,821	0,968	0,089	0,965	0,148	0,257
<i>S. balansae</i>	r^2	1,000	0,003	0,280	0,110	1,000	0,059	0,024	0,270
	β	-0,086	-0,013	0,030	0,040	0,029	-0,010	-0,002	-0,011
	t	-0,622	-0,383	1,528	0,861	1,390	-2,160	-0,381	-1,490
	P	0,563	0,716	0,177	0,422	0,230	0,074	0,717	0,187
<i>S. obtusifolium</i>	r^2	0,938	0,053	0,175	0,006	0,184	0,011	0,039	0,005
	β	0,070	0,037	-0,015	-0,006	0,004	0,004	-0,002	-0,001
	t	1,011	1,679	-1,126	-0,198	0,251	0,658	-0,496	-0,181
	P	0,368	0,151	0,303	0,849	0,811	0,537	0,638	0,862

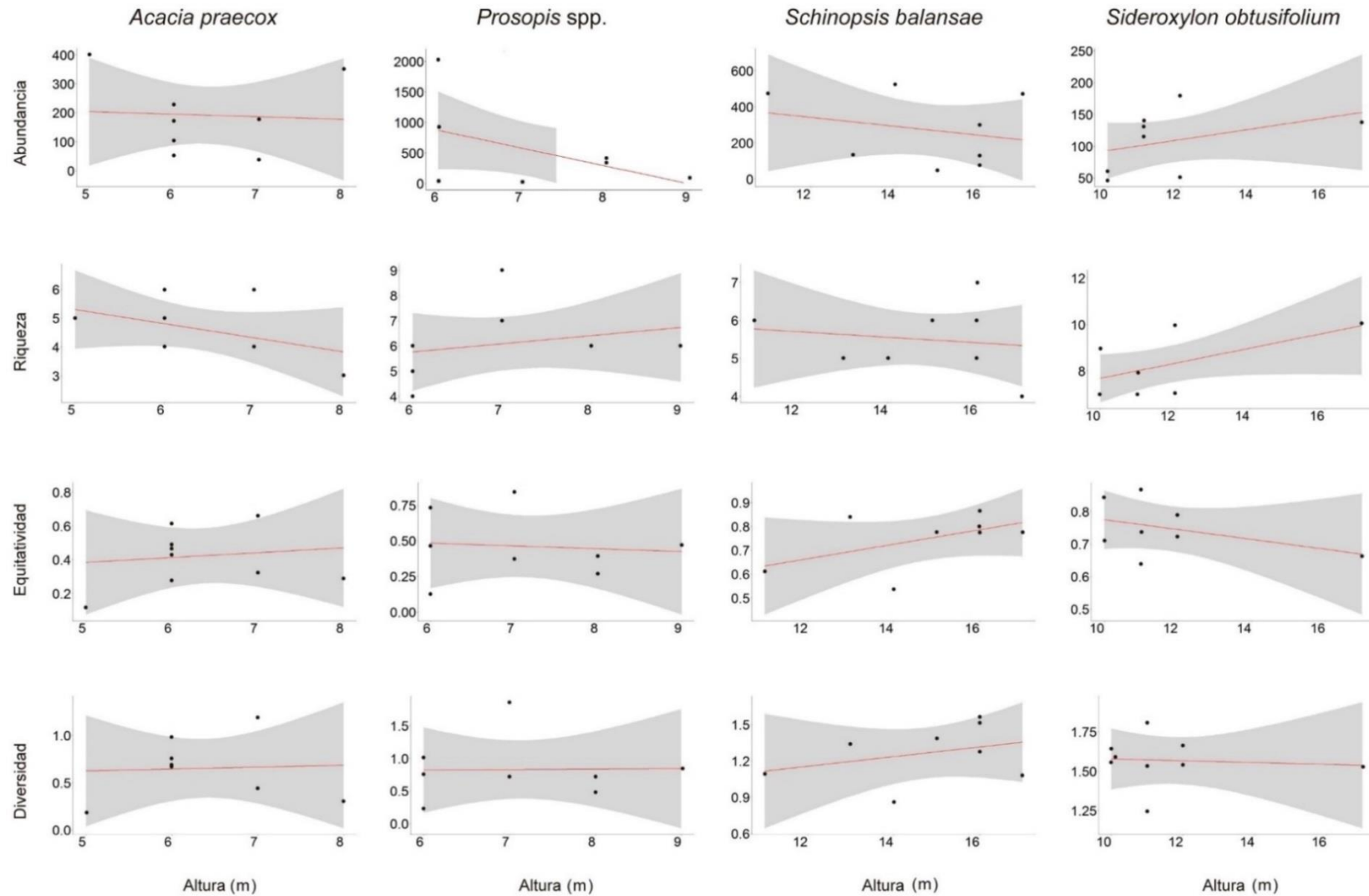


Figura 8. Curvas de regresión entre las variables en estudio y la altura (metros) para las cuatro especies de forófitos. El área gris está formada por los intervalos de confianza y los puntos negros constituyen los forófitos. Notar que las escalas del eje “y” difieren entre las especies.

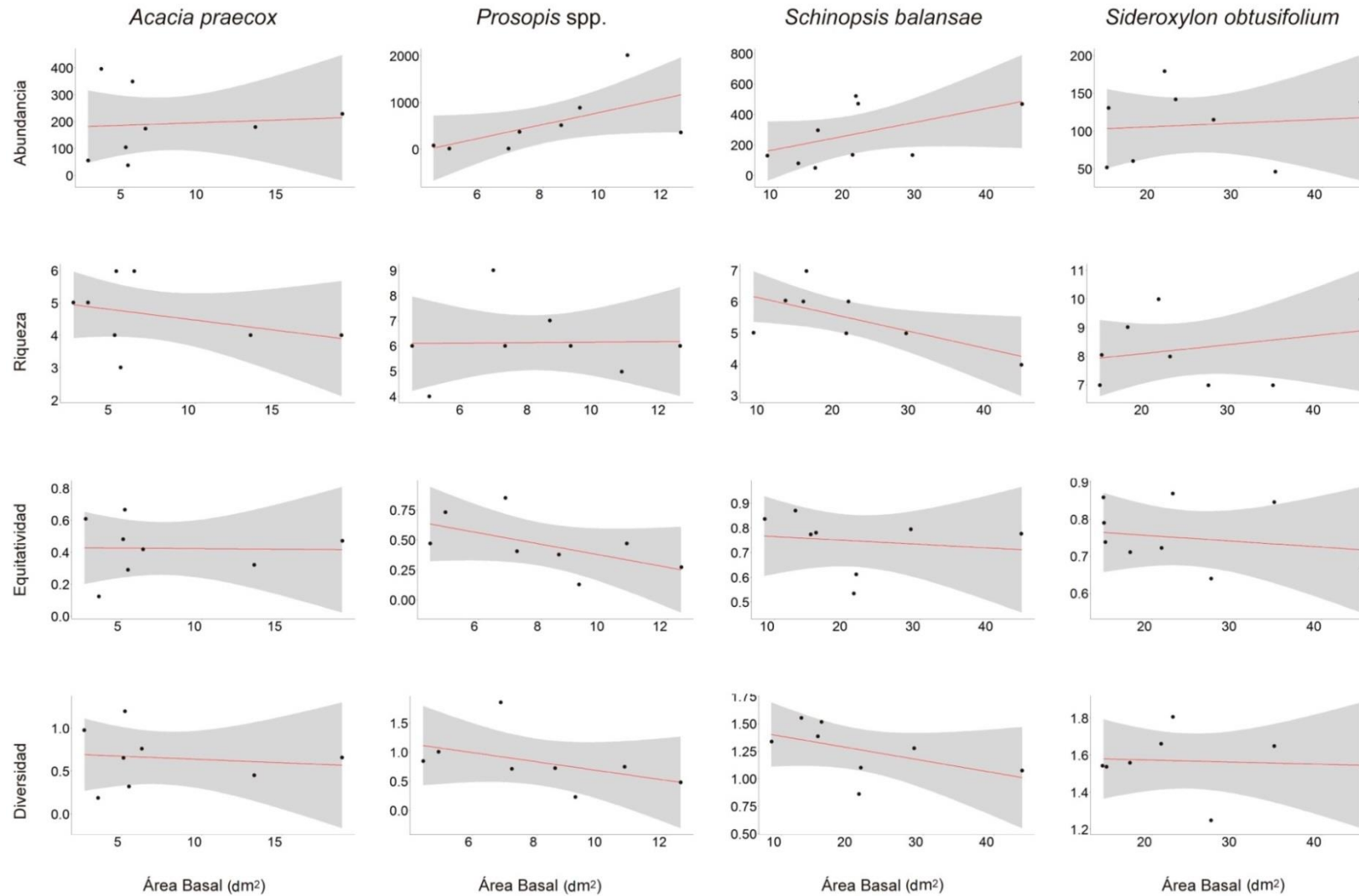


Figura 9. Curvas de regresión entre las variables en estudio y el área basal (decímetros cuadrados) para las cuatro especies de forófitos. El área gris está formada por los intervalos de confianza y los puntos negros constituyen los forófitos. Notar que las escalas del eje “y” difieren entre las especies.

CURVAS DE ACUMULACIÓN DE LAS ESPECIES E ÍNDICES CHAO

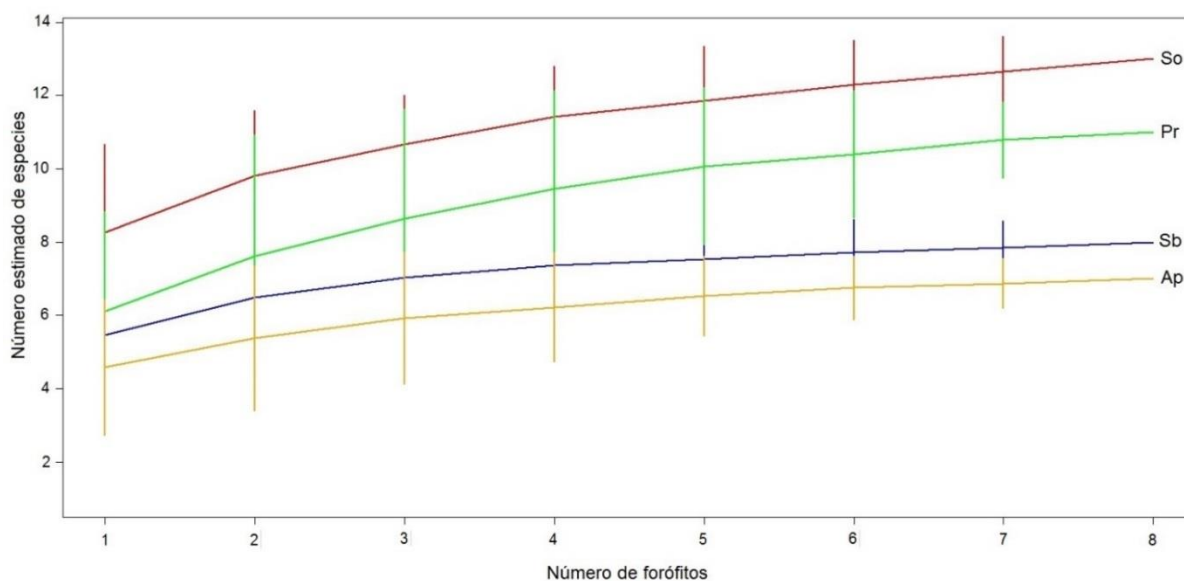


Figura 10. Curvas de acumulación de especies. Ap = *Acacia praecox*, Pr = *Prosopis* spp., Sb = *Schinopsis balansae* y So = *Sideroxylon obtusifolium*. Las líneas verticales indican el número mínimo y máximo de especies de epífitas que tendrían para un determinado número de forófitos.

La Figura 10 muestra las curvas de acumulación de especies de epífitas de las cuatro especies de forófitos. El número total de especies registradas para *S. obtusifolium* y *Prosopis* spp. fue significativamente superior al de *S. balansae* y *A. praecox*. Todas las curvas aparentan saturarse, es decir, que un aumento en el número de forófitos no resultaría en un aumento en el número de especies de epífitas. Para *A. praecox* y *S. balansae*, la riqueza observada de especies (i.e. curva de acumulación) es similar a la esperada mediante los índices Chao I y Chao II, mientras que para *Prosopis* spp. y *S. obtusifolium* las riquezas obtenidas por las curvas de acumulación son menores a las estimadas por los índices (Tabla 4).

En la observación de presencia o ausencia de epífitas vasculares realizada en los individuos de las demás especies arbóreas que componen el quebrachal no se encontró ninguna especie de epífita vascular diferente a las registradas en las cuatro especies de forófitos seleccionadas.

Tabla 4. Valores observados (curva de acumulación) y esperados (Chao I y Chao II) de la riqueza de especies epífitas en cada especie de forófito.

	Observado	Chao I	Chao II
<i>A. praecox</i>	7	7	7
<i>Prosopis</i> spp.	11	12	15,5
<i>S. balansae</i>	8	8	8
<i>S. obtusifolium</i>	13	15	16

ESTADO FENOLÓGICO Y DESARROLLO

En la Figura 11 se puede observar la abundancia en distintos estados fenológicos y de desarrollo de las epífitas encontradas en el quebrachal. No se tuvieron en cuenta las siguientes epífitas accidentales: *Cleistocactus baumanii*, *Cereus forbesii*, *Harrisia martinii* y *Schinopsis balansae*, ya que su abundancia era igual o menor a dos. La mayoría de las que estaban en estado reproductivo poseían fruto, sólo algunos individuos de *T. ixioides* y de *T. duratii* se encontraban en floración durante el mes de agosto cuando se realizó el muestreo. Sólo *T. recurvata*, *T. bandensis*, *T. duratii* y *T. meridionalis* tuvieron abundante cantidad de individuos repartidos en los tres estados fenológicos.

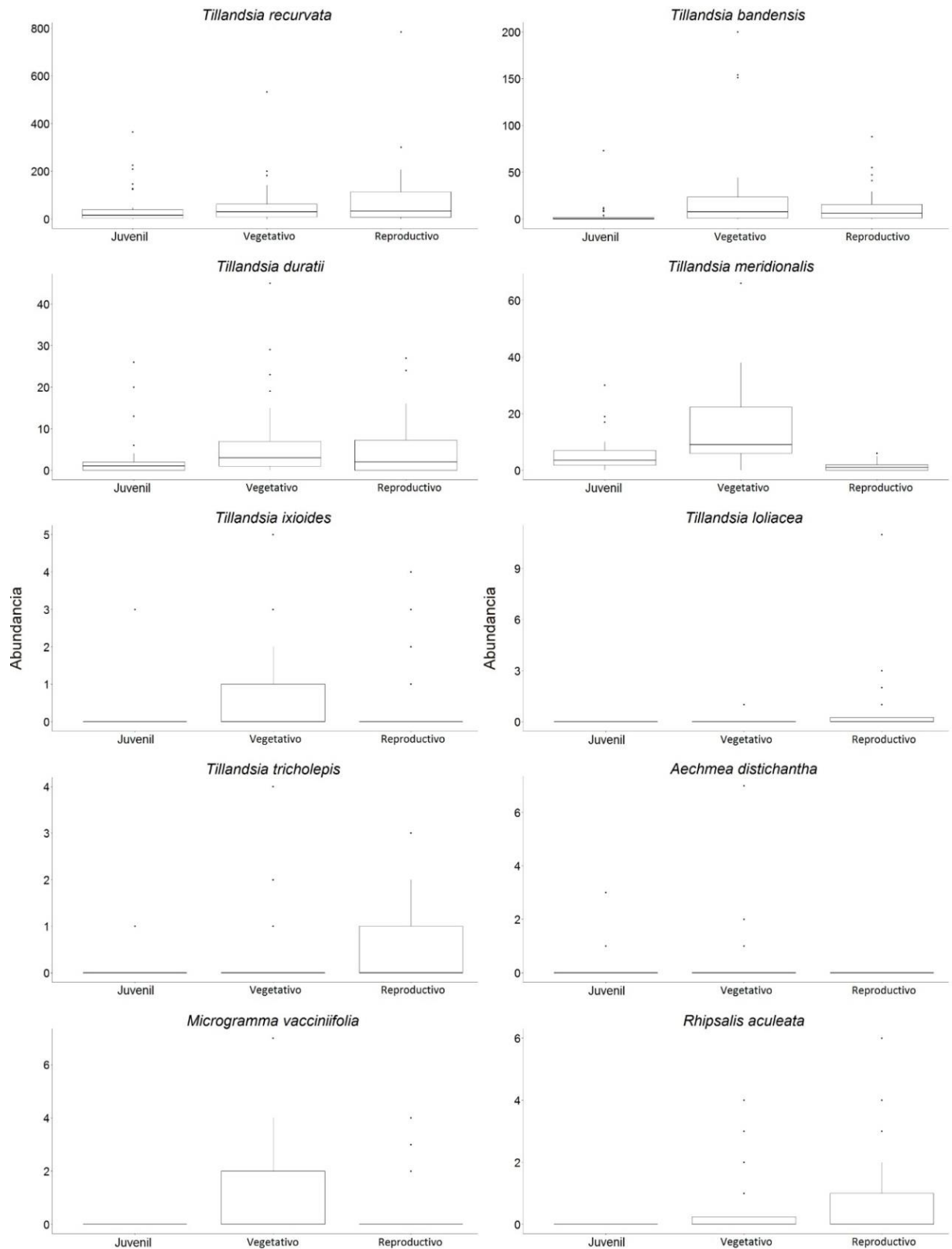


Figura 11. Abundancia por árbol de las especies de epífitas en cada estado fenológico y de desarrollo. El diagrama consiste en una caja que abarca el percentil 25%, la mediana y el percentil 75%, los bigotes (superior e inferior) en cuyos extremos se encuentran los puntos mínimos y máximos y los puntos aislados que son valores atípicos. Notar que las escalas del eje “y” difieren entre las especies.

CARACTERES ANALÍTICOS: ABUNDANCIA, RIQUEZA, EQUITATIVIDAD Y DIVERSIDAD

Se observaron diferencias significativas entre especies de forófitos para la abundancia, riqueza, equitatividad y diversidad de epífitas (Tabla 5). En la Figura 12 se puede observar que en *Prosopis* spp. se encontró la mayor cantidad de epífitas marcando una diferencia significativa con respecto a los individuos de *S. obtusifolium*. Sin embargo, fue en esta última especie en la que se halló el valor más alto de riqueza distinguiéndose significativamente de las demás. La equitatividad y la diversidad fueron mayores en los forófitos del estrato superior.

Tabla 5. Resultados de los modelos lineales generalizados de las variables estudiadas entre las especies de forófitos. Valores de *P* en negrita indican diferencias significativas.

	Valor de F	Grados de libertad	<i>P</i>
Abundancia	3,51	3, 28	0,028
Riqueza	12,77	3, 28	<0,001
Equitatividad	9,58	3, 28	<0,001
Diversidad	13,14	3, 28	<0,001

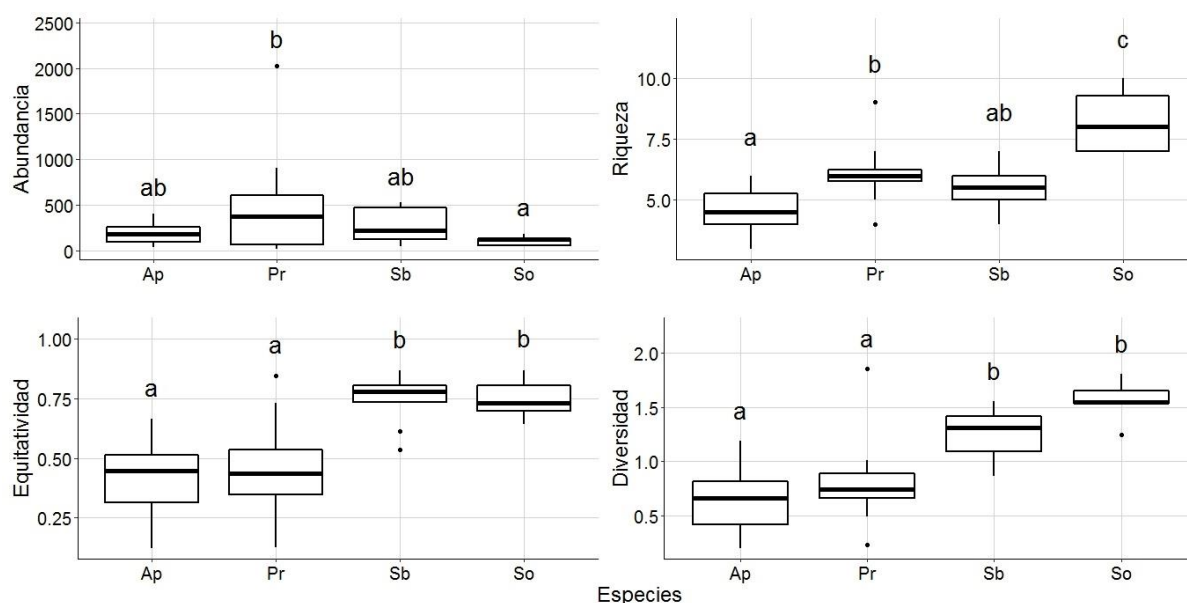


Figura 12. Abundancia, riqueza, equitatividad y diversidad de epífitas para cada especie de forófito. Letras distintas indican diferencias significativas entre las especies de forófitos. El diagrama consiste en una caja que abarca el percentil 25%, la mediana y el percentil 75%, los bigotes (superior e inferior) en cuyos extremos se encuentran los puntos mínimos y máximos y los puntos aislados que son valores atípicos. Ap = *Acacia praecox*, Pr = *Prosopis* spp., Sb = *Schinopsis balansae* y So = *Sideroxylon obtusifolium*. Las especies están ordenadas según estratos: Ap y Pr (estrato inferior), Sb y So (estrato superior).

COMPARACIÓN DE CARACTERES ANALÍTICOS ENTRE ZONAS Y TIPOS DE RAMAS PARA LA MISMA ESPECIE DE FORÓFITO

Zonas

En la Figura 13 se puede observar cómo varía la abundancia, la riqueza, la equitatividad y la diversidad de las especies de epífitas en cada una de las zonas de las especies de forófitos.

Para todas las especies epífitas, la abundancia tiende a aumentar hacia la Zona IV en todos los forófitos. La Zona I es la de menor abundancia, seguida por la Zona II donde el pequeño aumento no evidencia una diferencia estadísticamente significativa con la I pero se asemeja mucho a la Zona III, la cual sí difiere de la Zona I y finalmente la Zona IV es la que posee la mayor cantidad de epífitas y difiere significativamente con respecto a las demás (Tabla 6).

En la riqueza también se puede observar un patrón que se repite en las cuatro especies de forófitos. En el mismo, la cantidad de especies tiende a aumentar hacia la Zona IV, aunque es más variable entre las zonas que la abundancia. En *A. praecox* encontramos que la mayor riqueza se encuentra en la Zona IV. En *Prosopis* spp. observamos algo parecido a lo que ocurre con *A. praecox* ya que la Zona IV presenta mayor riqueza que las Zonas I y II, no así con la Zona III. Además, también se observa que hay diferencias entre la Zona III y la I. En *S. balansae* visualizamos que la Zona IV es la que posee mayor riqueza de epífitas, aunque también la Zona III se destaca ya que tiene mayor número de especies que las Zonas I y II. Finalmente, en *S. obtusifolium* (forófito que presentó la mayor riqueza de epífitas en general) las Zonas II, III y IV presentan diferencias significativas con la Zona I que es la que posee menor riqueza, a su vez también se observa que la Zona IV difiere con la Zona II (Tabla 6).

En la equitatividad observamos que no existen diferencias significativas entre las zonas de los forófitos del estrato inferior (*A. praecox* y *Prosopis* spp.). En *S. balansae* notamos que la Zona II difiere de la Zona I y que las Zonas III y IV poseen mayor equitatividad que las dos primeras. Finalmente, en *S. obtusifolium* ocurre que las Zonas II y III tienen mayor equitatividad que la Zona I, no así la Zona IV (Tabla 6).

En cuanto a la diversidad cada especie de forófito se comporta de manera diferente. En *A. praecox* la Zona IV tiene mayor diversidad que la I y la III, en *Prosopis* spp. no existen diferencias significativas entre zonas, en *S. balansae* la

Zona II tiene mayor diversidad que la zona I, pero menor que las Zonas III y IV. Finalmente, en *S. obtusifolium* las Zonas II, III y IV tienen mayor diversidad de especies que la Zona I pero no hay diferencias entre ellas (Tabla 6).

Tabla 6. Resultados de los modelos lineales generalizados de las variables estudiadas entre las zonas para las cuatro especies de forófitos. Valores de *P* en negrita indican diferencias significativas. gl =grados de libertad de las especies.

Variables	gl	<i>A. praecox</i>		<i>Prosopis spp.</i>		<i>S. balansae</i>		<i>S. obtusifolium</i>	
		χ^2	<i>P</i>	χ^2	<i>P</i>	χ^2	<i>P</i>	χ^2	<i>P</i>
Abundancia	3	84,8	<0,001	102,1	<0,001	221,4	<0,001	142,7	<0,001
Riqueza	3	43,2	<0,001	34,8	<0,001	73,3	<0,001	50,1	<0,001
Equitatividad	3	4,2	0,244	5,4	0,1	4936,8	<0,001	12,4	0,006
Diversidad	3	15,3	0,002	6,287	0,1	4976,6	<0,001	19,3	<0,001

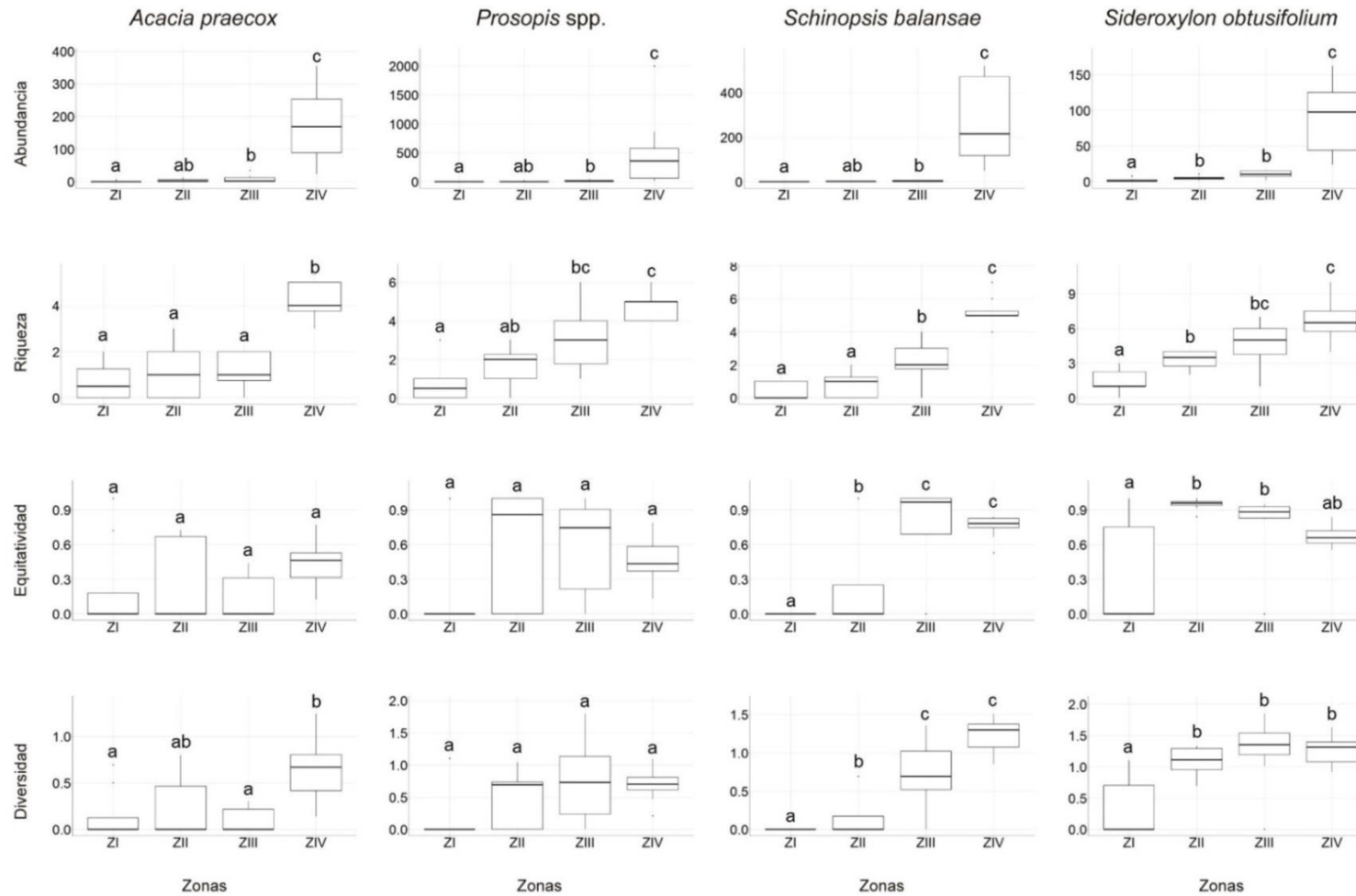


Figura 13. Abundancia, riqueza, equitatividad y diversidad de epífitas en cada zona para las cuatro especies de forófitos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las zonas de una misma especie. El diagrama consiste en una caja que abarca el percentil 25%, la mediana y el percentil 75%, los bigotes (superior e inferior) en cuyos extremos se encuentran los puntos mínimos y máximos y los puntos aislados que son valores atípicos. Notar que las escalas del eje “y” difieren entre las variables analizadas.

Ramas

En la Figura 14 se puede observar cómo varía la abundancia, la riqueza, la equitatividad y la diversidad de las cuatro especies de forófitos entre ramas secas y vivas.

En cuanto a la abundancia, *A. praecox* no posee diferencias significativas entre las ramas secas y vivas de sus individuos; en cambio *Prosopis* spp., *S. balansae* y *S. obtusifolium* sí presentan. Mientras que *Prosopis* spp. posee significativamente mayor cantidad de epífitas en las ramas secas (Figura 2-c), los forófitos del estrato superior poseen mayor abundancia de epífitas en las ramas vivas (Tabla 7). En la riqueza se observa el mismo patrón que ocurre con la abundancia. Con respecto a la equitatividad no se encontraron diferencias significativas entre los tipos de ramas para ninguna de las especies de forófitos. Finalmente, en la diversidad sólo se encontró diferencia en *S. obtusifolium*, donde las ramas vivas tuvieron valores más altos que las ramas secas.

Tabla 7. Resultados de los modelos lineales generalizados de las variables estudiadas entre las ramas para las cuatro especies de forófitos. Valores de *P* en negrita indican diferencias significativas. gl =grados de libertad de las especies.

Variables	gl	<i>A. praecox</i>		<i>Prosopis</i> spp.		<i>S. balansae</i>		<i>S. obtusifolium</i>	
		χ^2	<i>P</i>	χ^2	<i>P</i>	χ^2	<i>P</i>	χ^2	<i>P</i>
Abundancia	3	0,6	0,4	14,9	<0,001	21	<0,001	22,4	<0,001
Riqueza	3	1,4	0,2	7,4	0,006	4,5	0,033	17,2	<0,001
Equitatividad	3	0,4	0,5	0,2	0,7	0,4	0,5	1,8	0,2
Diversidad	3	0,6	0,4	0,004	0,9	1,9	0,2	10,3	0,001

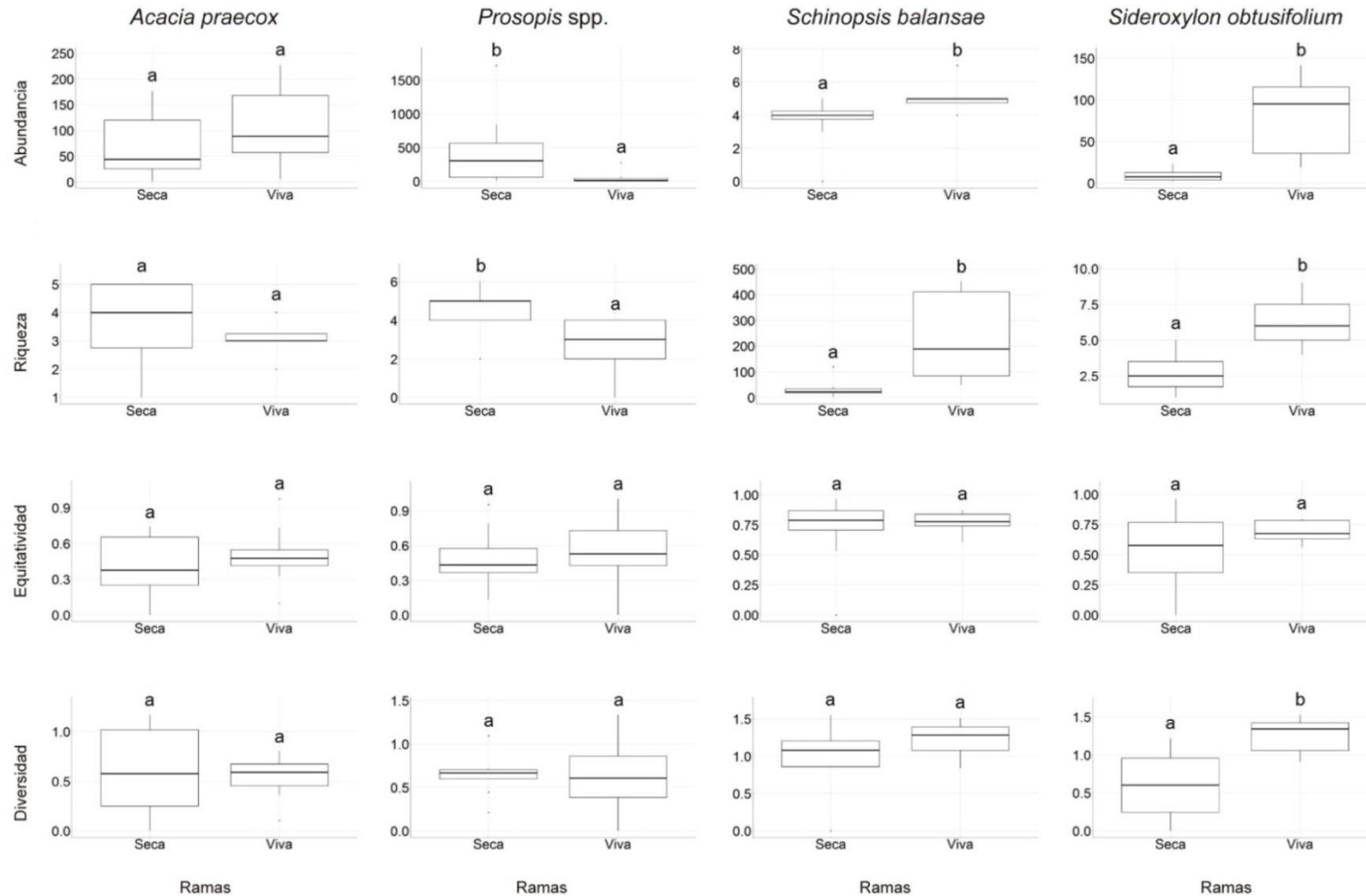


Figura 14. Abundancia, riqueza, equitatividad y diversidad de epífitas en ramas secas o vivas para las cuatro especies de forófitos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tipos de ramas. El diagrama consiste en una caja que abarca el percentil 25%, la mediana y el percentil 75%, los bigotes (superior e inferior) en cuyos extremos se encuentran los puntos mínimos y máximos y los puntos aislados que son valores atípicos. Notar que las escalas del eje “y” difieren entre las variables analizadas.

COMPOSICIÓN DE ESPECIES

Sólo tres especies de epífitas (*T. recurvata*, *T. duratii* y *T. meridionalis*) fueron encontradas en los 32 ejemplares de las cuatro especies de forófitos. El análisis del valor indicador de las especies dio como resultado que *A. distichantha* y *T. loliacea* están significativamente asociadas a *S. obtusifolium* (Tabla 8, Figura 15).

Tabla 8. Valor indicador de especies epífitas (VI), sobre la base de su abundancia relativa y frecuencia relativa en cada especie de forófito. Ap = *Acacia praecox*, Pr = *Prosopis* spp., Sb = *Schinopsis balansae* y So = *Sideroxylon obtusifolium*. Se indican los valores promedio estimados y su desvío estándar, y los resultados del Test de Monte Carlo. Valores en negrita indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

Epífitas	N	Abundancia relativa (%)				Frecuencia relativa (%)				Valor observado(VI)	Valor Promedio	Desvío estándar	P
		Ap	Pr	Sb	So	Ap	Pr	Sb	So				
<i>A. distichantha</i>	22	0	5	0	95	0	13	0	50	47,7	16,2	8,42	0,0122
<i>C. baumanii</i>	2	0	0	0	100	0	0	0	13	12,5	12,5	0,18	1
<i>C. forbesii</i>	1	0	0	0	100	0	0	0	13	12,5	12,5	0,18	1
<i>H. martinii</i>	1	0	0	0	100	0	0	0	13	12,5	12,5	0,18	1
<i>S. balansae</i>	1	0	100	0	0	0	13	0	0	12,5	12,5	0,18	1
<i>T. loliacea</i>	26	12	8	0	81	13	25	0	63	50,5	20,5	9,10	0,0108

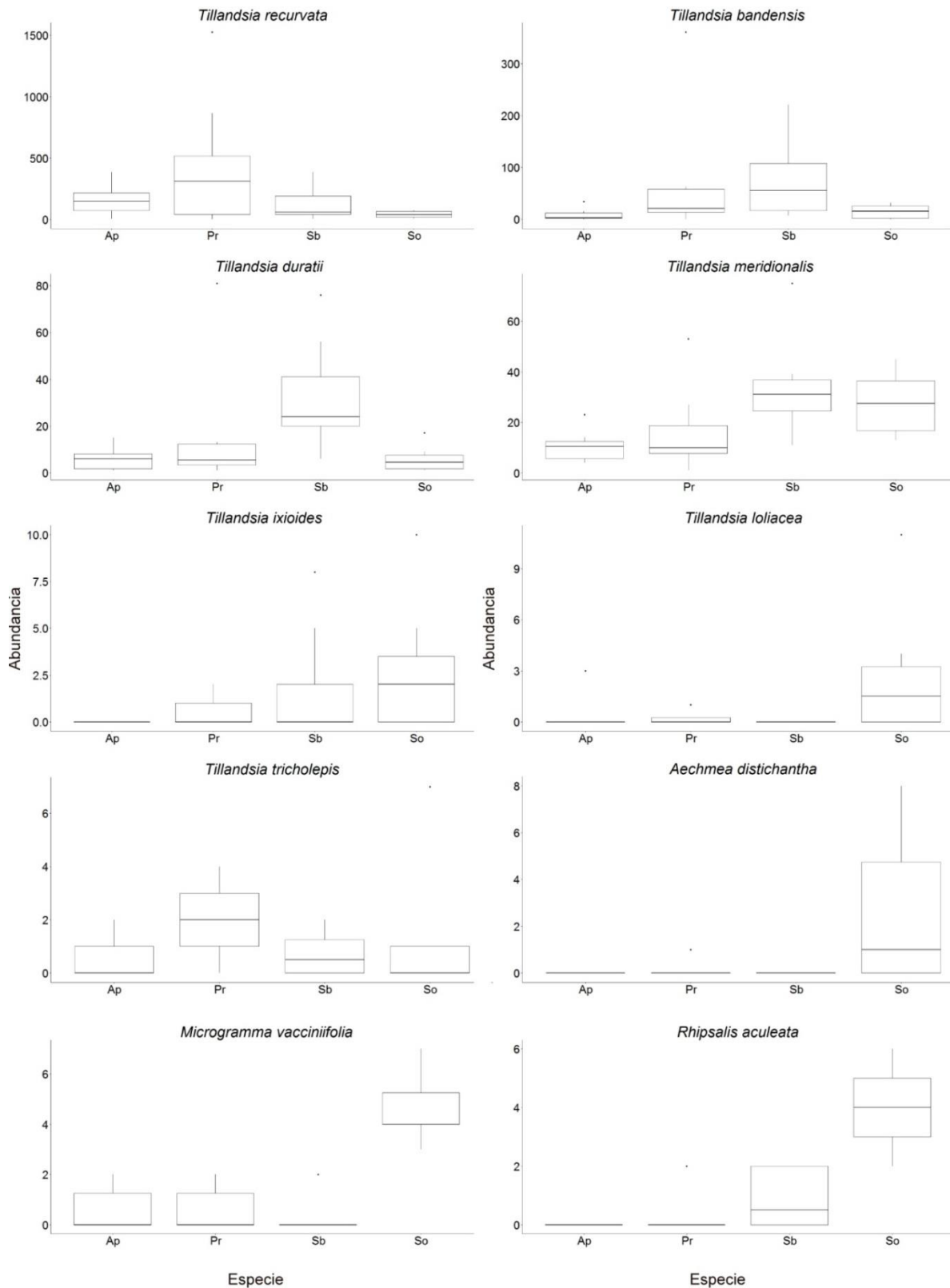


Figura 15. Abundancia de las diferentes epífitas para cada especie de forófito. No se tuvieron en cuenta aquellas especies epífitas cuya abundancia era menor o igual a 2. El diagrama consiste en una caja que abarca el percentil 25%, la mediana y el percentil 75%, los bigotes (superior e inferior) en cuyos extremos se encuentran los puntos mínimos y máximos y los puntos aislados que son valores atípicos. Ap = *Acacia praecox*, Pr = *Prosopis* spp., Sb = *Schinopsis balansae* y So = *Sideroxylon obtusifolium*. Notar que las escalas del eje “y” difieren entre las especies de epífitas.

Mediante un análisis MRPP (Multi-Response Permutation Procedure) se verificó que existen diferencias significativas en la composición de especies epífitas entre especies de forófitos ($P=0,01$). Sólo *Sideroxylon obtusifolium*, mostró diferencias con respecto a las demás especies de forófitos (Tabla 9). En el gráfico de la Figura 16 se observa cómo se dispersan las especies de forófitos en base a su composición florística de epífitas, proveniente de un análisis de ordenamiento RA (Reciprocal Averaging). Se puede notar que *S. obtusifolium* (triángulos de color rosado) se separa de las demás especies ya que entre sus epífitas posee especies como *A. distichantha*, *T. loliacea*, las tres especies de cactus accidentales, *M. vacciniifolia* y *R. aculeata* que se encuentran a la derecha del eje dos por encima del eje uno. *Schinopsis balansae* (triángulos de color celeste) se caracteriza por poseer gran abundancia de las especies *T. duratii* y *T. bandensis* ubicadas debajo del eje uno. *Acacia praecox* (triángulos de color rojo) y *Prosopis* spp. (triángulos de color verde) comparten a la especie de epífita *T. recurvata* con gran cantidad de individuos que los ubica a la izquierda del eje dos. Sin embargo, se pueden observar dos triángulos verdes ubicados uno por encima del eje uno y otro por debajo del mismo eje. La ubicación del primer triángulo se debe a que un forófito de *Prosopis* spp. presentó abundantes individuos de *T. tricholepis*, mientras que la ubicación del segundo se debe posiblemente a que otro forófito de *Prosopis* spp. tuvo abundantes individuos de *T. duratii* y *T. bandensis*.

Tabla 9. Resultados de los análisis de MRPP que muestra las diferencias en la composición de especies epífitas entre forófitos. Ap = *Acacia praecox*, Pr = *Prosopis* spp., Sb = *Schinopsis balansae* y So = *Sideroxylon obtusifolium*. Letras distintas entre forófitos indican diferencias significativas ($P<0,05$).

	Forófitos			
	<i>A. praecox</i>	<i>Prosopis</i> spp	<i>S. balansae</i>	<i>S. obtusifolium</i>
Contraste	a	a	a	b

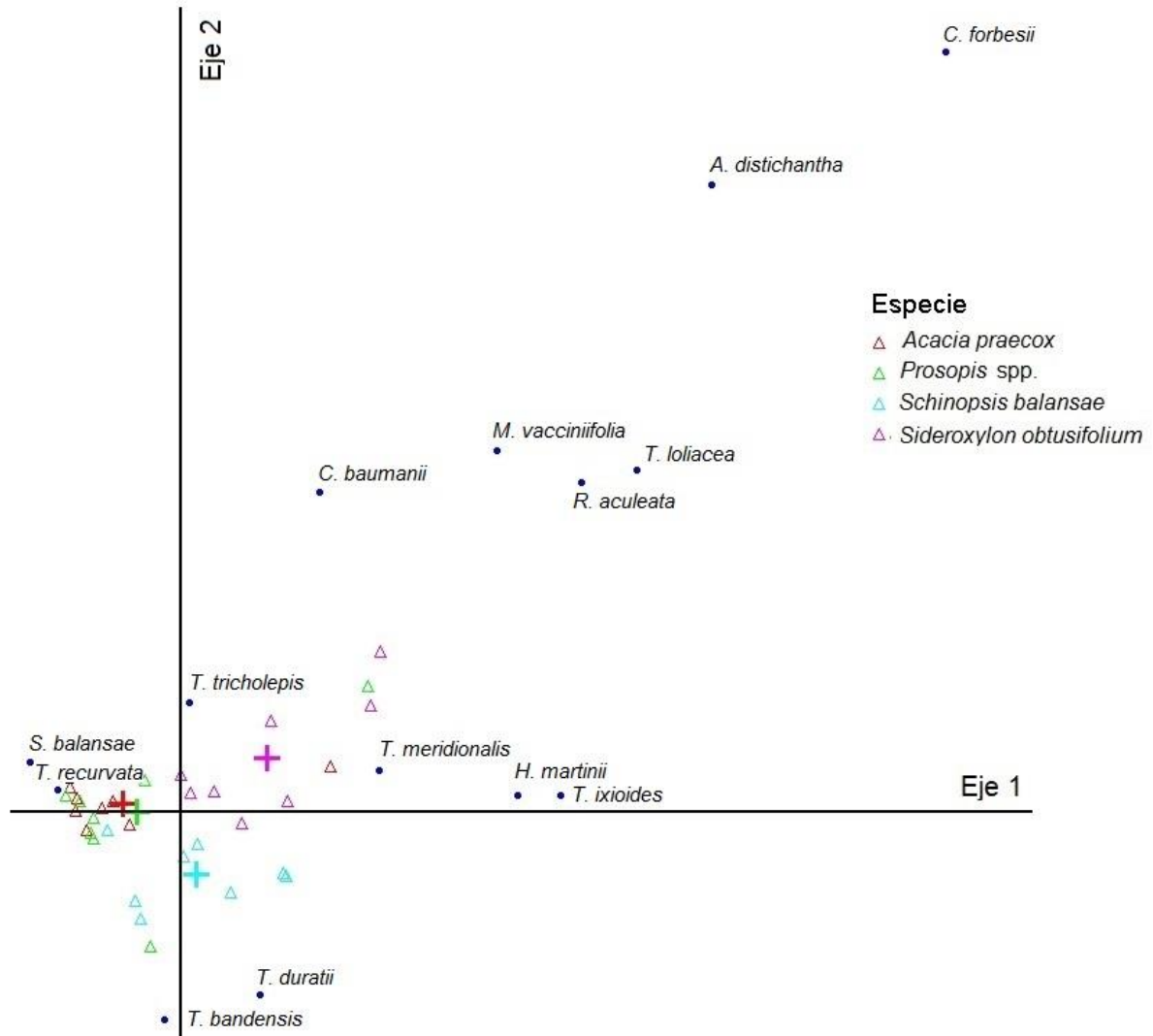


Figura 16. Diagrama de dispersión sobre el plano de los ejes uno y dos del análisis de correspondencia de los forófitos de las distintas especies arbóreas (triángulos de color) y las especies de epífitas (puntos azules). Los símbolos "+", del mismo color que los triángulos, corresponden a los centroides de cada especie de forófito.

Composición por zonas

Los resultados de comparar la composición florística de epífitas, en términos de abundancia de cada una de ellas, entre las cuatro zonas de un mismo forófito, muestran que para las cuatro especies la Zona IV es significativamente diferente a las demás. Si se observa la Figura 17 se puede notar que, en la mayoría de las epífitas, sobre todo en las más comunes (*T. recurvata*, *T. bandensis*, *T. duratii*, *T. meridionalis*), la mayor abundancia se registra en esa zona. La Zona III también se

diferencia, en las cuatro especies de forófitos, de la zona I en donde se encontraron pocas especies de epífitas y con un bajo número de individuos (Tabla 10, Figura 17).

En *A. praecox* y *S. balansae* no ocurren otras diferencias además de las mencionadas con las Zonas III y IV. En *Prosopis* spp. se suma que la Zona II se diferencia de la zona I. Finalmente, en *S. obtusifolium* la Zona III adquiere importancia ya que *A. distichantha*, *M. vacciniifolia*, *R. aculeata* y *T. ixioides* tienen gran cantidad de individuos en esa zona, esto hace que sea significativamente diferente a las zonas I y II. A su vez estas dos zonas también son significativamente diferentes entre sí (Tabla 10, Figura 17).

Tabla 10. Resultados de Multiv. Para cada especie de forófito, letras distintas indican diferencias significativas entre las zonas. Ap= *Acacia praecox*, Pr= *Prosopis* spp., Sb= *Schinopsis balansae*, So= *Sideroxylon obtusifolium*.

Forófitos	Zonas			
	I	II	III	IV
<i>A. praecox</i>	a	ab	b	c
<i>Prosopis</i> spp	a	b	b	c
<i>S. balansae</i>	a	ab	b	c
<i>S. obtusifolium</i>	a	b	c	d

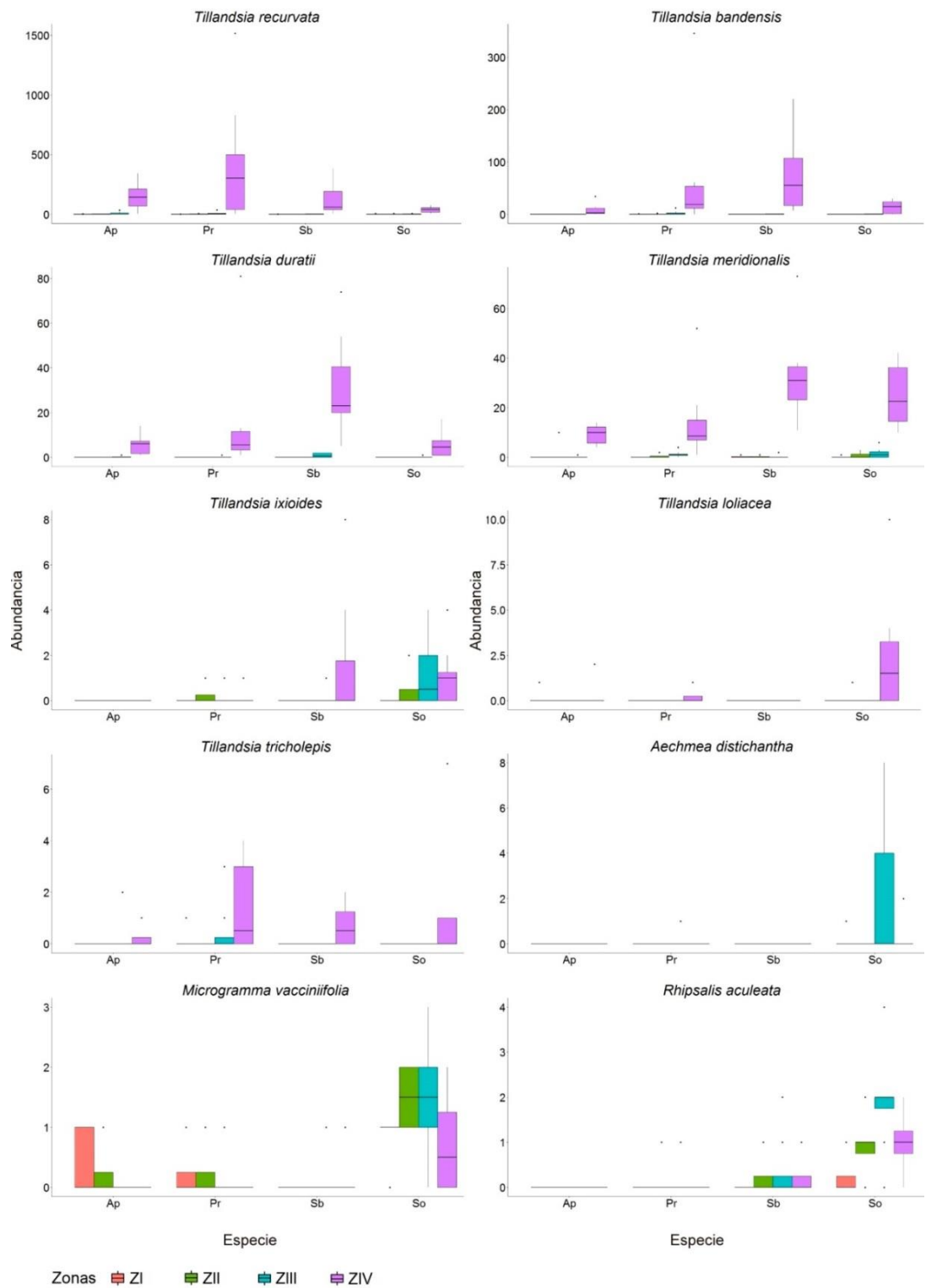


Figura 17. Abundancia de las especies de epífitas para cada zona en las cuatro especies de forófitos. El diagrama consiste en una caja que abarca el percentil 25%, la mediana y el percentil 75%, los bigotes (superior e inferior) en cuyos extremos se encuentran los puntos mínimos y máximos y los puntos aislados que son valores atípicos. Ap = *Acacia praecox*, Pr = *Prosopis* spp., Sb = *Schinopsis balansae* y So = *Sideroxylon obtusifolium*. No se tuvieron en cuenta aquellas especies cuya abundancia era menor a dos inclusive. Notar que las escalas del eje “y” difieren entre las especies de epífitas. Las especies están ordenadas según estratos: Ap y Pr (estrato inferior), Sb y So (estrato superior).

Composición por ramas

Los resultados de comparar la abundancia de las diferentes especies de epífitas entre las ramas secas y las ramas vivas de la Zona IV de cada una de las especies de forófitos muestra que en *A. praecox* no hay diferencias significativas, mientras que en *Prosopis* spp., *S. balansae* y *S. obtusifolium* las diferencias entre los tipos de ramas son significativas (Tabla 11, Figura 18).

En *Prosopis* spp., las especies *T. recurvata*, *T. bandensis*, *T. meridionalis*, *T. duratii* y *T. tricholepis* poseen mayor abundancia en ramas secas, mientras que en *S. balansae* las mismas especies tienen mayor abundancia en ramas vivas además de *T. ixioides*. En *S. obtusifolium* ocurre lo mismo que en *S. balansae*, pero se agregan *T. loliacea*, *M. vacciniifolia* y *R. aculeata* a las especies de epífitas con mayor abundancia en ramas vivas (Figura 18).

Tabla 11. Resultados del Multiv. Letras distintas indican diferencias significativas entre las ramas vivas y secas para cada especie de forófito. Ap = *Acacia praecox*, Pr = *Prosopis* spp., Sb = *Schinopsis balansae* y So = *Sideroxylon obtusifolium*.

Forófitos	Ramas	
	Seca	Viva
<i>A. praecox</i>	a	a
<i>Prosopis</i> spp.	a	b
<i>S. balansae</i>	a	b
<i>S. obtusifolium</i>	a	b

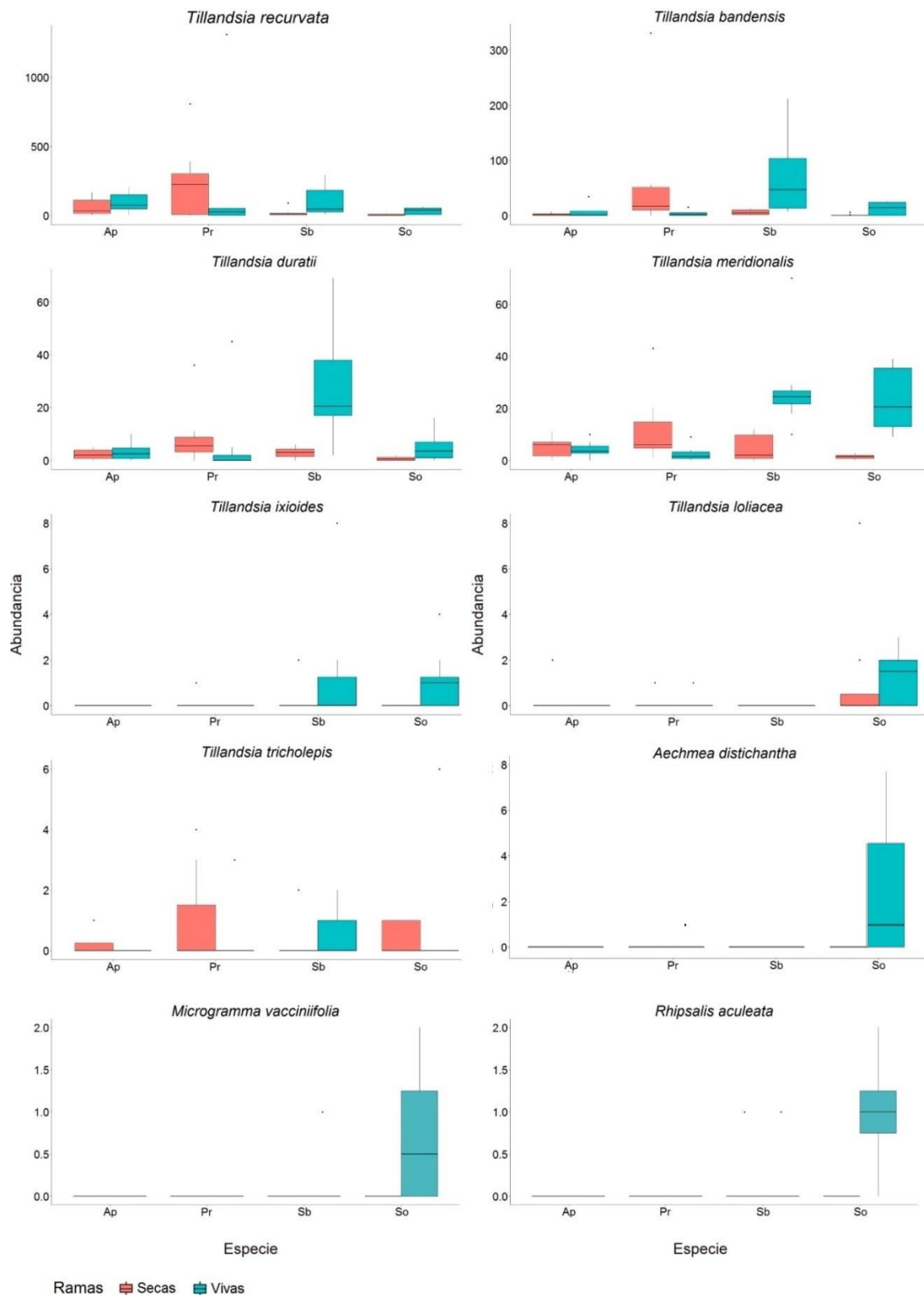


Figura 18. Abundancia de las especies de epífitas para ramas vivas y secas en las cuatro especies de forófitos. El diagrama consiste en una caja que abarca el percentil 25%, la mediana y el percentil 75%, los bigotes (superior e inferior) en cuyos extremos se encuentran los puntos mínimos y máximos y los puntos aislados que son valores atípicos. Ap = *Acacia praecox*, Pr = *Prosopis* spp., Sb = *Schinopsis balansae* y So = *Sideroxylon obtusifolium*. No se tuvieron en cuenta aquellas especies cuya abundancia era menor a dos inclusive. Notar que las escalas del eje “y” difieren entre las especies de epífitas.

DISCUSIÓN

En el quebrachal de la Cuña Boscosa Santafesina, se encontraron 14 especies de epífitas vasculares (nueve verdaderas, una facultativa y cuatro accidentales) pertenecientes a ocho géneros diferentes de los cuales sólo cuatro comprenden a epífitas verdaderas. Según las curvas de acumulación de especies de epífitas para cada forófito y los índices Chao I y II el esfuerzo de muestreo realizado en el quebrachal fue el adecuado, además es importante destacar que en la observación de presencia/ausencia de epífitas realizada sobre otras especies de árboles no se encontraron especies diferentes a las censadas en los cuatro forófitos elegidos.

La distribución geográfica en Argentina de las especies de epífitas encontradas en el trabajo es bastante similar para todas ellas. Se las puede encontrar en las provincias de Chaco, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Jujuy, La Rioja, Misiones, Salta, Santiago del Estero, Santa Fe y Tucumán. *Tillandsia recurvata*, *T. bandensis* y *M. vacciniifolia* son las especies que tienen distribución más austral llegando hasta la provincia de Buenos Aires (<http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/Especies.asp>). Además de Argentina, las epífitas censadas también se encuentran en Bolivia, Paraguay, sur de Brasil y Uruguay. *Tillandsia recurvata* es un caso particular porque su distribución se extiende hasta el sur de Estados Unidos (<http://www.floraargentina.edu.ar/>).

Para la provincia de Santa Fe, también están registradas las epífitas vasculares *Tillandsia aëranthos* (Loisel.) L.B. Sm., *Campylocentrum neglectum* (Rchb. f. & Warm.) Cogn., *Peperomia aceroana* C. DC. y *Peperomia catharinae* Miq. (Pensiero et al., 2006). Ninguna de ellas fue encontrada en el quebrachal, por lo tanto, en este trabajo se encontró el 70% de las epífitas vasculares verdaderas registradas para la provincia de Santa Fe.

En trabajos realizados en Argentina, observamos que en la ecorregión de las Yungas, Brown (1990) encontró 47 especies de epífitas vasculares pertenecientes a 12 géneros diferentes, Malizia (2003) encontró 23 especies pertenecientes a diez géneros diferentes y Ceballos et al. (2016) encontraron 20 especies pertenecientes a 11 géneros diferentes. Hacia el este, en la ecorregión de Iberá, provincia de Corrientes, Cabral (2002) encontró 27 especies pertenecientes a diez géneros. En el norte de país, provincia de Formosa, Contreras et al. (2015) encontraron 19

especies de epífitas comprendidas en nueve géneros. En el oeste, en la provincia de Catamarca, Jiménez-Escobar (2015) encontró 11 especies de epífitas vasculares y todas ellas pertenecientes al género *Tillandsia*. Finalmente, Torres Robles (2009) en el relevamiento de plantas vasculares en los talaes de Buenos Aires encontró tan sólo seis epífitas vasculares repartida en tres géneros.

En general, las condiciones climáticas templadas que presentan algunos de los ambientes boscosos de la Argentina dificultan el establecimiento de muchas especies de epífitas vasculares (Zotz, 2005). Por un lado, la baja riqueza (o diversidad) encontrada en Buenos Aires comparada con la de Formosa y por el otro, la alta riqueza (o diversidad) en Iberá comparada con la de la Cuña Boscosa Santafesina y la de Catamarca, nos muestra que existe una relación entre las condiciones climáticas (principalmente la temperatura y precipitaciones) y la distribución geográfica de las epífitas vasculares en este país. En estos trabajos podemos observar que la riqueza y diversidad de epífitas vasculares aumentan de sur a norte y disminuyen de este a oeste. Este patrón se corresponde con los gradientes de humedad y de temperatura que existen a lo largo y ancho de Argentina. La región de las Yungas es una excepción, ya que las abundantes lluvias orográficas (entre los 1300 a 1800 mm anuales) producidas por un incremento de altura entre los 400 y los 3000 metros sobre el nivel del mar (m.s.n.m) generan un clima muy húmedo (Brown, 1990; Malizia, 2003; Ceballos et al., 2016) apto para el establecimiento de epífitas vasculares. Por ello en los trabajos realizados en esa región se encuentran gran cantidad de especies de epífitas vasculares. Las orquídeas son un buen ejemplo para ilustrar el gradiente de humedad, ya que tanto el trabajo en Iberá, como el de Formosa y los de las Yungas registraron más de una especie de orquídea, incluso de distintos géneros, mientras que en el presente trabajo no se encontró ninguna especie de esa familia creciendo de forma epífita, sólo se tienen registros de orquídeas del género *Cyclopogon* C. Presl creciendo sobre el suelo (Pensiero et al., 2006).

El clima de la Cuña Boscosa Santafesina es riguroso a pesar de estar ubicada en el Chaco Húmedo. La estacionalidad es marcada, las lluvias ocurren en los meses estivales con temperaturas máximas muy altas y los inviernos son secos y fríos. Tomando la clasificación de los cinco tipos ecológicos de bromelias propuestas por Benzing (2000), todas las epífitas vasculares del género *Tillandsia* corresponden al Tipo V, mientras que sólo *A. distichantha* corresponde al Tipo III. Según este autor las bromelias Tipo V representan a las plantas más resistentes al estrés físico de

esta familia, capaces de tolerar las condiciones rigurosas del quebrachal. En un trabajo anterior, Benzing (1986), adjudicó a estas plantas el adjetivo de “pulse-supplied” ya que en estos ambientes la humedad y los nutrientes están disponibles intermitentemente (pulsos de disponibilidad). Además, sostiene que, aunque la luz no sea un factor limitante, estos pulsos de disponibilidad de nutrientes y agua y las adaptaciones necesarias para poder utilizarlos de forma eficiente limitan considerablemente la vegetación epífita vascular que puede vivir en estos bosques. Otras pocas especies acompañan a este género en el hábito epífita como la cactácea *Rhipsalis aculeata*, el helecho *Microgramma vacciniifolia* y la epífita facultativa *Aechmea distichantha*.

En los bosques tropicales, donde la humedad y la temperatura son altas y constantes a lo largo del año, el establecimiento de las plantas epífitas vasculares se ve favorecido (Schimper, 1888). Por ello, en esos bosques la riqueza de epífitas vasculares es mucho mayor a la encontrada en cualquiera de los trabajos realizados en Argentina. Por mencionar algunos ejemplos, Arévalo y Betancur (2004) encontraron 183 especies en un bosque de las serranías de Chiribiquete en Colombia, Zotz y Schultz (2008) encontraron 103 especies en un bosque de Panamá, Acebey y Krömer (2001) censaron 89 especies en La Paz, Bolivia y Bataghin et al. (2012) hallaron 29 especies en Jataí, Brasil.

ABUNDANCIA, RIQUEZA, EQUITATIVIDAD, DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES

En este trabajo se observó que la altura y el diámetro a la altura del pecho del forófito, variables que se eligieron para describir el tamaño de los árboles (Flores-Palacios y García-Franco, 2006), no explicarían las diferencias en la abundancia, riqueza, equitatividad y diversidad de epífitas entre forófitos pertenecientes a la misma especie. Este resultado contrasta con el obtenido por Zotz y Vollrath (2003), quienes encontraron que los individuos más pequeños de la especie estudiada poseían menor cantidad de especies epífitas y en menor abundancia que los árboles de mayor tamaño.

Tampoco es posible entender las diferencias en los caracteres analíticos y la composición de especies (de epífitas) entre especies de forófitos diferentes teniendo en cuenta solamente el tamaño de los mismos. *Prosopis* spp, un forófito del estrato inferior, es el que presentó mayor abundancia aunque el 81% de los individuos censados en los algarrobos pertenece a una sola especie: *Tillandsia recurvata*.

Estos resultados contrastan con los observados por diferentes autores quienes encontraron que la abundancia de epífitas fue mayor en los árboles más grandes (Toledo-Aceves et al., 2017; Wang et al., 2017).

Para la riqueza, se observó que *S. obtusifolium* fue la especie que se diferenció significativamente de las otras tres con respecto a esta variable. Resultaría lógico pensar que esta especie, compuesta por árboles grandes posea mayor número de especies de epífitas vasculares que las especies de árboles más pequeños. Sin embargo, el tamaño no es suficiente para explicar la riqueza encontrada en este trabajo, ya que *S. balansae* también es una especie con individuos de gran tamaño y no obtuvo valores de riqueza tan altos. Zotz (2016) argumenta que la asociación entre el tamaño del forófito con otras características físicas como el tipo de corteza, el grosor y la inclinación de las ramas, el tipo de follaje, etc., crean condiciones microclimáticas variadas (variación en la humedad, la temperatura, la cantidad de luz y de viento, etc.) que forman nichos con diferentes características aprovechables por muchas especies de epífitas. Hernández-Rosas (2000) observó que a medida que aumenta la altura del árbol, también lo hace el número de epífitas hasta llegar a una altura crítica en la que posteriores aumentos implican la disminución en el número de especies. El mismo autor también verificó que aumentos en el DAP de los forófitos se corresponden con incrementos en el número de especies. Atribuye este suceso a que un mayor DAP implica que el forófito es más viejo y por lo tanto el tiempo de colonización es mayor, además, este autor también atribuye el aumento en la riqueza en árboles maduros por la presencia de nichos estables para ser ocupados.

Con respecto a la equitatividad y la diversidad, los forófitos del estrato superior (*S. balansae* y *S. obtusifolium*) son significativamente diferentes a los del estrato inferior (*A. praecox* y *Prosopis* spp.), sin embargo estas variables tampoco podrían ser explicadas sólo teniendo en cuenta el tamaño de los forófitos. En la equitatividad, podemos atribuir las diferencias a que *A. praecox* y *Prosopis* spp. tuvieron una gran abundancia de epífitas vasculares, pero pertenecientes a pocas especies (principalmente *T. recurvata* y *T. bandensis*), mientras que en *S. balansae* y *S. obtusifolium* la abundancia de epífitas vasculares fue menor; estas especies de forófitos presentaron mayor número de especies. La diversidad es una relación entre la riqueza y la equitatividad, y como estas variables fueron mayores en los forófitos del estrato superior, también resultó serlo la diversidad en estos forófitos.

Por lo antedicho, se concluye que la primera hipótesis es falsa. Esto es debido a que la abundancia no pudo ser explicada por el tamaño (altura y área basal) de los forófitos. Además, se observó que tampoco es el tamaño *per se* el que determina mayores valores de riqueza, equitatividad y diversidad, sino que se piensa que es el tamaño en conjunto con los microclimas que se generan sobre los forófitos los que provocarían un aumento en esos caracteres analíticos.

El análisis sobre la composición de especies realizado indicó que *S. obtusifolium* fue el forófito que se diferenció de los demás por poseer dos especies de epífitas asociadas, *Tillandsia loliacea* (verdadera) y *Aechmea distichantha* (facultativa). Además, en esta especie de forófito se encontraron todas las especies de epífitas vasculares verdaderas y los tres cactus accidentales. Resulta difícil establecer una relación de especificidad entre estas especies de epífitas y *S. obtusifolium* ya que por lo menos un individuo de *A. distichantha* fue encontrado sobre *Prosopis* spp. y más de un individuo de *T. loliacea* fue encontrado sobre los otros tres forófitos. Sin embargo, Benzing (1990) argumenta que la combinación de características de un forófito (inclinación y grosor de las ramas, tipo de corteza, fenología, etc.) pueden generar condiciones propicias para el crecimiento de ciertas especies de epífitas que otros forófitos no pueden, estableciendo de esa forma una “preferencia” de la epífita por ese forófito, aunque no una relación de especificidad entre ambos. La presencia de *A. distichantha* sobre *S. obtusifolium* puede explicarse gracias a la arquitectura del mismo y por las características morfológicas de la epífita facultativa. En este árbol de gran tamaño se pueden encontrar ramas con distintos diámetros de grosor e inclinación, pero son las horquetas y las ramas gruesas de corteza agrietada y dispuestas casi horizontalmente las que juegan un papel importante en el establecimiento de esta epífita facultativa. Estos tipos de ramas brindan mucho espacio, retienen humedad y materia orgánica, recursos que son necesarios para una planta que usualmente vive en el suelo (Brown, 1990). Por el lado de la *A. distichantha*, los tanques que forma en la base de la vaina de sus hojas para retener agua y materia orgánica, le permiten independizarse del suelo y adaptarse a la vida epífita.

Parece difícil, sin embargo, explicar si la asociación de *S. obtusifolium* con *T. loliacea* es casual o si verdaderamente existe una relación entre ellos ya que se trata de una especie pequeña que absorbe los nutrientes y el agua de la atmósfera, al igual que lo hacen las demás epífitas del género. Posteriores estudios deberían ser

realizados, tal vez enfocando la atención sobre esta especie de epífita, para poder descubrir las causas de esta asociación.

Si bien se confirma que la segunda hipótesis planteada es correcta, la asociación entre *S. obtusifolium* y *A. distichantha* parecieran ser más bien laxa.

DISTRIBUCIÓN VERTICAL

La distribución vertical de las epífitas en un árbol está determinada principalmente por las características morfológicas del mismo y por el gradiente microclimático que se generan debido a esas características a lo largo del forófito (Brown, 1990; Flores-Palacios y García-Franco, 2006; Zotz y Schultz, 2008). Se sabe que la humedad disminuye y la luminosidad aumenta a medida que se asciende por el forófito (Acebey y Krömer, 2001). Estas variables inciden en la ubicación de las epífitas dentro de un forófito y fue Johansson en 1974 quien, a raíz de advertir este fenómeno, propuso la zonificación del árbol que relaciona las variables del forófito y las microclimáticas.

En este trabajo se observó una tendencia a aumentar el número de especies de epífitas y el número de individuos por especie hacia la Zona IV, sin importar la especie de forófito. Probablemente esto se deba a que la mayoría de las epífitas encontradas son del género *Tillandsia* y estas plantas, gracias a sus adaptaciones, resisten las condiciones adversas (sequía y alta intensidad de luz) presentes en los estratos superiores (Pittendrigh, 1948; Benzing, 2000). Además, se observó que el helecho *M. vacciniifolia* tuvo los mayores valores de abundancia en las Zonas II y III de *S. obtusifolium*. Estos datos no se corresponden con los encontrados por la mayoría de los autores que hicieron sus estudios en bosques tropicales. Por ejemplo, Acebey y Krömer (2001) y Bataghin et al. (2012) observaron que la mayor riqueza se daba en la Zona II y III. No obstante, este último autor afirma que en su trabajo las bromeliáceas se encontraron principalmente en la Zona V (análoga a la Zona IV de esta tesina). Zotz (2016) también concluye que taxonómicamente las bromelias junto con las orquídeas dominan el estrato superior del canopeo, mientras que los helechos dominan el estrato más bajo y más húmedo, hecho que explicaría la presencia de *M. vacciniifolia* en las Zonas II y III. Bøgh (1978), por su parte, obtiene como resultado de su trabajo que la mayor abundancia y diversidad se da en las zonas más bajas de los árboles, mientras que las zonas más altas están dominadas principalmente por bromeliáceas. Estos resultados concuerdan con los encontrados en el quebrachal estudiado de este trabajo.

De esta manera se confirma la tercera hipótesis que establece que las epífitas efectivamente responden a un gradiente de distribución vertical generado por las diferencias microclimáticas del forófito.

Son muy pocos los trabajos que tienen en cuenta la distribución de las epífitas vasculares en ramas vivas y secas. En este trabajo se encontró que *Prosopis* spp. tiene mayor abundancia y riqueza de epífitas en las ramas secas, mientras que *S. balansae* y *S. obtusifolium* las tienen en las ramas vivas. En la equitatividad no se encontró diferencias en ningún forófito y para la diversidad sólo *S. obtusifolium* obtuvo el mayor valor de esta variable sobre ramas vivas. Estos resultados pueden deberse a que las epífitas, principalmente *T. recurvata* y *T. bandensis* (muy abundantes), actúen como parásitas estructurales sobre los individuos de *Prosopis* spp. y provoquen en estos la muerte de las ramas que están densamente pobladas (Soria et al., 2014). Es necesario realizar trabajos posteriores que permitan identificar si verdaderamente la causa de estos resultados se debe al parasitismo estructural en *Prosopis* spp. o simplemente se trata de una diferencia en la cantidad de ramas secas y vivas que poseen las especies de forófitos y que puedan ser colonizadas.

CONCLUSIÓN

La comunidad de epífitas vasculares del quebrachal de la Cuña Boscosa Santafesina está formada por 14 especies (nueve verdaderas, una facultativa y cuatro accidentales) que pertenecen a ocho géneros diferentes. Las especies de epífitas atmosféricas (Pittendrigh, 1948; Benzing, 2000) del género *Tillandsia* son las que poseen mayor abundancia, acompañadas de *M. vacciniifolia*, *R. aculeata* (epífitas verdaderas) y *A. distichantha* (epífitas facultativas).

En este trabajo se pudo identificar que las características de los forófitos como el tamaño (altura y área basal), la morfología de la corteza, el grosor y la inclinación de las ramas y el tipo de follaje (perennifolio o caducifolio) inciden positivamente en la riqueza, la equitatividad, la diversidad y la composición de especies de epífitas vasculares. Sin embargo, no se encontró la misma relación con la abundancia. De esta forma se puede concluir que el primer objetivo planteado fue logrado. También, se puede afirmar, que se consiguió cumplir con el segundo objetivo ya que se obtuvieron diferencias significativas en los caracteres analíticos entre las especies de forófitos y, además, se encontró que existe asociación positiva entre *S. obtusifolium* con *A. distichantha* y *T. loliacea*, aunque dicha asociación resultó ser más bien laxa y no de carácter obligatorio.

Por último, se concluye que el objetivo tres pudo ser alcanzado ya que se identificó que las epífitas de este quebrachal responden a un gradiente vertical como resultado de los gradientes de luz y humedad que se dan a lo largo de un forófito. En relación a estas características ambientales encontramos que el helecho *M. vacciniifolia* crece usualmente en las Zonas II y III de *S. obtusifolium* en donde la humedad es mayor, mientras que las bromeliáceas del género *Tillandsia*, adaptadas a condiciones de sequía y alta intensidad de luz, dominan la Zona IV. Por otra parte, si bien se encontraron diferencias significativas en los caracteres analíticos entre las ramas secas y vivas de cada especie de forófito que permitiría asumir que se cumplió con el cuarto objetivo, las razones que explican ese suceso aún no quedan claras y futuros estudios serían útiles para identificar dichas diferencias entre ramas secas y vivas.

BIBLIOGRAFÍA

- Acebey A, Krömer T. 2001. Diversidad y distribución vertical de epífitas en los alrededores del campamento río Eslabón y de la laguna Chalalán, Parque Nacional Madidi, Dpto. La Paz, Bolivia. *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica* 3:104-123.
- Arévalo R, Betancur J. 2004. Diversity of vascular epiphytes in four forests of Southeastern region of the Serranía de Chiribiquete, Colombian Guayana. *Caldasia* 26:359-380.
- Bader M. 1999. A study on the distribution of vascular epiphytes in a secondary cloud forest, Central Cordillera, Colombia. Tesis Doctoral. Wageningen University. p. 110.
- Barberis IM, Lewis JP, Batista WB. 2005. Heterogeneidad estructural de los bosques de la Cuña Boscosa de Santa Fe en distintas escalas espaciales. En Oosterheld M, Aguiar M, Ghersa C, Paruelo J. (Eds). *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando León*. Facultad de Agronomía, UBA. p. 47-62.
- Barberis IM, Mogni V, Oakley L, Alzugaray C, Vesprini JL, Prado DE. 2012. Biología de especies australes: *Schinopsis balansae* Engl. (Anacardiaceae). *Kurtziana* 37:59-86.
- Bartoli CG. 1993. Control of the epiphytic weeds *Tillandsia recurvata* and *Tillandsia aëranthos* with different herbicides. *Forest Ecology and Management* 59:289-294.
- Bataghin FA, De Barros F, Rodrigues Pires JS. 2010. Distribuição da comunidade de epífitas vasculares em sítios sob diferentes graus de perturbação na Floresta Nacional de Ipanema, São Paulo, Brasil. *Brazilian Journal of Botany* 33:501-512.
- Bataghin FA, Muller A, Rodrigues Pires JS, De Barros F, Terumi Fushita A, Scariot EC. 2012. Riqueza e estratificação vertical de epífitas vasculares na Estação Ecológica de Jataí - área de Cerrado no Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 39:615-626.
- Benzing DH. 1986. The vegetative basis of vascular epiphytism. *Selbyana* 9:23-43.

- Benzing DH. 1990. Vascular Epiphytes. General biology and related biota. Cambridge. Cambridge University Press. p. 346.
- Benzing DH. 2000. Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation. Cambridge. Cambridge University Press. p. 675.
- Bermudez GMA, Rodriguez JH, Pignata ML. 2009. Comparison of the air pollution biomonitoring ability of three *Tillandsia* species and the lichen *Ramalina celastri* in Argentina. Environmental Research 109:6-14.
- Bianchi MB, Vesprini JL. 2014. Contrasting breeding systems in six species of *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) from woody areas of Santa Fe Province: Argentina. Plant Biosystems 148:956-964.
- Bøgh A. 1978. Composition and distribution of the vascular epiphyte flora of an Ecuadorian montane rain forest. Selbyana 13:25-34.
- Brown DA. 1990. El epifitismo en las selvas montanas del Parque Nacional "El Rey" Argentina: Composición florística y patrón de distribución. Revista de Biología Tropical 38:155-166.
- Cabral EL. 2002. Las plantas epífitas del macrosistema Iberá. Resumen comunicaciones científicas y técnicas, Universidad Nacional del Nordeste. Corrientes. p. 4
- Cach-Pérez MJ, Andrade JL, Reyes-García C. 2014. La susceptibilidad de las bromeliáceas epífitas al cambio climático. Botanical Sciences 92:157-168.
- Caldiz DO, Beltrano J. 1989. Control of the epiphytic weeds *Tillandsia recurvata* and *T. aërantos* with Simazine. Forest Ecology and Management 28:153-159.
- Carnevale NJ, Alzugaray C, Di Leo N. 2007. Estudio de la deforestación en la Cuña Boscosa santafesina mediante teledetección espacial. Quebracho. Revista de Ciencias Forestales 14:47-56.
- Carrere R. 2011. Un árbol indígena raro, escaso e interesante: el guaraniná o coronilla (*Sideroxylon obtusifolium*).
<http://www.guayubira.org.uy/monte/Sideroxylon.pdf>. Acceso: 19 de abril de 2016.
- Casañas Suárez OL, Jáuregui D. 2011. Morfoanatomía foliar de epífitas presentes en un bosque nublado, Altos de Pipe, Estado Miranda, Venezuela. Acta Botánica 34:153-175.
- Castellanos A. 1938. Los géneros de las Bromeliáceas de la flora argentina. Revista del Centro de Estudiantes del Doctorado en Ciencias Naturales 4:1-40.

- Ceballos SJ, Chacoff NP, Malizia A. 2016. Interaction network of vascular epiphytes and trees in a subtropical forest. *Acta Oecologica* 77:152-159.
- Cestari C, Pizo MA. 2008. Utilization of epiphytes by birds in a Brazilian Atlantic Forest. *Ornitología Neotropical* 19:97-107.
- Contreras SA, Contreras FI, Lutz AI, Zucol AF. 2015. Contribución al conocimiento florístico del Chaco Oriental, sudeste de la provincia de Formosa, Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 50:531-574.
- Delfino L, Masciadri S, Figueredo E. 2005. Registro de *Sideroxylon obtusifolium* (Roem. & Schult.) T.D. Penn. (Sapotaceae) en bosques psamófilos de la costa atlántica de Rocha, Uruguay. *Iheringia - Serie Botánica* 60:129-133.
- Donadío S. 2011. A valid name for the taxon known as *Tillandsia bryoides* Auct. (Bromeliaceae). *Darwiniana* 49:131-138.
- Donadío S. 2013. Filogenia de *Tillandsia* subgen. *Diaphoranthema* y evolución de la autogamia y la poliembrionía. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. p. 153.
- Donadío S, Pozner R, Giussani LM. 2015. Phylogenetic relationships within *Tillandsia* subgenus *Diaphoranthema* (Bromeliaceae, Tillandsioideae) based on a comprehensive morphological dataset. *Plant Systematic and Evolution* 301:387-410.
- Dufrêne M, Legendre P. 1997. Species assemblages and indicator Species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monograph* 67:345-366.
- Flores-Palacios A, García-Franco JG. 2006. The relationship between tree size and epiphyte species richness: Testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography* 33:323-330.
- Gentry AH, Dodson CH. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Missouri Botanical Garden* 74:205-233.
- Giorgis MA, Cingolani AM, Chiarini F, Chiapella J, Barboza G, Ariza Espinar L, Morero R, Gurvich DE, Tecco PA, Subils R, Cabido M. 2011. Composición florística del Bosque Chaqueño Serrano de la provincia de Córdoba, Argentina. *Kurtziana* 36:9-43.
- Gómez Romero SE, Novara LJ. 2010. Bromeliaceae. *Aportes Botánicos de Salta-Serie Flora* 9:1-137.
- Granados-Sánchez D, López-Ríos GF, Hernández-García MÁ, Sánchez-González A. 2003. Ecología de las plantas epífitas. *Chapingo: Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 9:101-111.

- Hernández-Rosas J. 2000. Patrones de distribución de las epifitas vasculares y arquitectura de los forófitos de un bosque húmedo tropical del Alto Orinoco, Edo. Amazonas, Venezuela. *Acta Biológica Venezolana* 20:43-60.
- Kitching RL. 2000. Food webs and container habitats. The natural history and ecology of phytotelmata. Cambridge, Cambridge University Press. p. 446.
- Jiménez-Escobar DN. 2015. Entre “azahares” y “chaguares”: Las bromelias forrajeras en las Sierras de Ancasti, Catamarca, Argentina. *Gaia Scientia* 9:1-6.
- Johansson D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica* 59. Uppsala. p. 141.
- Lewis J. 1991. Three levels of floristical variation in the forests of Chaco, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 2:125-130.
- Lewis JP, Pire EF. 1981. Reseña sobre la vegetación del Chaco santafesino. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Serie fitogeográfica 18. Buenos Aires. p. 42
- Lewis JP, Pire EF, Barberis IM. 1997. Structure, physiognomy and floristic composition of a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest in the Southern Chaco, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 45:1013-1020.
- Malizia A. 2003. Host tree preference of vascular epiphytes and climbers in a subtropical montane cloud forest of Northwest Argentina. *Selbyana* 24:196-205.
- Marino G, Pensiero JF. 2003. Heterogeneidad florística y estructural de los bosques de *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) en el sur del Chaco Húmedo. *Darwiniana* 41:17-28.
- McCune B, Mefford MJ. 2011. Multivariate analysis of ecological data. Versión 6.0. MjM Software, Gleneden Beach, USA.
- Montaña C, Dirzo R, Flores A. 1997. Structural parasitism of an epiphytic bromeliad upon *Cercidium praecox* in an intertropical semiarid ecosystem. *Biotropica* 29(4):517-521.
- Nadkarni NM. 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a Neotropical Elfin Forest. *Biotrópica* 16:249-256.
- Nadkarni NM. 1986. The nutritional effects of epiphytes on host trees with special reference to alternation of precipitation chemistry. *Selbyana* 9:44-51.
- Nadkarni NM. 1994. Diversity of species and interactions in the upper tree canopy of forest ecosystems. *American Zoologist* 34:70-78.

- Nadkarni NM, Matelson TJ. 1989. Bird use of epiphyte resources in neotropical trees. *The Condor* 91:891-907.
- Pensiero JF, Gutiérrez HF, Luchetti, AM, Exner E, Kern V, Brnich E, Oakley LJ, Prado DE, Lewis JP. 2006. Flora vascular de la provincia de Santa Fe. Santa Fe, Universidad Nacional del Litoral. p. 403.
- Pignata ML, Gudío GL, Wannaz ED, Plá RR, González CM, Carreras HA, Orellana L. 2002. Atmospheric quality and distribution of heavy metals in Argentina employing *Tillandsia capillaris* as a biomonitor. *Environmental Pollution* 120:59-68.
- Pillar VD. 2004. MULTIV. Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling User's Guide Porto Alegre, Brasil, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Pittendrigh CS. 1948. The Bromeliad-Anopheles-Malaria complex in Trinidad. I-The bromeliad flora. *Evolution* 2:58-89.
- Prado D. 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I: A review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. V. *Candollea* 48:145-172.
- Rodríguez JH, Weller SB, Wannaz ED, Klumpp A, Pignata ML. 2011. Air quality biomonitoring in agricultural areas nearby to urban and industrial emission sources in Córdoba province, Argentina, employing the bioindicator *Tillandsia capillaris*. *Ecological Indicators* 11:1673-1680.
- Schimper AF. 1888. Die epiphytische Vegetation Amerikas. *Botanische Mittheilungen aus den Tropen*. Jena: Gustav Fischer Verlag. p.65.
- Soria NF, Torres C, Galetto L. 2014. Experimental evidence of an increased leaf production in *Prosopis* after removal of epiphytes (*Tillandsia*). *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 209:580-586.
- The R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R version 3.3.3. The R. Foundation for Statistical Computing, Viena, Austria.
- Toledo-Aceves T, García-Franco JG, Flores-Palacios A. 2017. Do cloud forest tree species differ in their suitability as a substrate for epiphytic bromeliads? *Plant Ecology* 218:541-546.
- Torres Robles SS. 2009. Variación geográfica de la composición y riqueza de plantas vasculares en los talaes bonaerenses y su relación con el clima, sustrato, estructura del paisaje y uso. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad de La Plata. p. 167.

- Tortorelli LA 2009. Maderas y bosques argentinos. Buenos Aires. Orientación Gráfica Editora. p. 1111.
- Wang Q, Guan W-B, Gi Wong MH, Ranjitkar S, Sun W-N, Pan Y, El-Kassaby YA, Shen L-X. 2017. Tree size predicts vascular epiphytic richness of traditional cultivated tea plantations in Southwestern China. *Global Ecology and Conservation* 10:147-153.
- Zarrilli AG. 2008. El oro Rojo. La Industria del Tanino en la Argentina (1890-1950). *Silva Lusitana* 16:239-259.
- Zotz G. 2005. Vascular epiphytes in the temperate zones - A review. *Plant Ecology* 176:173-183.
- Zotz G. 2016. Plants on plants – The biology of vascular epiphytes. Switzerland. Springer. p. 279.
- Zotz G, Andrade JL. 2002. La ecología y la fisiología de las epífitas y las hemiepífitas. En Guariguata MR, Kattan GH (Eds). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. San José, Costa Rica, IICA: p. 271-296.
- Zotz G, Bader MY. 2009. Epiphytic plants in a changing world-global: change effects on vascular and non-vascular epiphytes. *Progress in Botany* 70:147-170.
- Zotz G, Schultz S. 2008. The vascular epiphytes of a lowland forest in Panama- species composition and spatial structure. *Plant Ecology* 195:131-141.
- Zotz G, Vollrath B. 2003. The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza* - correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. *Journal of Tropical Ecology* 19:81-90.

<http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/Especies.asp>

<http://www.floraargentina.edu.ar/>