

REGENERACIÓN DE PLANTAS LEÑOSAS BAJO ARBUSTOS AISLADOS EN UN SECTOR DE LOS ESTEROS DEL IBERÁ, CORRIENTES, ARGENTINA, IMPLICANCIAS ETNOECOLÓGICAS

HÉCTOR A. KELLER¹, SANTIAGO J. E. VELAZCO² & ERNESTO R. KRAUCZUK³

Summary: Keller, H. A., S. J. E. Velazco & E. R. Krauczuk. 2016. Regeneration of woody plants under isolated shrubs in a sector of the Iberá marshlands, Corrientes Province, Argentina, ethnoecological implications. *Bonplandia* 25 (2): 103-114.

A study of the natural regeneration of woody species under isolated bushes in a sector of northeast of Ibera Macrosystem is presented. The aim of the study was to evaluate the nurse effect of shrubs and structural parameters of regeneration. We show that the presence of isolated shrubs is fundamental to establish regeneration and that *Ilex dumosa* var. *guaranina*, *Miconia chamissois*, and *Ocotea lancifolia* promoted their abundance and richness. The regeneration involved 21 species, but was mainly structured by *Miconia chamissois*, *Ilex dumosa* var. *guaranina*, *Citronella gongonha*, and *Myrsine parvula*. The results indicate that *Ilex dumosa* var. *guaranina* was the most abundant solitary species and one of the best to regenerate under these conditions. While this shrub may constitute the initial stage in the formation of more or less large forest fragments, we suggest that the abundance of *Ilex dumosa* var. *guaranina* in this kind of primary woody succession prompted the expression “ka’a mirĩ” (the incipient forest), a guarani name of this species.

Key words: *Ilex dumosa*, incipient forest, *ka’a mirĩ*, nurse plants, woody succession, Marshland.

Resumen: Keller, H. A., S. J. E. Velazco & E. R. Krauczuk. 2016. Regeneración de plantas leñosas bajo arbustos aislados en un sector de los esteros del Iberá, Corrientes, Argentina, implicancias etnoecológicas. *Bonplandia* 25 (2): 103-114.

Se presenta un estudio de la regeneración natural de especies leñosas que tiene lugar bajo arbustos aislados en un sector del Macrosistema Iberá. El objetivo fue evaluar el efecto nodriza de los arbustos y los parámetros estructurales de la regeneración. Se demostró que la presencia de arbustos aislados es determinante en el establecimiento de regeneración y que *Ilex dumosa* var. *guaranina*, *Ocotea lancifolia* y *Miconia chamissois* promovieron significativamente la abundancia y riqueza de los mismos. La regeneración estuvo compuesta por 21 especies pero principalmente estructurada por *Miconia chamissois*, *Ilex dumosa* var. *guaranina*, *Citronella gongonha* y *Myrsine parvula*. Los resultados indican además que *Ilex dumosa* var. *guaranina* fue la especie solitaria más abundante, y una de las que mejor regeneran en estas condiciones. Considerando que estos arbustos pueden llegar a constituir el estado inicial en la formación de fragmentos de selva más o menos grandes, se sugiere que el atributo de abundancia de esta especie en este tipo de sucesión leñosa primaria guarda relación con la expresión “ka’a mirĩ” (la selva incipiente), un nombre guaraní de *Ilex dumosa* var. *guaranina*.

Palabras clave: Esteros, *Ilex dumosa*, *ka’a mirĩ*, plantas nodrizas, selva incipiente, sucesión leñosa.

¹ Instituto de Botánica del Nordeste UNNE-CONICET, Sargento Cabral 2131, Corrientes, Argentina. E-mail: hakeller2000@yahoo.com.ar

² Departamento de Ciências Florestais, Universidade Federal do Paraná – UFPR, Curitiba/PR, Brasil.

³ Reserva Privada Elena Czajkowski. Lote 79B, (3324) Gobernador Roca, Misiones, Argentina.

Introducción

Diversos estudios ecológicos llevados a cabo en ecosistemas abiertos han tratado de dilucidar las razones del notable establecimiento de especies leñosas que tiene lugar bajo árboles o arbustos aislados, respecto a la menor regeneración que se manifiesta más allá del área de cobertura de su copa. Tales interacciones positivas entre vegetales se incluyen bajo el concepto de “efecto de planta nodriza” (Bertness & Callaway, 1994). Este fenómeno es explicado como el resultado de mecanismos facilitadores provistos por la “planta nodriza”, entre los que se menciona su rol como perchas donde las aves dispersoras se asientan (Verdú & García Fayos, 1996; Pausas et al., 2006), la disponibilidad de un microclima preferencial bajo su copa para la germinación de plántulas y el establecimiento de renuevos (Gómez-Aparicio et al., 2004), la protección contra los herbívoros (García & Obeso, 2003), las condiciones edáficas diferentes en cuanto a sus propiedades físicas y químicas (Verdú & García Fayos, 1996). Aunque el efecto nodriza ha sido ampliamente abordado en zonas áridas (Flores & Jurado, 2003), también se lo ha mencionado en humedales (Egerova et al., 2003; Jutila, 2003; Wang et al., 2011; Kostrakiewicz-Gieraft, 2014).

En la Argentina el Iberá constituye un sistema de humedales que se ubica geográficamente al centro-norte de la provincia de Corrientes. Con una extensión de cerca de 1.300.000 has, se compone de áreas temporal y permanentemente anegadas, que constituyen un paisaje heterogéneo que combina lagunas, esteros, bañados, pastizales y bosques (Neiff, 2004). El río Alto Paraná nació en el Plioceno y luego se dirigió hacia el sureste a través de lo que hoy es la provincia de Corrientes. Posteriormente comenzó a girar hacia el norte con punto de apoyo en Posadas (Misiones), de modo que sucesivamente fue surcando la provincia en un amplio abanico, hasta llegar a su posición actual. Este desplazamiento dio lugar a sucesivas llanuras aluvionales, con albardones y valles que fueron sometidos a la acción erosiva del viento, conformando el relieve que ahora está ocupado por el Macrosistema Iberá (Bachman, 2008; Teruggi, 1970).

Algunos de los fragmentos de bosque del noroeste de esta región se sitúan a varias decenas de metros hacia el interior de paleocauces cubiertos por densos pastizales. Estas islas arboladas con alta predominancia del “arary”, *Calophyllum brasiliense* Cambess. (Calophyllaceae), establecen una suerte de sustrato leñoso varado entre la vegetación palustre situada sobre un cuerpo acuoso y orgánico, a veces de hasta varios metros de profundidad. En lo que respecta a sus dimensiones, éstas pueden cubrir desde varias hectáreas, pasando por isletas más o menos pequeñas, hasta llegar a su mínima expresión que se constituye de arbustos o arbolitos aislados. Este gradiente de tamaños sugiere a simple vista una dinámica de sucesión leñosa primaria que comienza con ejemplares arbustivos aislados y se desarrolla hasta conformar los grandes fragmentos de bosque. Para que esta hipotética dinámica tenga lugar es una condición necesaria que los arbustos aislados alberguen bajo su protección un cierto repertorio de renovales de especies leñosas pioneras (efecto nodriza), las cuales hallarían allí condiciones más favorables para su establecimiento que en la densa estepa hidromórfica que conforma su entorno inmediato. Sobre la base de estas conjeturas se ha elaborado la presente contribución, cuyo objetivo es dar a conocer el efecto facilitador por parte de los elementos arbustivos aislados y los parámetros estructurales de la regeneración en un sector del Macrosistema Iberá. Complementariamente se sugieren posibles vinculaciones de los resultados obtenidos en la presente investigación con algunos aspectos del conocimiento etnoecológico que poseen algunos grupos indígenas guaraníes.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El estudio fue llevado a cabo en el extremo noroeste del Macrosistema Iberá, situado en la localidad de Puerto Valle, Dep. Ituzaingó, Corrientes, Argentina. Los arbustos aislados fueron localizados y geoposicionados en un área de 6,12 km², extendida a lo largo de 8,78 km del borde noroccidental del paleocauce del río Paraná (Fig. 1).

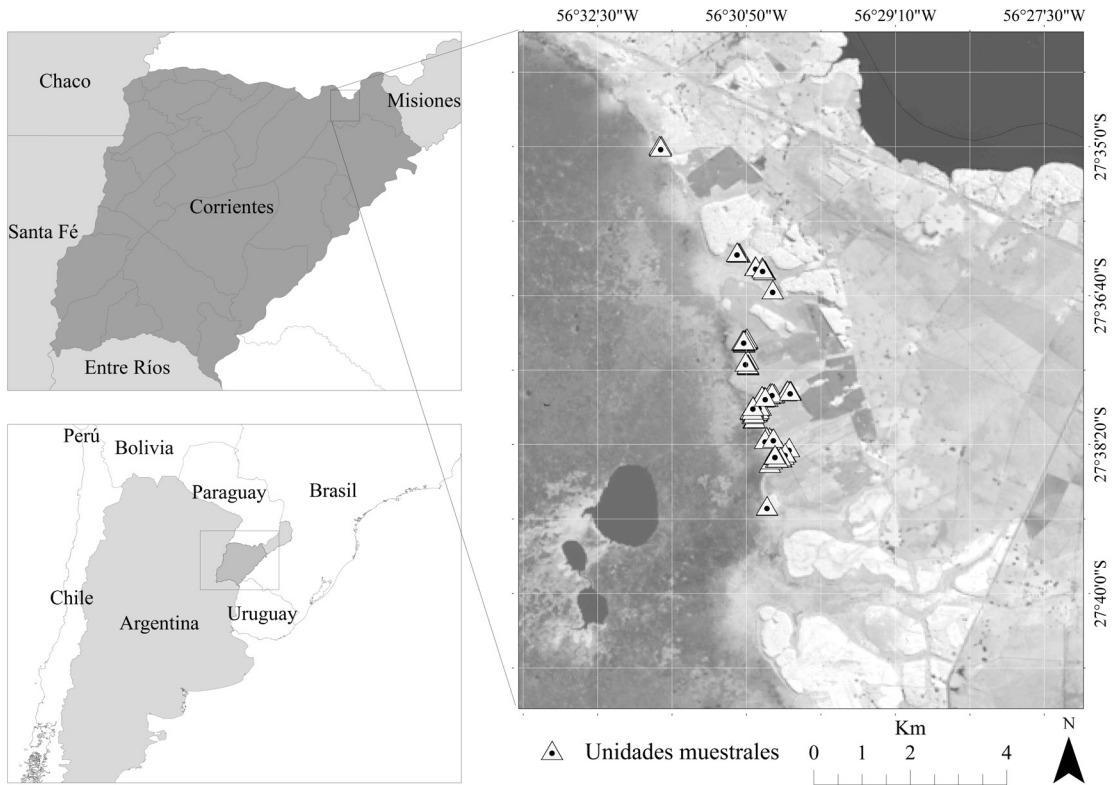


Fig. 1. Localización geográfica del área de estudio y respectivas unidades muestrales. Imagen LANDSAT 8 provista por la Comisión Nacional de Actividades Espaciales.

Los tipos predominantes de vegetación de los esteros son el “pastizal”, con predominancia de especies de poáceas o gramíneas, y el “pirizal” con predominancia de ciperáceas (Arbo *et al.*, 2002). En los márgenes y en el interior de los esteros del área estudiada, aparecen algunos fragmentos de bosque en los cuales predomina *Calophyllum brasiliense* una especie recientemente citada para la Argentina (Rodríguez *et al.*, 2009).

Muestreo

Para abordar el estudio de la regeneración natural bajo la cubierta de arbustos aislados se adaptó la metodología muestral empleada por Larrea-Alcázar *et al.* (2005), quienes investigaron el efecto nodriza de un arbusto propio de ambientes xerofíticos. Por cada ejemplar arbustivo aislado se delimitaron dos parcelas cuadradas de 1×1 m, una debajo de su copa y otra distanciada a 2 m

al norte del borde de la misma, totalizando 260 unidades muestrales. En dichas parcelas destinadas a evaluar la regeneración natural se contabilizaron los ejemplares de las especies leñosas presentes (árboles, arbustos y trepadoras leñosas) en tres clases de altura: clase 1 ejemplares entre 0,1 y 0,5 m; clase 2 entre 0,5 y 1,5 m; y clase 3 entre 1,5 y 2 m.

La regeneración natural de las especies según clases de altura se determinó de acuerdo la siguiente expresión utilizada por Volpato (1994): $RN_{ij} = (DR_{ij} + Fr_{ij})/2$; donde: RN_{ij} es el estimador en valores porcentuales de la regeneración natural de la i -ésima especie en la j -ésima clase de altura; DR_{ij} es la densidad relativa de la i -ésima especie en la j -ésima clase de altura y FR_{ij} es la frecuencia relativa de i -ésima especie en la j -ésima clase. La Regeneración Natural Total (RNT) de cada especie resultó de la sumatoria de las regeneraciones naturales de cada clase de altura.

La identificación taxonómica de las muestras se efectuó mediante la recolección de herbario de ejemplares adultos fértiles y la posterior consulta con especialistas. Los nombres científicos fueron actualizados con base al APG III (Angiosperm Phylogeny Group, 2009). En el apéndice se listan las especies con siglas de autor, nombre de la familia, nombre común y número de referencia de material de herbario depositado en el herbario CTES perteneciente al Instituto de Botánica del Nordeste. Muestras de algunas especies no pudieron recolectarse por no hallarse ejemplares fértiles durante las campañas o por tratarse de renuevos; éstas fueron identificadas en campo.

Análisis de datos

Para comprobar el efecto facilitador de los arbustos aislados sobre la presencia de regeneración, fue ajustado un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución binomial, en que fue considerado como predictor la condición de las unidades muestrales (bajo copa y testigo), y como variable respuesta la presencia o ausencia de regeneración, la significancia del efecto facilitador fue accedido por medio de la prueba de razón verosimilitud (LRT).

Fueron ajustados modelos con distribución binomial negativa para detectar cuáles de las especies de arbustos aislados son determinantes en la abundancia y riqueza de la regeneración. Para el ajuste de los mismos fueron consideradas solamente aquellas parcelas instaladas bajo copa. Se partió de un modelo global donde fue asumida la presencia de cada especie como variable predictora. El modelo final fue aquel en el que todos los términos (especies) eran significativos. Fue usada la LRT para la significancia del abandono de los términos. Los análisis y gráficos fueron realizados en el programa R versión 3.2.2 (R Core Team, 2015).

Resultados

Los arbustos aislados

En la superficie muestreada se han censado un total de 130 ejemplares de arbustos aislados, todos ellos adultos (fértiles), oscilando su altura entre 2 y 4 m. Éstos se hallan distribuidos en apenas nueve especies (Fig. 2), la mayoría de las cuales bajo dosel o en áreas no anegadas

adquieren porte arbóreo. La especie arbustiva solitaria notablemente más abundante es *Ilex dumosa* var. *guaranina* (Aquifoliaceae) con un total de 69 ejemplares; seguida de *Ocotea lancifolia* (Lauraceae) y *Citronella gongonha* (Cardiopteridaceae), con 19 cada una. Las restantes especies presentaron menos de diez individuos, que ordenados de mayor a menor abundancia son: *Miconia chamissois* (Melastomataceae), *Cecropia pachystachya* (Urticaceae), *Erythrina crista-galli* (Fabaceae), *Rhamnus sphaerosperma* var. *pubescens* (Rhamnaceae), *Sapium haematospermum* (Euphorbiaceae) y *Myrsine parvula* (Myrsinaceae).

La regeneración de especies leñosas

El modelo logístico ajustado a la regeneración de leñosas en el pastizal sin cobertura y bajo la copa de los arbustos permite inferir que estos últimos obran como nodrizas posibilitando el establecimiento de renuevos ($R^2 = 0,58$, $LRT - \chi^2 = 211.86$, $p\text{-valor} < 0,001$), siendo que la probabilidad de encontrar renovales debajo de ellas es del 0,85, valor significativamente mayor que 0,03 de las parcelas testigo (Fig. 3). Así, bajo la protección de las copas se hallaron 892

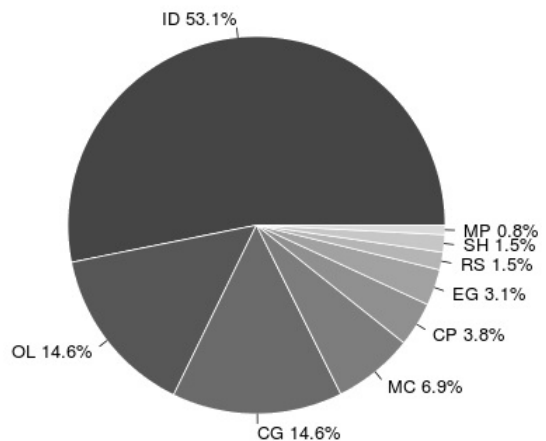


Fig. 2. Distribución relativa de la abundancia por especie de arbustos aislados.

ID: *Ilex dumosa* var. *guaranina*; OL: *Ocotea lancifolia*; CG: *Citronella gongonha*; MC: *Miconia chamissois*; CP: *Cecropia pachystachya*; EG: *Erythrina crista-galli*; RS: *Rhamnus sphaerosperma* var. *pubescens*; SH: *Sapium haematospermum*; MP: *Myrsine parvula*.

renuevos, por el contrario en las parcelas testigo tan solo siete.

En las unidades muestrales bajo copa, *Ilex dumosa* var. *guaranina* fue la especie que presentó mayor abundancia absoluta de renovales, seguida de *Ocotea lancifolia* y *Miconia chamissois*, en cambio, fue esta última especie la que a pesar de ser la segunda más abundante, presentó la mayor abundancia media, seguida de *Ocotea lancifolia* e *Ilex dumosa* var. *guaranina*. Referente a las riquezas de renovales, los mayores valores absolutos fueron registrados para *Miconia chamissois*, *Ocotea lancifolia*, *Ilex dumosa* var. *guaranina* y *Cecropia pachystachya*. Los modelos binomiales negativos denotaron que tanto la abundancia de renovales como la riqueza están determinados por la presencia de *Ilex dumosa* var. *guaranina*, *Ocotea lancifolia* y *Miconia chamissois* (Tabla 1).

El 84% de los renovales (756 ejemplares) corresponde a la primer clase de altura, mientras que el 13% (115 ejemplares) a la clase 2 y tan sólo el 3% (28 ejemplares) a la clase 3.

La regeneración estuvo compuesta por 20 especies de árboles y arbustos (Tabla 2), todas ellas son nativas, a excepción de una especie

del género *Pinus* L., representada por un sólo ejemplar. Los mayores valores del índice de regeneración natural corresponden a *Miconia chamissois* (78,6), *Ilex dumosa* var. *guaranina* (58,1), *Citronella gongonha* (57,7) y *Myrsine parvula* (54,8). En las demás especies este valor es inferior a 20 (Tabla 2).

Hallazgos para la flora de Corrientes

A modo de resultados complementarios cabe señalar que durante el estudio se ha hallado en notable abundancia ejemplares de *Ilex dumosa* var. *guaranina* (Aquifoliaceae), una especie que no se había recolectado en la provincia de Corrientes desde hace más de 40 años (G. Giberti, com. pers.). Además se han recolectado muestras de herbario de dos especies aún no citadas para esta provincia; son ellas *Chionanthus trichotomus* (Oleaceae), hasta el presente citada en la Argentina sólo para la provincia de Misiones, y *Rhamnus sphaerosperma* var. *pubescens* (Rhamnaceae), citada para Misiones, Jujuy, Salta y Tucumán.

Discusión y Conclusiones

El efecto nodriza

Los patrones de nucleación promovidos por la presencia de plantas nodrizas en el área de estudio pueden deberse a la interacción de dos procesos ecológicos a saber; el efecto de percha y efecto de facilitación. El primero se refiere al proceso en que los árboles aislados son usados como perchas por especies de aves y murciélagos frugívoros (Pausas *et al.*, 2006). Se ha observado en reiteradas oportunidades que estos arbustos aislados constituyen sitios donde se posan o pernoctan aves y murciélagos (Fig. 4A), por lo cual es de esperar que en su base el banco de semillas sea mayor que en sectores desprovistos de esta suerte de perchas. Sustenta esta posibilidad el hecho de que los arbustos nodriza y todas las especies halladas son zoocóricas, a excepción de *Erythrina crista-galli* (Fabaceae) y *Pinus* sp. (Pinaceae) que presentan diseminación hidrocórica y anemocórica respectivamente. De la misma manera, este tipo de diseminación es la predominante en las especies arbóreas y arbustivas presentes en los fragmentos de selva.

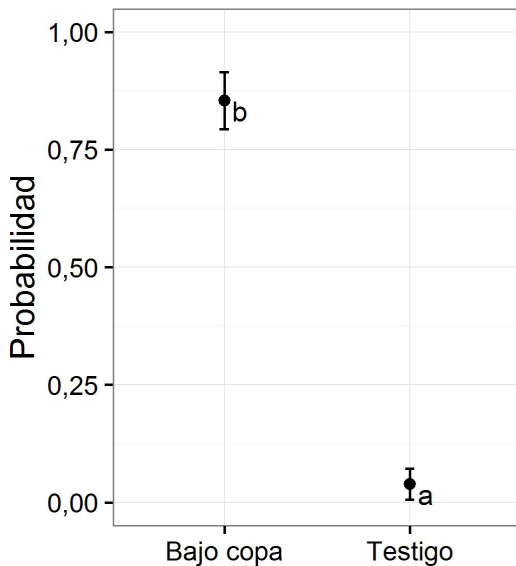


Fig. 3. Probabilidad de presencia de regeneración debajo de unidades muestrales bajo copa y testigo e intervalo de confianza 95% (barras verticales).

Tabla 1. Abundancia absoluta, relativa y riqueza por especie nodriza y valores de la prueba de verosimilitud para los modelos binomiales negativos.

Especies	AA	AM	χ^2 (p-valor)	R	χ^2 (p-valor)
<i>Ilex dumosa</i> var. <i>guaranina</i>	522	7,57	8,27 ($P < 0,05$)	10	6,12 ($P < 0,01$)
<i>Ocotea lancifolia</i>	153	8,05	6,16 ($P < 0,05$)	12	10,37 ($P < 0,01$)
<i>Miconia chamissois</i>	105	11,67	7,68 ($P < 0,05$)	14	5,21 ($P < 0,05$)
<i>Citronella gongonha</i>	58	3,05	0,08 ($P = 0,77$)	8	0,06 ($P = 0,79$)
<i>Cecropia pachystachya</i>	26	5,20	0,78 ($P = 0,37$)	10	2,38 ($P = 0,12$)
<i>Erythrina crista-galli</i>	18	4,50	0,45 ($P = 0,49$)	7	3,47 ($P = 0,06$)
<i>Rhamnus sphaerosperma</i> var. <i>pubescens</i>	6	3,00	0,10 ($P = 0,74$)	2	0,88 ($P = 0,34$)
<i>Sapium haemospermum</i>	4	2,00	0,98 ($P = 0,98$)	1	0,99 ($P = 0,97$)
<i>Myrsine parvula</i>	1	1,00	0,97 ($P = 0,93$)	1	0,98 ($P = 0,89$)
Total	892			20	

AA: abundancia absoluta; AM: abundancia media, χ^2 : prueba Chi cuadrado; R: riqueza. Números en negrita denotan significancia estadística (p-valor<0,05) para el test de verosimilitud - LRT.

El efecto de facilitación hace referencia a que los renuevos de diferentes especies solamente se pueden establecer y crecer luego de que las condiciones ambientales hayan sido mejoradas por la presencia previa de ciertas especies (Connel & Slatyer, 1977). En el área estudiada este efecto facilitador actúa en tres aspectos: (1) La cobertura que ofrecen los arbustos aislados torna menos denso el entramado gramíneo tupido típico de los esteros, el cual dificulta la llegada de semillas al sustrato orgánico y la subsecuente germinación y establecimiento de las plántulas. (2) La primera y tercera especie con mayor índice de regeneración, también son frecuentes como nodrizas y se caracterizan por la formación de neumatóforos. En el caso de *Miconia chamissois*, se trata de raíces respiratorias pequeñas y abundantes que conforman un sustrato denso y fibroso (Figs. 4A y B). Por su parte, los neumatóforos en arco de *Citronella gongonha* (Fig. 4C), al entrelazarse con otras raíces superficiales le dan mayor sustento estructural a este sustrato incipiente. Esta modificación de las condiciones edáficas y consiguiente efecto facilitador fue comprobado para ciertas plantas cespitosas en áreas de humedales (Wang et

al., 2011). El sistema radicular y las raíces respiratorias de estas especies conforman un sustrato más firme y profundo que el que pueden llegar a ofrecer las hierbas y sufrutices; esto posibilita el crecimiento de los renuevos en un contexto edáfico no tan exiguo e hidratado. (3) Por último también hay que considerar la protección de un dosel arbustivo ante la excesiva irradiación solar que impacta sobre los vástagos de los renovales con mayor altura (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991; Butterfield et al., 2010).

Varias de las especies que presentaron mayores valores de regeneración natural total son comunes en ambientes con exceso de saturación de agua. Así, *Miconia chamissois* fue reportado como una especie frecuente en las sabanas pantanosas de Belice (Hicks et al., 2011) y en un bosque hidromórfico en Brasil (Faxina et al., 2015), en este último, coocurre con *Ocotea lancifolia*. Respecto a *Citronella gongonha* Silva et al. (2007) y Kurtz et al. (2015) la citan como frecuente en los bosques inundables en el sur de Brasil.

Aunque el presente estudio no reúne los elementos suficientes como para demostrarlo, la gradación desde ejemplares aislados de

Tabla 2. Frecuencia, abundancia y regeneración natural total por especie para cada clase de altura de la regeneración.

Especie	Clase 1			Clase 2			Clase 3			RNT
	FR	AR	RN	FR	AR	RN	FR	AR	RN	
<i>Miconia chamissois</i>	17,0	21,2	27,6	23,1	25,2	35,7	31,6	28,6	45,9	78,6
<i>Ilex dumosa</i>	17,8	14,6	25,1	21,5	18,3	30,7	5,3	3,6	7,0	58,1
<i>Citronella gongonha</i>	20,7	19,8	30,7	15,4	13,9	22,3	10,5	7,1	14,1	57,7
<i>Myrsine parvula</i>	14,1	19,7	23,9	15,4	19,1	24,9	10,5	14,3	17,7	54,8
<i>Ocotea lancifolia</i>	3,7	2,2	4,8	7,7	5,2	10,3	5,3	7,1	8,8	18,1
<i>Cestrum guaraniticum</i>	0,7	2,8	2,1	3,1	6,1	6,1	15,8	25,0	28,3	17,7
<i>Rhamnus sphaerosperma</i>	7,0	6,0	10,0	1,5	1,7	2,4	5,3	3,6	7,0	14,8
<i>Sapium haemospermum</i>	5,2	3,7	7,0	3,1	1,7	3,9	5,3	3,6	7,0	13,3
<i>Prunus sp.</i>	7,0	6,2	10,1	0,0	0,0	0,0	5,3	3,6	7,0	12,5
<i>Dendropanax cuneatus</i>	1,5	0,7	1,8	1,5	0,9	2,0	5,3	3,6	7,0	6,1
<i>Pinus sp.</i>	0,4	0,3	0,5	3,1	2,6	4,4	0,0	0,0	0,0	4,9
<i>Chionanthus trichotomus</i>	1,1	0,4	1,3	1,5	3,5	3,3	0,0	0,0	0,0	4,6
<i>Cecropia pachystachya</i>	1,5	1,6	2,3	1,5	0,9	2,0	0,0	0,0	0,0	4,2
<i>Ocotea puberula</i>	0,0	0,0	0,0	1,5	0,9	2,0	0,0	0,0	0,0	2,0
<i>Piper regnellii</i>	0,4	0,3	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5
<i>Calophyllum brasiliense</i>	0,4	0,1	0,4	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4
<i>Cestrum strigillatum</i>	0,4	0,1	0,4	0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4
<i>Cordia curassavica</i>	0,4	0,1	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4
<i>Daphnopsis racemosa</i>	0,4	0,1	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4
<i>Trichilia pallida</i>	0,4	0,1	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4

FR: Frecuencia relativa, AR: abundancia relativa, RN: regeneración natural, RNT: regeneración natural total.

arbustos como *Ilex dumosa* var. *guarana* (Fig. 5A, B y C) albergando en su base abundante regeneración, hacia isletas de vegetación leñosa y finalmente bosques de diferentes tamaños (Fig. 5D) sugiere a simple vista una dinámica de hidroserie que se inicia en estos arbustos aislados, puesto que facilitan la instalación de la regeneración natural de especies que conforman parte del dosel de fragmentos boscosos.

Implicancias etnoecológicas

En la cosmología de diversos grupos étnicos los árboles se encuentran entre los elementos simbólicos que más han destilado la noción de *axis mundi* (Eliade, 1972), posiblemente

en virtud de sus atributos de verticalidad y crecimiento, los que sugieren la facultad de conectar diferentes planos cósmicos. Además, para algunos grupos, ciertas especies leñosas no sólo constituyen un eje transversal que vincula planos terrenales y celestiales, sino que también constituyen una fuente de regeneración inagotable capaz de restituir la biodiversidad luego de acontecimientos escatológicos, tales como incendios o inundaciones de dimensiones épicas presentes en sus relatos míticos. Tal es el caso de *Anisocapparis speciosa* (Griseb.) X. Cornejo y H. H. Iltis (Capparaceae) entre los Chorote de la región chaqueña (Scarpa & Pacor, 2015), de *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae) entre los Mbya del Paraguay

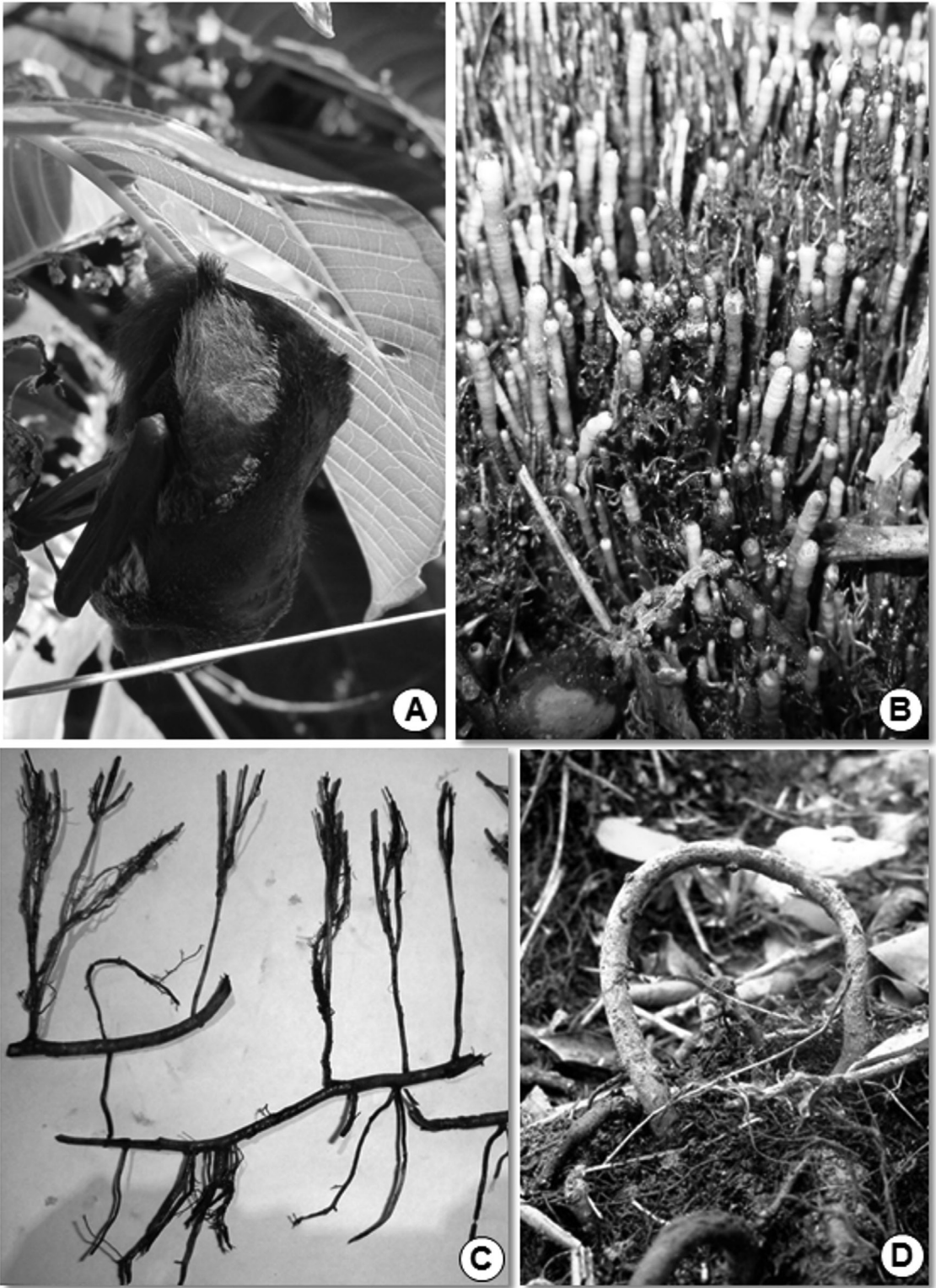


Fig. 4. A: Murciélago pendiendo entre el follaje de *Miconia chamissois* (Melastomataceae). B y C: Neumatóforos de *Miconia chamissois* (Melastomataceae). C: Neumatóforos de *Citronella gongonha* (Cardiopteridaceae).

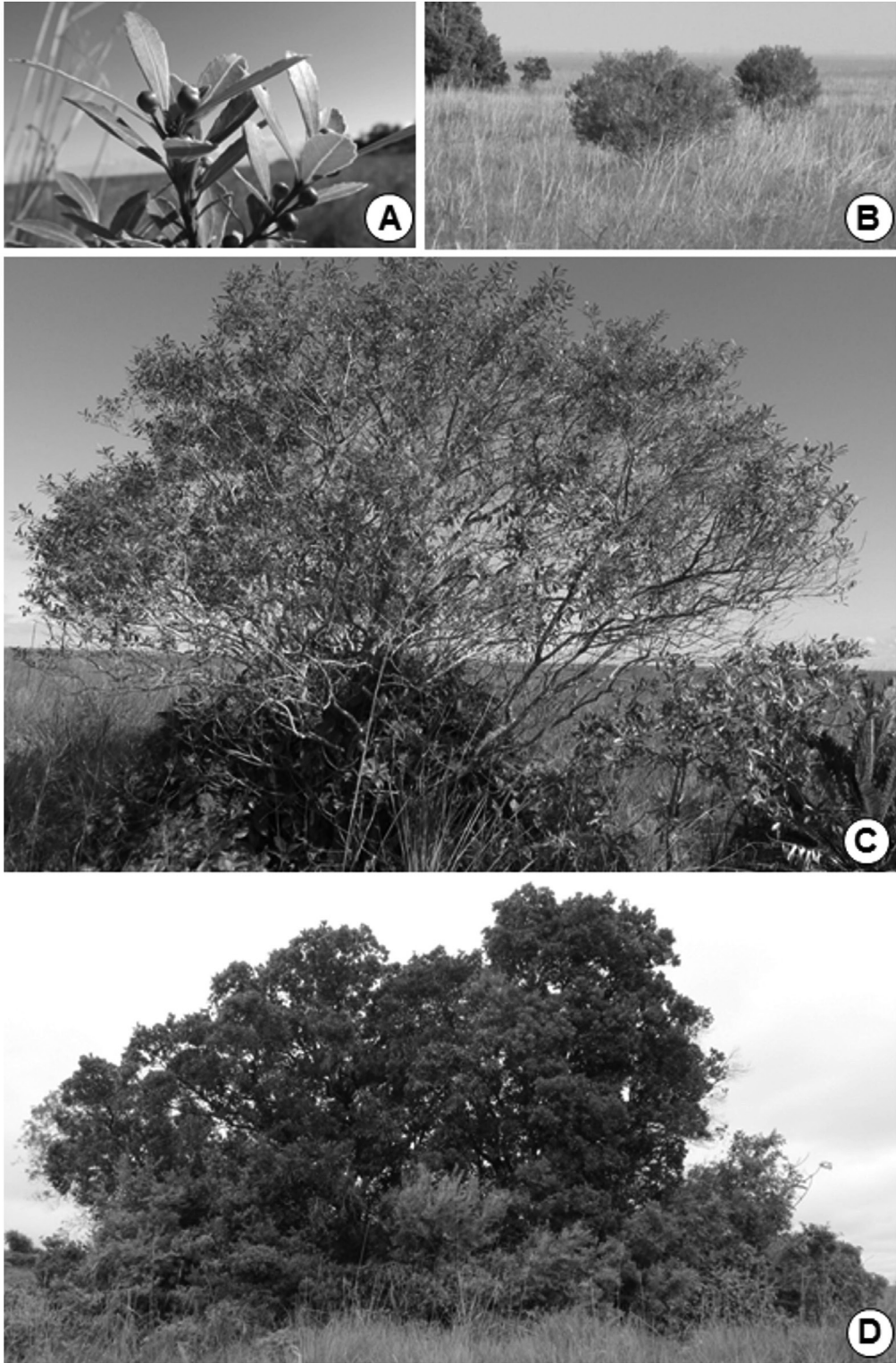


Fig. 5. A: Rama fructificada de *Ilex dumosa* var. *guaranina*. B: Arbustos aislados de la misma especie. C: Regeneración natural bajo ejemplar de la especie. D: Isleta de selva.

(Cadogan, 1968), de *Ilex paraguariensis* A. St.-Hil. (Aquifoliaceae) entre los Ava Chiripa de Argentina y Paraguay (Keller, 2013a) y, al parecer, también de *Calophyllum brasiliense* Cambess. (Calophyllaceae), considerado por los Pa'i Tavytera de ambientes riparios del Paraguay una suerte de deidad creadora de los árboles (Cadogan, 1968).

Los guaraníes de Misiones denominan “ka'a mirĩ” a *Ilex dumosa* var. *guaranina*, la especie de arbusto más abundante en el área estudiada. Por su parte la expresión antinómica “ka'a guachu” (selva extensa, mato grosso), topónimo frecuente en el cono sur de América del Sur, se aplica en la fitonimia guaraní a *Ilex paraguariensis*, y en su mitología, a un colosal ejemplar de esta especie cuyas polimórficas ramas albergarían la simiente de todas las especies arbóreas (Keller, 2013a). Se trata pues de una polisemia categorial que vincula dimensiones fitonímicas, ecológicas y míticas.

La primer parte de estos fitónimos, “ka'a”, es tanto un nombre genérico de las especies de *Ilex* L., como un vocablo que significa “selva”. Por su parte, la expresión “mirĩ” se traduce como “pequeño”, “incipiente” o “primigenio”. En la mitología de estos pueblos, la selva ha tenido su origen después de una gran inundación que habría exterminado la vida sobre la tierra (Keller, 2016), de manera que, considerando la abundancia y el rol pionero de *Ilex dumosa* var. *guaranina* en la conformación de fragmentos de bosques en sitios otrora inundados (ej. paleocauces de ríos), la traducción de “ka'a mirĩ” sería legítimamente ambivalente, por un lado podría significar “yerba pequeña”, pero también es posible su interpretación como “selva incipiente”, o bien en un contexto dasogénico pos diluvial “selva primigenia”. Esta polisemia categorial posiblemente responda a la percepción de la dinámica fitosociológica palustre que aquí se expone, percepción a partir de la cual los antiguos guaraníes pudieron haber destilado la noción del origen de una selva biodiversa a partir de las “semillas multi específicas” de una sola especie de *Ilex* (Aquifoliaceae). Subsecuentemente dicha noción habría sido extendida desde los pequeños bosquetes higrófilos a las áreas extensas cubiertas de selva, dando lugar a la antinomia entre dos principios generativos de biodiversidad: *ka'a mirĩ* y *ka'a*

guachu, siendo la primera especie, limitada en tamaño, la que promueve la conformación de “selvas pequeñas” (fragmentos boscosos en estepas hidromórficas) y la segunda, un árbol que alcanza mayor tamaño la encargada de la génesis de las “selvas extensas” (Keller, 2013b) que se extienden hacia el norte del Macrosistema Iberá abarcando la mayor parte del área de distribución de los guaraníes meridionales.

Agradecimientos

A los administradores del establecimiento Puerto Valle, por facilitarnos el acceso y recursos para efectuar el estudio. Al Ing. Gustavo Giberti por la identificación y los comentarios sobre *Ilex dumosa* var. *guaranina*. Al Dr. Roberto Tortosa por confirmar la identificación de *Rhamnus sphaerosperma* var. *pubescens*. A Marcelo M. Franco por su colaboración durante las campañas. A los revisores anónimos por sus valiosas sugerencias.

Bibliografía

- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. Bot. J. Linn. Soc. 161: 105–121.
- ARBO, M. M., M. G. LÓPEZ, A. SCHININI & G. PIESZKO. 2002. Las plantas hidrófilas. En M. M. ARBO & S. G. TRESSSENS (eds.), Flora del Iberá, pp. 9- 110. EUDENE, Corrientes.
- BACHMAN, L. I. 2008. Una gran llanura, esteros y lagunas. En Clarín (eds.), Atlas Total de la República Argentina, Corrientes. Tomo 11, pp. 9-11. Arte Gráfico Editorial Argentino S. A. Buenos Aires.
- BERTNESS, M. D. & R. M. CALLAWAY. 1994. Positive interactions in communities. Trends Ecol. Evol. 9: 191-193.
- BUTTERFIELD B. J., J. L. BETANCOUR, R. M. TURNER, J. M. BRIGG. 2010. Facilitation drives 65 years of vegetation change in the Sonoran Desert. Ecology 91: 1132-1139.
- CADOGAN, L. 1968. Chono Kybwyra: aporte al conocimiento de la mitología guaraní. Suplemento Antropológico de la Revista del Ateneo Paraguayo 3: 55-158.
- CONNELL, J. H. & R. O. SLATYER. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Am. Nat. 111: 1119-1144.

- EGEROVA J., E. PROFFITT & S. E. TRAVI. 2003. Facilitation of survival and growth of *Baccharis halimifolia* L. by *Spartina alterniflora* Loisel in a created Louisiana salt marsh. *Wetlands* 23: 250–56.
- ELIADE, M. 1972. Tratado de historia de las religiones. México: Biblioteca Era.
- FAXINA, C., E. FISCHER & A. POTT. 2015. Flora of inland Atlantic riparian forests in southwestern Brazil. *Biota Neotrop.* 15: 1-12.
- FLORES, J. & E. JURADO. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *J. Veg. Sci.* 14: 911–916.
- GARCÍA, D. & J. R. OBESO. 2003. Facilitation by herbivore-mediated nurse plants in a threatened tree, *Taxus baccata*: Local effects and landscape level consistency. *Ecography* 26: 739 – 750.
- GÓMEZ-APARICIO, L., R. ZAMORA, J. M. GÓMEZ, J. A. HÓDAR, J. CASTRO & E. BARAZA. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration in Mediterranean ecosystems: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecol. Appl.* 14: 1128–1138.
- HICKS, J., Z. A. GOODWIN, S. G. M. BRIDGEWATER, D. J. HARRIS & P. A. FURLEY. 2011. A floristic description of the San Pastor, savanna, Belize, Central America. *Edinburgh J. Bot.* 68: 273–296.
- JUTILA, H. M. 2003. Germination in Baltic coastal wetland meadows: similarities and differences between vegetation and seed bank. *Plant Ecol.* 166: 275-293.
- KELLER, H. A. 2013a. Ka’aguachu: “la selva en un sólo árbol”. Una contribución de la mitología ava chiripa a la toponimia de la región guaraníca. *Estudios Socioterritoriales: Revista de Geografía* 13: 101-123.
- KELLER, H. A. 2013b. Árboles y arbustos en mitos sobre el origen y el fin del mundo de los guaraníes meridionales: elucidación de algunas expresiones fitonímicas. *Bonplandia* 22: 149-158.
- KELLER, H. A. 2016. La fotosíntesis de la cultura: estudios etnobiológicos en comunidades guaraníes de Misiones, Argentina. Ed. CEADUC-UCA, Asunción, en prensa.
- KOSTRAKIEWICZ-GIERALT., K. 2014. Are *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. tussocks safe sites for seedling recruitment in the succession of wet meadows? *Pol. J. Ecol.* 62: 707-721.
- KURTZ, B. C., J. L. VALENTIN & F. R. SCARANO. 2015. Are the neotropical swamp forests a distinguishable forest type? Patterns from southeast and southern Brazil. *Edinburgh J. Bot.* 72: 191–208.
- LARREA-ALCÁZAR, D. M., R. P. LÓPEZ & D. BARRIENTOS. 2005. The nurse-plant effect of *Prosopis flexuosa* D.C. (Leg-Mim) in a dry valley of the Bolivian Andes. *Ecotropicos* 18: 89-95.
- NEIFF, J. J. 2004. Impactos ambientales. El Iberá ¿en peligro?, pp. 89. Fundación Vida Silvestre de Argentina, Buenos Aires.
- PAUSAS, J. G., A. BONET, F. T. MAESTRE & A. CLIMENT. 2006. The role of the perch effect on the nucleation process in Mediterranean semi-arid old fields. *Acta Oecol.* 29: 346–352.
- R CORE TEAM. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Available at: <https://www.R-project.org/>.
- RODRÍGUEZ M. E., A. E. CARDOZO, E. R. KRAUCZUK, J. L. FONTANA & D. IRIART. 2009. *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae): nuevo registro para la flora de la Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 44: 361-366.
- SCARPA, G. F. 2010. Hacia una etnotaxonomía vegetal chorote II: Clasificación de las plantas entre las parcialidades iyojwa’ja y iyowujwa del Chaco argentino. En C. MESSINEO, G. F. SCARPA & F. TOLA, F. (comps.), Léxico y categorización etnobiológica en grupos indígenas del Gran Chaco. Pp. 157-198. Editorial de la Universidad Nacional de La Pampa, Santa Rosa.
- SCARPA, G. F. & P. PACOR. 2015. Etnobotánica y religiosidad indígena chorote: El árbol “eje del mundo” y “de la regeneración inagotable”. *AIBR-Rev. Antropol. Ib.* 10: 75-98.
- SILVA, A. C., E. V. D. BERG, P. HIGUCHI & A. T. OLIVEIRA FILHO. 2007. Comparação florística de florestas inundáveis das regiões Sudeste e Sul do Brasil. *Rev. Bras. Bot.* 30: 257-269.
- TERUGGI, M. E. 1970. Bosquejo geológico del Paraguay y la Provincia de Corrientes. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 11(Supl.): 1-15.
- VALIENTE-BANUET, A. & E. EZCURRA. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *J. Ecol.* 79: 961-971.
- VERDÚ, M. & P. GARCÍA FAYOS, 1996. Nucleation processes in a Mediterranean bird-dispersed plant. *Funct. Ecol.* 10: 275-280.
- VOLPATO, M. M. L. 1994. Regeneração natural em uma floresta secundária no domínio de Mata Atlântica: uma análise fitossociológica. 123 f. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal). Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- WANG, Z., J. NISHIHIRO & I. WASHITANI. 2011. Facilitation of plant species richness and endangered species by a tussock grass in a moist tall grassland revealed using hierarchical Bayesian analysis. *Ecol. Res.* 26: 1103-1111.

Original recibido el 26 de abril de 2016; aceptado el 15 de octubre de 2016.

Apéndice. Lista de especies censadas, familias, nombres vulgares, diseminación Z: zoocórica, H: hidrocórica A: anemocórica y ejemplar de referencia (K: Keller; R: Rodríguez, IC: identificado en campo).

Espece	Familia	N. Común	Disem.	Testigo
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	Calophyllaceae	arary	Z	R 1442
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul.	Urticaceae	ambay	Z	IC
<i>Cestrum guaraniticum</i> Chodat & Hassl.	Solanaceae	paloné	Z	IC
<i>Cestrum strigillatum</i> Ruiz & Pav.	Solanaceae	paraguayito	Z	IC
<i>Chionanthus trichotomus</i> (Vell.) P. S. Green	Oleaceae	hueso de burro	Z	K 11526
<i>Citronella gongonha</i> (Mart.) R. A. Howard	Cardiopteridaceae	yerba de bañado	Z	K 11478
<i>Cordia curassavica</i> (Jacq.) Roem. & Schult.	Boraginaceae	maría negra	Z	K 11552
<i>Daphnopsis racemosa</i> Griseb.	Thymeliaceae	yvira	Z	K 11473
<i>Dendropanax cuneatus</i> (DC.) Decne & Planch.	Araliaceae	omburá	Z	K 11359
<i>Erythrina crista-galli</i> L.	Fabaceae	ceibo	H	IC
<i>Ilex dumosa</i> Reissek var. <i>guaranina</i> Loes.	Aquifoliaceae	ka'amirí	Z	K 11525
<i>Miconia chamissois</i> Naudin	Melatomataceae	ka'a vera	Z	K 11317
<i>Myrsine parvula</i> (Mez) Otegui	Myrsinaceae	canelón	Z	K 11453
<i>Ocotea lancifolia</i> (Schott.) Mez	Lauraceae	laurel blanco	Z	K 11524
<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	Lauraceae	laurel guaicá	Z	K 11507
<i>Pinus</i> sp.	Pinaceae	pino	A	IC
<i>Piper regnelli</i> (Miq.) C.DC.	Piperaceae	rodilla de viejo	Z	K 11360
<i>Prunus</i> sp.	Rosaceae	persiguero	Z	K 11559
<i>Rhamnus sphaerosperma</i> Sw. var. <i>pubescens</i> (Reissek) M. C. Johnst.	Rhamnaceae	duraznillo	Z	K 11442
<i>Sapium haematospermum</i> Müll. Arg.	Euphorbiaceae	curupí	Z	IC
<i>Trichilia pallida</i> Sw.	Meliaceae	catiguá	Z	K 11346