



## MONODOMINANCIA DE *CALOPHYLLUM BRASILIENSE* (CALOPHYLLACEAE) EN SITIOS DE SELVA HIGRÓFILA EN EL NE DE CORRIENTES (ARGENTINA)

Monodominance of *Calophyllum brasiliense* (Calophyllaceae) in hygrophilous rainforest stands in NE Corrientes (Argentina)

Román C. Ríos<sup>1</sup>, Héctor A. Keller<sup>2</sup> & Ernesto R. Krauczuk<sup>3</sup>

**Resumen:** Las selvas higrófilas son formaciones forestales de ambientes periódica o permanentemente anegados. Se describe la composición de especies, la estructura fitosociológica y la diversidad arbórea de sitios de selva higrófila situados en Puerto Valle, en el nordeste del humedal del Iberá, en Corrientes, Argentina. El bosque de Puerto Valle registra 24 especies y presenta una formación monodominante con el “arary”, *Calophyllum brasiliense* (Calophyllaceae), como principal componente. La disimilitud florística es completa al comparar la similitud florística entre las comunidades de parches boscosos de Puerto Valle. El reclutamiento natural en Puerto Valle presentó también predominio de *C. brasiliense*, reafirmando el carácter monodominante de la especie. Nuestros resultados indican una gran variabilidad espacial de las selvas higrófilas en la matriz territorial y refuerza el carácter relictual de la selva con *C. brasiliense* en la Argentina.

**Palabras clave:** Bosques higrófilos, embalsados, guanandi, islas flotantes, Puerto Valle.

**Summary:** Hygrophilous forests are tree dominated formations in periodically or permanently waterlogged environments. The species composition, phytosociological structure and tree diversity of hygrophilous forest stands located in Puerto Valle, in the northeast of the Iberá wetland (Corrientes, Argentina), are described. The forest of Puerto Valle consists of 24 species with a monodominant formation of the “arary”, *Calophyllum brasiliense* (Calophyllaceae), as the main component. The floristic similarity between communities indicates complete dissimilarity between forest patches in Puerto Valle sites. Natural recruitment in Puerto Valle also showed a predominance of *C. brasiliense*, in line with the monodominant character of the species. Our results indicate a great spatial variability of the rain forests in the territorial matrix and reinforce the relict character of the forest with *C. brasiliense* in Argentina.

**Key words:** Floating islands, floating vegetation, guanandi, hygrophilous forest, Puerto Valle.

### Introducción

La región Neotropical es rica en grandes humedales con gran diversidad de vegetación, donde las formaciones de selva higrófila de esos ambientes, reciben diferentes denominaciones

locales dependiendo de la región y del país. En Brasil, que se podría considerar el país con los mayores humedales de América del Sur, la selva higrófila es conocida como “mata de brejo”, “floresta paludosa”, etc. (Whittmann, 2012; Kurtz *et al.*, 2013). La influencia de

<sup>1</sup> Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Federal de Paraná, Brasil. Lothário Meissner, Jardín Botánico, Curitiba. E-mail: riosselvas@gmail.com.

<sup>2</sup> Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Misiones. Instituto de Botánica del Nordeste, CC 209, 3400-Corrientes, Argentina. Investigador CONICET. E-mail: hakeller2000@yahoo.com.ar; kellerhector@hotmail.com

<sup>3</sup> Reserva Privada Elena Czajkowski, Lote 79B. Gobernador Roca, Misiones. Argentina. E-mail: ernestokrster@gmail.com

las diferentes condiciones de anegamiento sobre la estructura de la población de árboles en el Neotrópico fue mencionada en varios trabajos (Nascimento & Nunes da Cunha, 1989; Nascimento & Proctor, 1997; Marimon & Felfilli, 2000; Arieira & Nunes da Cunha, 2006; Whittmann, 2012; Kurtz *et al.*, 2013; Mereles *et al.*, 2020; Chiminazzo *et al.*, 2021).

El sistema de esteros y lagunas del Iberá, conocido como Macrosistema Iberá abarca una superficie aproximada de 12000 km<sup>2</sup> y es considerado uno de los principales humedales de Latinoamérica (Orfeo & Neiff, 2008). En el pasado geológico el Río Paraná se emplazaba en diferentes paleocauces que conforman en el presente el conjunto de lagunas y esteros del Iberá (Orfeo & Neiff, *op. cit.*). Esos antiguos cauces conservan en el extremo noreste del Macrosistema Iberá paisajes de selva higrófila, con presencia de *Calophyllum brasiliense* Cambess.

Según estudios realizados en Brasil, las formaciones de selva higrófila no son una entidad en sí mismas, sino que están caracterizadas por poseer especies de la vegetación circundante, además de aquellas especializadas en ambientes inundados (Marques *et al.*, 2011; Teixeira & Asis, 2011; Whittmann, 2012; Kurtz *et al.*, 2014; Chiminazo *et al.*, 2021). En general son ambientes marginales que han recibido poca atención en las políticas públicas de conservación (Ribeiro *et al.*, 2011; Kurtz *et al.*, 2013).

La selva higrófila es generalmente menos rica y diversa que aquella vegetación de suelos bien drenados y en algunos casos presenta el predominio de una o pocas especies y entonces son denominadas “formaciones oligárquicas o monodominantes” (Richards, 1952; Connell & Lowman, 1989; Hart *et al.*, 1989; Whittmann, 2012). El “arary” *Calophyllum brasiliense* es la especie más citada para Brasil en su carácter de monodominante (Whittmann, 2012; Kurtz *et al.*, 2013). En la Argentina se conoce muy poco sobre estas formaciones y prueba de ello es el reciente descubrimiento de fragmentos de selva higrófila con la presencia de “arary”, especie no citada para Argentina hasta el año 2009 (Rodríguez *et al.*, 2009). La especie tiene distribución amplia, desde el sur de

México hasta Argentina, siempre en ambientes tropicales y subtropicales y es catalogada como especialista de ambientes anegados (Marques & Joly, 2000; Whittmann, 2012; Kurtz *et al.*, 2013).

En la actualidad se conocen tres áreas con fragmentos de selva higrófila con “arary” en la Argentina, una en el municipio de San Ignacio (Misiones) y dos en el municipio de Ituzaingó, Corrientes (Sorol *et al.*, 2015). Percuoco *et al.* (2014) mencionan la existencia de otros fragmentos en la Isla Apipé y resaltan el carácter relictual de estas poblaciones ya que la superficie que abarcan es muy reducida y además están en riesgo de extinción local debido a las actividades antrópicas en la región (Percuoco *et al.*, 2014; Sorol *et al.*, 2015). También existe un bosque de considerable extensión en la Isla Yacyretá en la República del Paraguay, desde donde la Entidad Binacional Yaciretá (EBY) y la Empresa Danzer Plantaciones S.A. se proveían de plantines y/o semillas para sus viveros locales (Cecilia Domecq, com. pers.).

La población con menor grado de vulnerabilidad es la de Puerto Valle por estar en el margen nordeste de los Esteros del Iberá y por no tener influencia directa del embalse de la represa Yacyretá. Es la población que conserva el mejor estado natural del ciclo reproductivo, con producción de semillas viables y factibles de almacenamiento (Sorol *et al.*, 2015).

Nuestro trabajo enfoca en los sitios selváticos con “arary” en Puerto Valle que se caracterizan por tener diferentes condiciones de enraizamiento de los árboles debido a que están en el borde o dentro de los esteros. Los sitios de borde tienen parte de los árboles enraizados normalmente en el suelo y otra parte de estos con las raíces totalmente sumergidas en el agua del estero. En los sitios dentro del estero, los árboles enraízan sobre troncos flotantes y se entrelazan para formar verdaderas islas flotantes. La condición sobrenadante de estas islas de bosque se hace evidente en los días ventosos, cuando es posible apreciar leves desplazamientos o vaivenes de las mismas dentro de la matriz de pastizales higrófilos.

El objetivo de este estudio fue describir y comparar la composición de especies arbóreas y la estructura fitosociológica de los fragmentos

selváticos anegados con “arary”, en diferentes condiciones de enraizamiento. Las hipótesis que se plantean son: i. La composición, riqueza y diversidad de especies arbóreas no difieren en diferentes condiciones de enraizamiento; ii. El reclutamiento natural de especies arbóreas no difiere en riqueza y diversidad en diferentes condiciones de enraizamiento.

## Metodología

### Área de estudio

Se estudiaron sitios de selva higrófila localizadas al NE de la provincia de Corrientes y que se encuentran dentro de la localidad denominada Puerto Valle. El clima es subtropical tipo Cfa (subtropical húmedo con menos de 10 días con heladas por año) según la clasificación climática de Köppen (Köppen, 1931). Las precipitaciones anuales superan los 1500 mm y están distribuidas regularmente durante todo el año.

En el Macrosistema Iberá convergen cuatro eco-regiones con caracteres propios: Campos y Malezales; Chaqueña, Espinal y Delta e Islas del Paraná, cada una de ellas aporta su particularidad florística que da como resultado

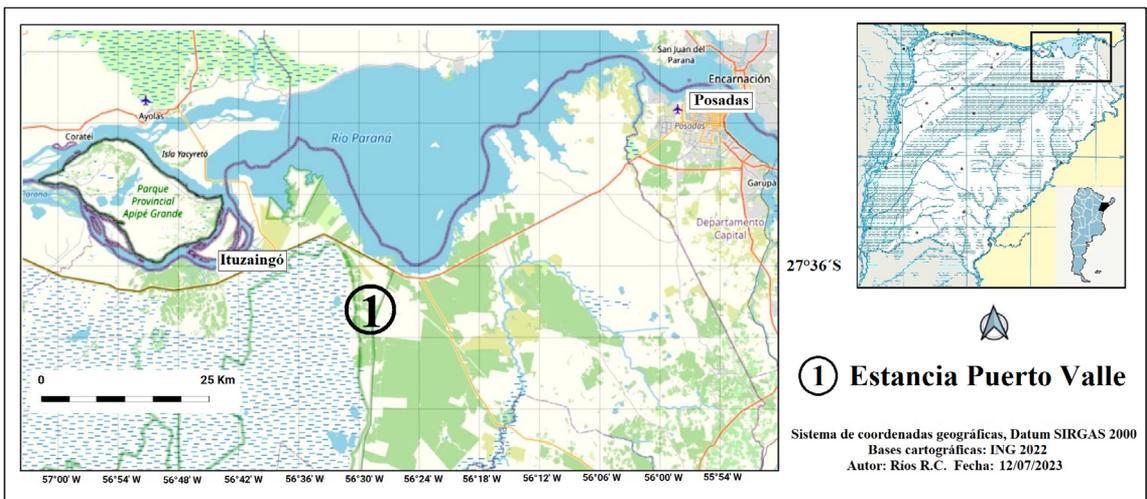
una variedad de ambientes naturales (Orfeo & Neiff, 2008). La eco-región Campos y Malezales presenta mogotes de la selva con componentes arbóreos de la eco-región Paranaense y en áreas cercanas al Río Paraná y al Iberá presenta componentes de la eco-región Chaqueña (Giraudó, 2005).

Puerto Valle (PV) se localiza en la margen NE de los Esteros del Iberá, en el municipio de Ituzaingó (Fig. 1) y se la conoce como estancia Puerto Valle (27°36'48"S, 56°30'48"W, altitud 82 m s.n.m). Allí se han detectado sitios de selva higrófila constituidas principalmente por *Calophyllum brasiliense*.

### Procedimiento de muestreo

El trabajo fue realizado con datos colectados en un muestreo por 39 parcelas dispuestas en forma sistemática con una dimensión de 10 m × 20 m para árboles adultos. El criterio de inclusión para adultos fue de 4,8 cm de diámetro a altura del pecho (DAP) y los fustes múltiples fueron considerados como independientes. Los individuos muertos en pie fueron registrados y analizados de forma independiente de los individuos vivos.

Para Puerto Valle los datos fueron analizados en forma estratificada distinguiéndolos según



**Fig. 1.** Ubicación del área de estudio. Estancia Puerto Valle en el departamento Ituzaingó, Corrientes.  
**Fig. 1.** Location of study site. Puerto Valle ranch in the department of Ituzaingó, Corrientes.

las condiciones de enraizamiento de los árboles y se los diferencia según la profundidad del sustrato acuoso (Fig. 2A). Así, el estrato playo, donde los sitios de selva presentan profundidad del sustrato acuoso menor o igual a 3 metros en adelante denominado “Playo” (Fig. 2B), otro con sustrato acuoso mayor a 3 metros de profundidad, en adelante “Profundo” (Fig. 2C). El criterio para la delimitación del estrato playo consistió, en que son sitios que se encuentran en el borde del estero, con parte de los árboles enraizando normalmente en el suelo y parte con las raíces sumergidas; y además se asume que hasta 3 metros de profundidad los árboles pueden tener contacto con el fondo del estero.

La regeneración natural fue evaluada en 39 parcelas de 1 m × 20 m, considerando los individuos en clases de altura discriminadas según la profundidad del sustrato, siguiendo la metodología desarrollada por Finol Urdaneta (1971) y modificada por Volpato (1994) como usado por Silva *et al.* (2007); Guidini *et al.* (2014) y Drews *et al.* (2017). Las clases de altura son: Cla I: 10-50 cm; Cla II: 50,1-100 cm.; Cla III: 1,1 a 5 m de altura.

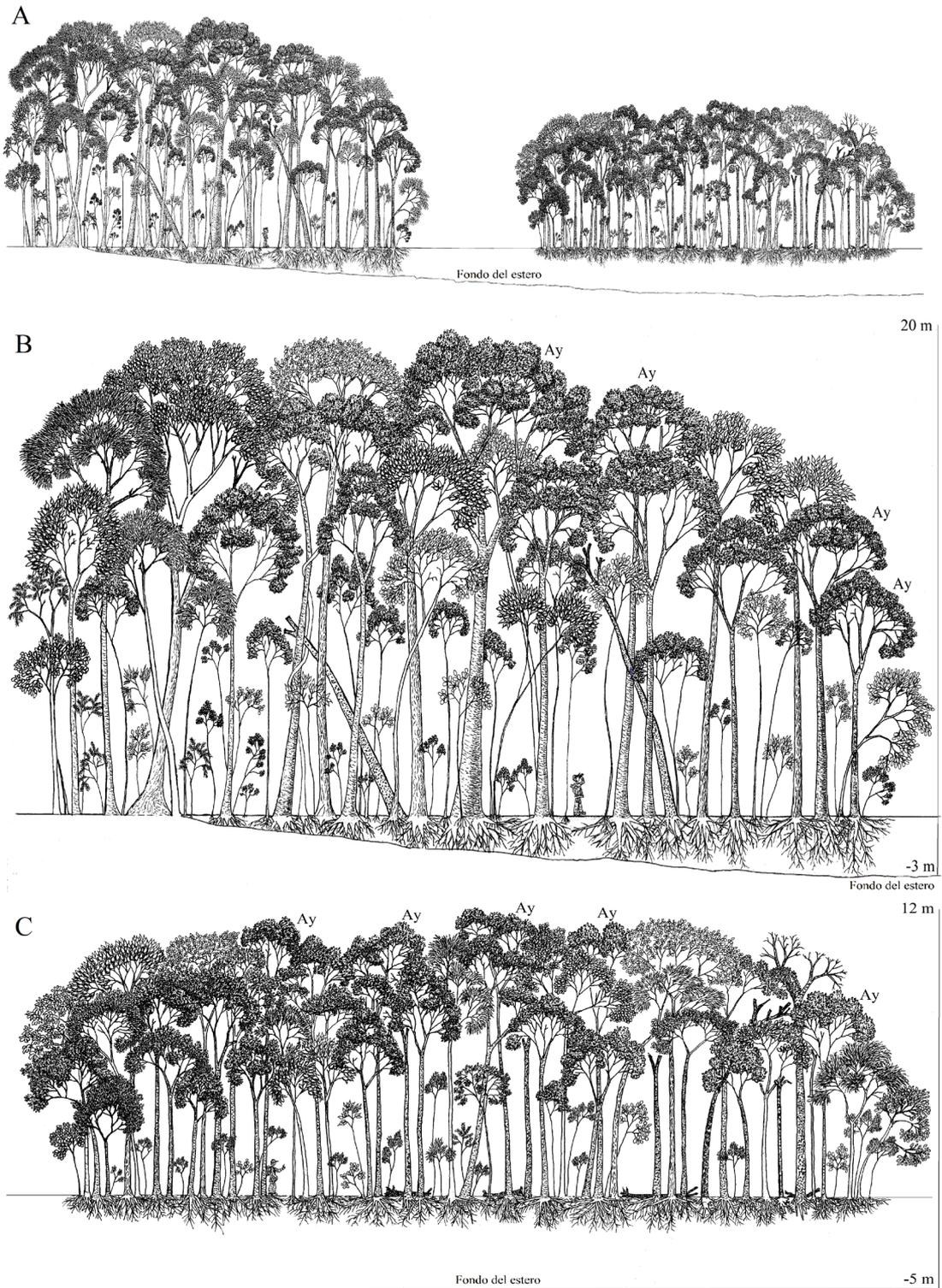
Las especies fueron identificadas utilizando bibliografía especializada y mediante consulta a especialistas en taxonomía vegetal del IBONE de Corrientes y siguiendo la clasificación APG IV (APG, 2016). El material botánico fue depositado en el Herbario CTES (Instituto de Botánica del Nordeste, Corrientes, Argentina).

#### *Análisis de datos*

Para describir la estructura de las comunidades se calcularon los siguientes parámetros fitosociológicos: densidad absoluta y relativa, dominancia absoluta y relativa, frecuencia absoluta y relativa y el valor de importancia (PI) según Mueller Dombois & Ellenberg (1974) y siguiendo el procedimiento de Felfilli *et al.* (2011). El valor de importancia se obtiene para cada especie y se calcula mediante la sumatoria de densidad relativa, dominancia relativa y frecuencia relativa, resultado que se dividió por tres para obtener un porcentaje. Para evaluar las diferencias de diámetro medio por parcela y área basal por parcela de *C. brasiliense* entre áreas, se usó el test Mann-Whitney (“Wilcoxon rank-sum test”) para verificar la igualdad de las

medianas; además se presenta la distribución de frecuencias de diámetros. Para comparar la abundancia de individuos muertos entre los estratos (playo y profundo) se usó el test T para variancias heterogéneas.

Las comparaciones de riqueza y diversidad verdadera fueron realizadas mediante el uso del número efectivo de especies (números de Hill) (Hill, 1973) y el procedimiento propuesto por Chao & Just (2012) por ser una alternativa estadística rigurosa para comparar comunidades (Hsieh *et al.*, 2016). Los números de Hill están parametrizados por un orden de diversidad “q”, el cual determina una medida de la sensibilidad a la abundancia relativa de especies (Hsieh *et al.*, *op. cit.*). Así cuando q=0, representa la riqueza de especies (sin considerar las abundancias), para q=1 o tendiente a 1, contabiliza las especies en proporción a sus abundancias y puede ser interpretado como el número efectivo de las especies comunes y cuando q=2, contabiliza las especies que sobresalen en abundancias y puede ser interpretado como el número efectivo de las especies dominantes en una población (Villa *et al.*, 2020). La sobreposición de los intervalos de confianza indica la no existencia de diferencias significativas entre áreas (Colwell *et al.*, 2012). Las especies raras, aquellas que solo aparecen en una parcela fueron consideradas para el cálculo del estimador no paramétrico Jackknife 1 (Jackknife de primer orden, Colwell & Coddington, 1994). Este estimador basado en la incidencia es usado para reforzar las comparaciones de riqueza y suficiencia de muestreo (Hortal *et al.*, 2006; Willie *et al.*, 2012). La riqueza observada (Sobs) es la que efectivamente fue registrada en el muestreo. La similaridad florística entre las áreas fue evaluada con el uso del índice de Bray-Curtis que permite comparar la composición en forma conjunta con las abundancias. Estos valores se usaron en el análisis de ordenación NMDS que grafica las parcelas en el espacio de la similitud. La comprobación de las diferencias estadísticas se realiza con el test PERMANOVA. Para los análisis estadísticos se tomó como patrón el intervalo de confianza en 95% (Field, 2009). Para evaluar la solidez del ordenamiento de NMDS se consideró un



**Fig. 2.** Condiciones de enraizamiento de bosques higrófilos en la estancia Puerto Valle, Ituzaingó, Corrientes. A: Vista general. B: Estrato Playo. C: Estrato Profundo. Ay: *Calophyllum brasiliense*.

**Fig. 2.** Rooting conditions of hygrophilous forests in Puerto Valle ranch, Ituzaingó, Corrientes. A: General view. B: Shallow stratum. C: Deep stratum. Ay: *Calophyllum brasiliense*.

stress inferior a 20% (Clarke, 1993). Todos los tests fueron realizados con el Programa R (R CORE TEAM, 2022) con el uso de los paquetes vegan (Oksanen *et al.*, 2019), CAR (Fox & Weisberg, 2019), iNEXT (Hsieh *et al.*, 2016) y ggplot2 (Wickham, 2016).

### Resultados

#### Estructura fitosociológica

En el conjunto de sitios playos, se registraron 22 especies arbóreas pertenecientes a 20 géneros y 19 familias botánicas (Sobs: 22, Jack1: 23). La estimación de riqueza dada por Jack1 nos indica que fueron registradas la

gran mayoría de las especies existentes en el substrato. El conjunto de áreas de selva que conforman el estrato “Profundo” que se hallan en medio del fofadal, a más de 100 metros de la loma (tierra firme) (Fig. 2A), en las cuales se registraron 14 especies arbóreas pertenecientes a 13 géneros y 13 familias botánicas (Sobs: 14, Jack: 17) (Tabla 1). El estimador de riqueza Jack1 tiene un valor muy cercano a la riqueza observada, lo que indica que el muestreo fue suficiente para alcanzar a la mayoría de las especies existentes.

Considerando las 10 principales especies tenemos que abarcan el 94,9 % de la DR, el 98,07% de la DoR y 90,77% del PI, por lo que podemos afirmar que son representativas

**Tabla 1.** Lista de especies presentes en la estancia Puerto Valle, Ituzaingó, Corrientes. Playo: Puerto Valle estrato playo; Profundo: Puerto Valle estrato profundo.

**Table 1.** List of species found at Puerto Valle ranch, Ituzaingó, Corrientes. Playo: Puerto Valle shallow stratum; Profundo: Puerto Valle Deep stratum.

Especie	Familia	Profundo	Playo
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	Euphorbiaceae	x	
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	Calophyllaceae	x	x
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Urticaceae	x	x
<i>Citharexylum montevidense</i> (Spreng.) Moldenke	Verbenaceae	x	x
<i>Citronella gongonha</i> (Mart.) R. A. Howard	Cardiopteridaceae	x	x
<i>Croton urucurana</i> Baill.	Euphorbiaceae		x
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Sapindaceae		x
<i>Daphnopsis racemosa</i> Griseb.	Thymeliaceae		x
<i>Dendropanax cuneatus</i> (DC.) Decne. & Planch.	Araliaceae	x	x
<i>Erythrina crista-galli</i> L.	Fabaceae	x	
<i>Ficus adhatodifolia</i> Schott ex Spreng.	Moraceae	x	x
<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	Moraceae	x	x
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	Meliaceae		x
<i>Ilex dumosa</i> Reissek	Aquifoliaceae	x	x
<i>Inga marginata</i> Willd.	Fabaceae		x
<i>Inga uraguensis</i> Hook. & Arn.	Fabaceae		x
<i>Chionanthus trichotomus</i> (Vell.) P. S. Green	Oleaceae	x	x
<i>Miconia chamissois</i> Naudin	Melastomataceae		x
<i>Myrsine lorentziana</i> (Mez) Arechav.	Primulaceae	x	x
<i>Ocotea lancifolia</i> (Schott) Mez	Lauraceae	x	x
<i>Piper regnellii</i> (Miq.) C. DC.	Piperaceae	x	x
<i>Prunus</i> sp.	Rosaceae		x
<i>Rhamnus sphaerosperma</i> Sw.	Rhamnaceae		x
<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	Euphorbiaceae	x	
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Arecaceae		x
<i>Trichilia pallida</i> Sw.	Meliaceae		x

del ambiente (Tabla 2). Considerando las densidades absolutas, tenemos a *C. brasiliense* ocupando el primer lugar entre todas las especies con un valor de 1360 indiv/ha, le sigue *Myrsine lorentziana* con 262 indiv/ha, *Citronella gongonha* con 130 indiv/ha y luego *Ficus luschnathiana* con 48 indiv/ha (Tabla 2). En los valores ordenados de forma decreciente de dominancia absoluta se observa que *C. brasiliense* se ubica en primer lugar dada su alta área basal alcanzando un valor de 56,72 m<sup>2</sup>/ha. Este es un valor muy alto de área basal, le sigue en valor de área basal *Ficus luschnathiana* con un valor de 2,08m<sup>2</sup>/ha. A

continuación, *C. gongonha* con 1,75 m<sup>2</sup>/ha y *M. lorentziana* con 1,46 m<sup>2</sup>/ha. En la Tabla 2 se presentan los valores de densidad relativa (DR), frecuencia relativa (FR), dominancia relativa (DoR), índice de valor de importancia (PI) y porcentaje de importancia (PI) de las diez especies más relevantes. Los valores están ordenados en forma decreciente de PI para poder observar claramente la posición relativa de cada especie en el estrato. En t o n c e s considerando los valores de PI, tenemos a *C. brasiliense* en primer lugar con 54,17%, le sigue, con un valor muy inferior, *M. lorentziana* con 7,22%, *C. gongonha* con 5,1% de PI.

**Tabla 2.** Estimación de parámetros fitosociológicos de las diez principales especies de los sitios estudiados. Playo: Puerto Valle estrato playo; Profundo: Puerto Valle estrato profundo; N: número de individuos; DA: densidad absoluta; DR: densidad relativa; FA: frecuencia absoluta; FR: frecuencia relativa; DoA: dominancia absoluta; DoR: Dominancia relativa; PI: porcentual de importancia.

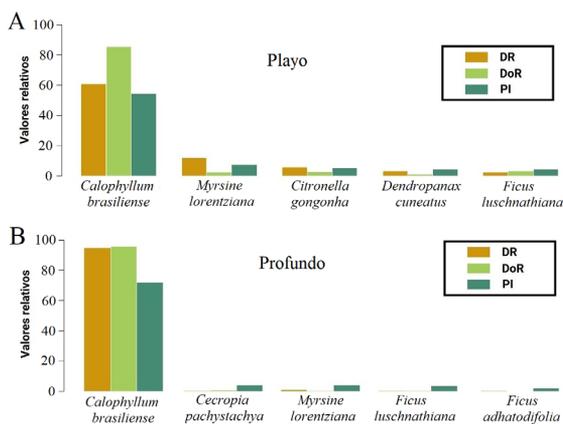
**Table 2.** Estimation of phytosociological parameters of the ten main species of the studied sites. Playo: Puerto Valle shallow stratum; Profundo: Puerto Valle Deep stratum; N: number of individuals; DA: absolute density; DR: relative density; FA: absolute frequency; FR: relative frequency; DoA: absolute dominance; DoR: relative dominance; PI: percentage of importance.

Sitio	Especie	N	DA	DR	FA	FR	DoA	DoR	PI
Playo	<i>Calophyllum brasiliense</i>	680	1360	60,9	100	16,1	56,72	85,43	54,17
Playo	<i>Myrsine lorentziana</i>	131	262	11,7	48	7,74	1,462	2,203	7,228
Playo	<i>Citronella gongonha</i>	65	130	5,82	44	7,1	1,75	2,637	5,186
Playo	<i>Dendropanax cuneata</i>	36	72	3,23	56	9,03	0,722	1,088	4,449
Playo	<i>Ficus luschnathiana</i>	24	48	2,15	48	7,74	2,08	3,133	4,342
Playo	<i>Ocotea lancifolia</i>	35	70	3,14	44	7,1	0,746	1,123	3,785
Playo	<i>Ficus sp.</i>	24	48	2,15	40	6,45	0,744	1,121	3,241
Playo	<i>Cecropia pachystachya</i>	20	40	1,79	44	7,1	0,327	0,493	3,127
Playo	<i>Miconia chamissois</i>	29	58	2,6	32	5,16	0,154	0,233	2,664
Playo	<i>Chionanthus trichotomus</i>	15	30	1,34	36	5,81	0,404	0,609	2,586
	Subtotal			<b>94,9</b>				<b>98,07</b>	<b>90,77</b>
Profundo	<i>Calophyllum brasiliense</i>	2278	8136	94,9	100	25,5	79,23	95,78	72,04
Profundo	<i>Cecropia pachystachya</i>	13	46,43	0,54	42,857	10,9	0,712	0,861	4,104
Profundo	<i>Myrsine lorentziana</i>	24	85,71	1	42,857	10,9	0,288	0,348	4,086
Profundo	<i>Ficus luschnathiana</i>	12	42,86	0,5	35,714	9,09	0,319	0,386	3,325
Profundo	<i>Ficus adhatodifolia</i>	8	28,57	0,33	21,429	5,45	0,118	0,143	1,977
Profundo	<i>Chionanthus trichotomus</i>	7	25	0,29	21,429	5,45	0,128	0,154	1,967
Profundo	<i>Ficus sp.</i>	3	10,71	0,12	21,429	5,45	0,038	0,046	1,875
Profundo	<i>Citronella gongonha</i>	31	110,7	1,29	7,143	1,82	0,993	1,201	1,437
Profundo	<i>Ocotea lancifolia</i>	8	28,57	0,33	14,286	3,64	0,134	0,161	1,377
Profundo	<i>Alchornea triplinervia</i>	2	7,143	0,08	14,286	3,64	0,321	0,388	1,369
	Subtotal			<b>99,4</b>				<b>99,47</b>	<b>93,56</b>

Dado el alto valor de PI de *Calophyllum brasiliense* se puede considerar que la estructura de los “mogotes playos” está dada por los individuos de la especie. Esto se demuestra ya que la especie cuenta con más del 50% de la densidad relativa y más del 71% de la dominancia relativa. Estos valores dan a la especie un carácter de monodominante en los mogotes playos (Fig. 3A). Los mayores diámetros pertenecen a individuos de *C. brasiliense*: 106,6; 102,4; 90,7; 86,9 y 86,5 cm y el valor medio de los ocho mayores diámetros es de 89,7 cm.

Cuando observamos los “mogotes profundos”, tenemos que las 10 principales especies abarca el 99,4% de DR, 99,47 % de DoR y 93,65% de PI (Tabla 2). Por lo que son representativas de la comunidad. Los valores están ordenados en forma decreciente de PI *C. brasiliense* en el primer lugar con 79,23 m<sup>2</sup>/ha de área basal. Este valor es extremadamente alto cuando es comparado a “mogotes playos”, como será discutido más adelante. La segunda especie colocada es *Citronella gongonha* con 0,99 m<sup>2</sup>/ha, le sigue *Cecropia pachystachya* con 0,71 m<sup>2</sup>/ha. La especie *Myrsine lorentziana* se presenta con 0,28 m<sup>2</sup>/ha, valor realmente bajo comparado con el área basal alcanzado en “mogotes playos” (1,46 m<sup>2</sup>/ha). El valor medio de los ocho mayores diámetros es de 54,9 cm y todos los individuos pertenecen a *C. brasiliense*.

Considerando la densidad, observamos como *C. brasiliense* alcanza 8136 indiv/ha dados por los 2278 individuos registrados en las 14 parcelas. Le sigue *C. gongonha* con 110 indiv/ha. Luego le sigue en densidad *M. lorentziana* con 85 indiv/ha y *C. pachystachya* con 46 indiv/ha. En los valores de densidad relativa, frecuencia relativa, dominancia relativa y porcentaje de importancia (PI) de las especies de los mogotes profundos están ordenadas en forma decreciente de PI. En el primer lugar tenemos a *C. brasiliense* con el 72,04% del porcentual de importancia (PI), en segundo lugar, se ubican *C. pachystachya* y *M. lorentziana* con 4% de PI y *Ficus luschnathiana* con 3,32% de PI (Fig. 3B). Las diez primeras especies suman el 93,56% de PI por lo que se puede afirmar que estas especies caracterizan a los mogotes del estrato “profundo” (Tabla 2).



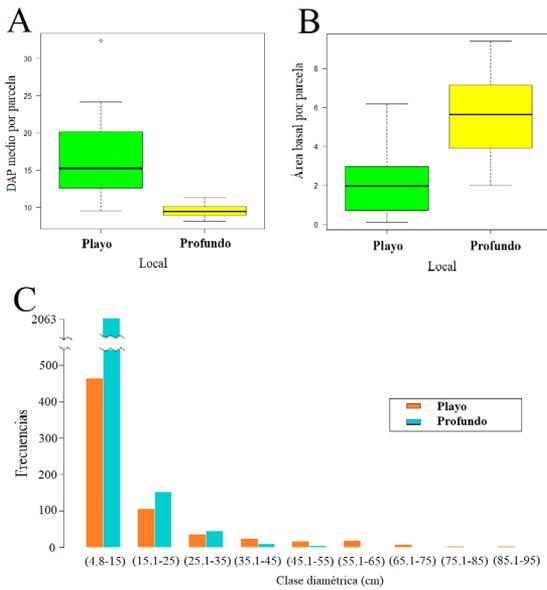
**Fig. 3.** Valores de densidad relativa (DR), dominancia relativa (DoR) y porcentual de importancia (PI) de las áreas: Playo: Puerto Valle playos; Profundo: Puerto Valle profundos.

**Fig. 3.** Relative density (RD), relative dominance (DoR) and percentage importance (PI) values for the areas: Playo: Puerto Valle shallow stratum; Profundo: Puerto Valle Deep stratum.

### Estructura del bosque

Cuando comparamos el diámetro de *C. brasiliense* entre estratos playos y profundos tenemos mediante la aplicación del test Mann Whitney que existen diferencias significativas siendo mayores en playos ( $W=340$ ;  $p=1,84e-08$ ) (Fig. 4A). En el estrato profundo se observa una alta concentración de frecuencias diamétricas en la primera clase (4,8-15 cm), mientras que en los estratos playos las frecuencias se distribuyen de forma más equitativa hasta la clase 6° (55,1-65 cm) (Fig. 4C). Al comparar el área basal media por parcela entre los estratos tenemos una diferencia significativa a favor de “mogotes profundos” según el test Mann-Whitney ( $W=34$ ;  $p=7,66e-06$ ) (Fig. 4B).

Los individuos muertos de playos totales suman 220 indiv/ha, siendo de *Calophyllum brasiliense* 55 indiv/ha y los ejemplares desconocidos muertos suman 60 indiv/ha. Referente a los individuos muertos de profundos de todas las especies suman 449 indiv/ha, poco más del doble de la densidad absoluta encontrada en los mogotes playos. Considerando que más de la mitad de este valor total está dado por los individuos muertos

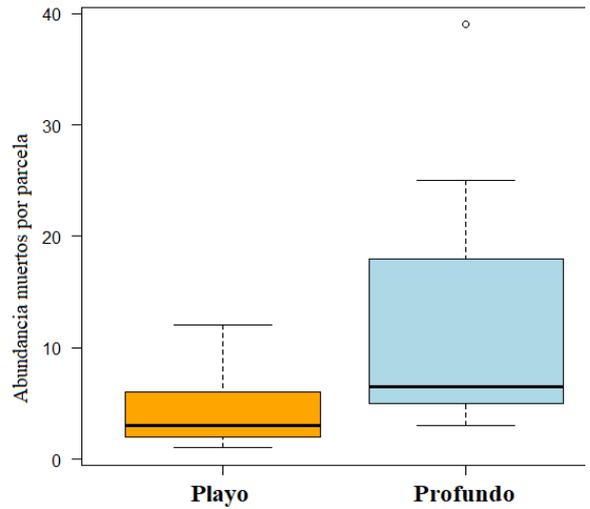


**Fig. 4.** A: Diámetro medio por parcela en la estancia Puerto Valle. B: Área basal por parcela en sitio Puerto Valle. C: Distribución diamétrica de *Calophyllum brasiliense* en estancia Puerto Valle, Ituzaingó, Corrientes.

de *C. brasiliense* podemos afirmar que las condiciones son muy desfavorables incluso para *C. brasiliense*, especie que presenta adaptaciones morfológicas para resistir el anegamiento. Al comparar estadísticamente mediante el test t tenemos que existe diferencias significativas ( $t=-2,27$ ;  $df=14,6$ ;  $p=0,019$ ) con la mayor proporción de individuos muertos en el estrato profundo (Fig. 5).

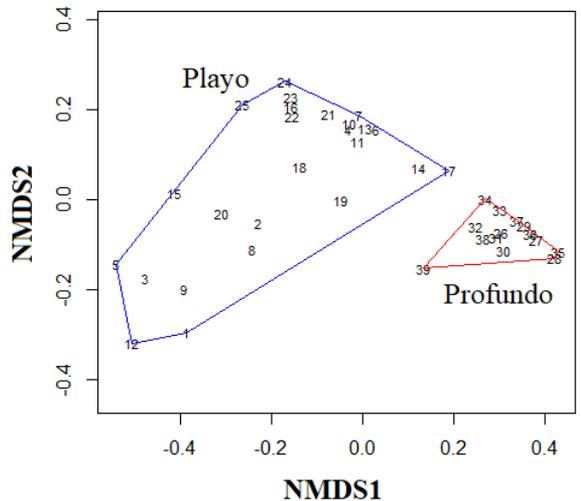
*Composición florística*

En la Fig. 6 se observa el gráfico producto de la ordenación NMDS de los dos estratos (playo y profundo) que presentó un valor de stress igual a 0,07; valor que valida su interpretación. Las parcelas están localizadas según la similitud dado por el índice de Bray-Curtis y nos indica que los estratos son diferentes entre sí en composición florística y abundancias. Al hacer el test Permanova ( $F=31,7$ ;  $p=0,001$ ) confirmamos que los grupos son estadísticamente diferentes en cuanto a composición y abundancias.



**Fig. 5.** A: Abundancia de individuos de *Calophyllum brasiliense* muertos por parcela en la estancia Puerto Valle, Ituzaingó, Corrientes.

**Fig. 5.** A: Abundance of dead *Calophyllum brasiliense* individuals per plot at the Puerto Valle ranch, Ituzaingó, Corrientes.



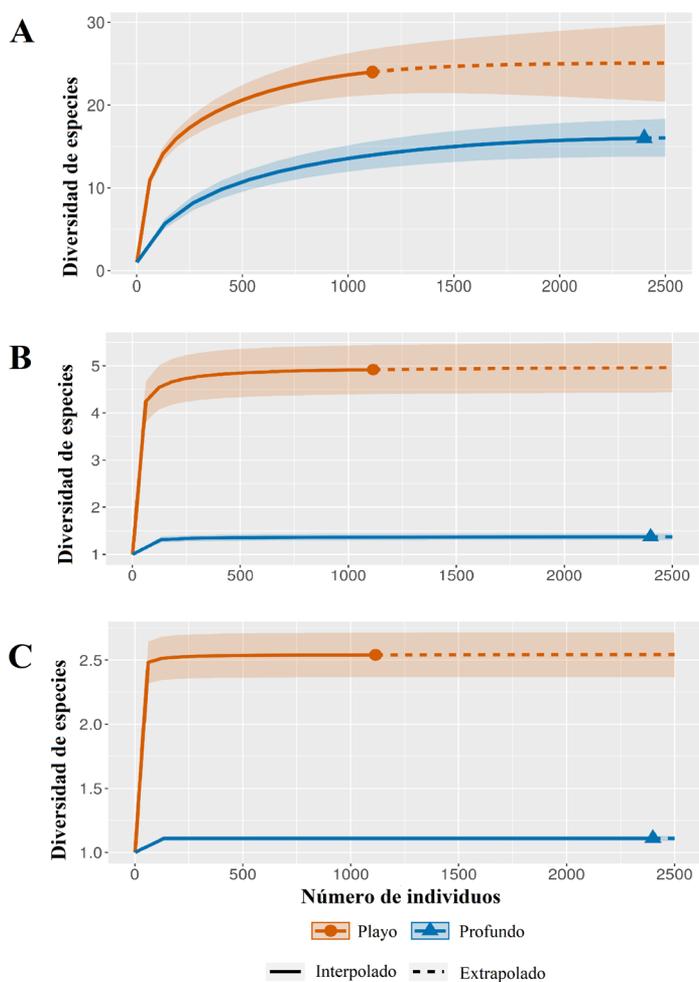
**Fig. 6.** Ordenamiento de las parcelas en función de la similitud entre sitios estudiados en la estancia Puerto Valle, Ituzaingó, Corrientes. Playo: Puerto Valle estrato playo; Profundo: Puerto Valle estrato profundo.

**Fig. 6.** Ranking of plots according to similarity between studied sites at Puerto Valle ranch, Ituzaingó, Corrientes. Playo: Puerto Valle shallow stratum; Profundo: Puerto Valle deep stratum.

*Riqueza y diversidad*

En la Fig. 7 se aprecia la comparación de diversidad verdadera de orden  $q$  (0, 1 y 2) con igual tamaño de la muestra en sitios con presencia de *C. brasiliense*. Al considerar la riqueza de especies ( $q=0$ ) observamos que los estratos playos y profundos son estadísticamente diferentes pues no existe superposición de los intervalos de confianza (Fig. 7A). Tanto si comparamos con 1100 individuos o si extrapolamos para 2400 individuos, el resultado es el mismo. Cuando consideramos el número efectivo de especies de las especies comunes ( $q=1$ ), nuevamente

el estrato playo supera al profundo. Así playo presenta un número efectivo de cinco especies comunes y profundo solo una (Fig. 7B). Esta situación se da por la monodominancia de una especie en los dos estratos. Considerando el número efectivo de las especies dominantes ( $q=2$ ) el estrato playo tiene dos especies dominantes y el profundo una (Fig. 7C). Esta situación se evidencia al observar las densidades absolutas, así el estrato playo tiene a *Calophyllum brasiliense* y *Myrsine lorentziana* como especies dominantes y el estrato profundo tiene solamente a *Calophyllum brasiliense* como dominante absoluta.



**Fig. 7.** Diversidad verdadera en sitios Puerto Valle. Orden de diversidad: A:  $q=0$  (riqueza de especies); B:  $q=1$  (Diversidad de especies comunes); C:  $q=2$  (Diversidad de especies dominantes).

**Fig. 7.** True diversity at Puerto Valle sites. Diversity order: A:  $q=0$  (species richness); B:  $q=1$  (diversity of common species); C:  $q=2$  (diversity of dominant species).

### Regeneración Natural

En la regeneración natural del estrato playo se registraron 30 especies arbóreas con 126540 ind/ha, siendo la principal, *Calophyllum brasiliense*. Esto representa el 85% de la densidad relativa y confirma el carácter monodominante de esta especie en el substrato. Le sigue *Piper regnellii* (Miq.) C. DC. con 4500 ind/ha y *Miconia chamissois* con 4480 ind/ha lo que representa el 3,05% de la DR y el 3,04% respectivamente. *Myrsine lorentziana* y *Citronella gongonha* ampliando la lista de las cinco principales especies con el 1,94% y 1,13% de la DR (Fig. 8A). Cuando consideramos a las especies por clase de altura (Fig. 8A) se observa claramente como *C. brasiliense* predomina en las tres clases, siendo más expresiva en la clase I (10-50 cm de altura). Las otras especies presentan una marcada superioridad de las clases II y III

de altura, quedando la clase I muy disminuida, comportamiento inverso al observado en *C. brasiliense*.

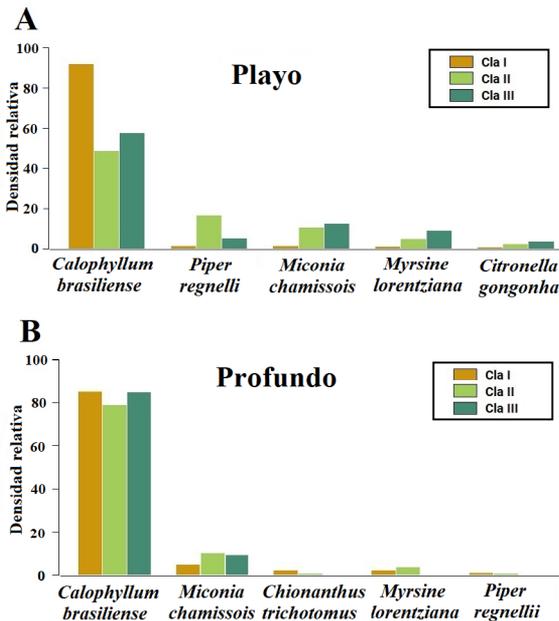
En el estrato profundo se registran 15 especies arbóreas con la monodominancia absoluta de *C. brasiliense* que alcanzó el 84,69% de la densidad relativa con 27428 ind/ha. Una única especie le acompaña, sin ser dominante, *M. chamissois* con 7,5% DR y 2428 ind/ha. Las demás especies están muy por debajo de estas son superior al 2% de la DR (Fig. 8B). Considerando la DR por clase de altura (Fig. 8B) vemos que *C. brasiliense* presenta un dominio total en las tres clases. Es interesante notar que *C. brasiliense* presenta equivalencia en la DR en las tres clases de altura, lo que difiere substancialmente de lo observado en el substrato playo.

## Discusión

### Estructura fitosociológica

La monodominancia de *Calophyllum brasiliense* es marcada en las dos condiciones de enraizamiento existentes en Puerto Valle (Playo y Profundo). En el estrato Profundo, las raíces de *C. brasiliense* y de todas las especies presentes, no tienen contacto con el fondo, se entrelazan y forman trampas para gajos y hojas que dan como resultado verdaderas islas flotantes (Fig. 2A). En la región son conocidas como bosques embalsados y esta es la primera cita de embalsados de *C. brasiliense*. Este formato de islas flotantes de *C. brasiliense* no ha sido reportado en otras regiones según la bibliografía consultada, pero no se descarta la posibilidad de la existencia dada la amplia área de distribución en el Neotrópico. Estas islas flotantes están insertas en una matriz de campos inundados constituidos por hierbas y arbustos aislados. Trabajadores locales informan haber visto el desplazamiento de las islas en numerosas ocasiones.

La monodominancia de *C. brasiliense* está dada por la gran adaptabilidad de la especie a condiciones extremas de hidromorfismo. El sistema radicular de los árboles en estos embalsados se caracteriza por tener mayor proporción de raíces horizontales que exploran la superficie del substrato acuoso para acceder a



**Fig. 8.** A: Valores de densidad relativa por clase de altura de la regeneración natural del sitio Puerto Valle estrato playo. B: Valores de densidad relativa por clase de altura de la regeneración natural del sitio Puerto Valle estrato profundo.

**Fig. 8.** A: Relative density values by height class of the natural regeneration of the Puerto Valle site shallow stratum. B: Relative density values by height class of the natural regeneration of the Puerto Valle site deep stratum.

nutrientes y oxígeno atmosférico. La estructura del estrato profundo es bastante simplificada, con altura de dosel no superior a 15 metros y diámetros que raramente sobrepasan los 50 cm. Esta estructura forestal es parecida a la que se observa en la selva higrófila de la restinga de Brasil, próxima al Océano Atlántico con *Tabebuia orinocensis* (Sandwith) A. H. Gentry (Bignoniaceae) formando comunidades puras (Gentry, 1992; Scarano, 2006; Kurtz *et al.*, 2013). Las especies acompañantes de *C. brasiliense*, *Citronella gongonha* y *Myrsine lorentziana* son también especializadas en ambientes anegados. *Cecropia pachystachya* y *Ficus luschnathiana* consiguen permanecer en el substrato acuoso sin alcanzar grandes diámetros. El escaso número de especies acompañantes está dado por la gran presión selectiva que provoca las condiciones extremas de hipoxia (Toniato, 2006; Kurtz *et al.*, 2013). En el estrato profundo se registraron seis especies exclusivas de ambientes anegados, *C. brasiliense*, *M. lorentziana*, *Erythrina crista-galli*, *C. gongonha*, *Ficus adhathodifolia* y *Citharexylum mondevicensis*. La monodominancia de *C. brasiliense* se muestra más marcada y en comparación con el estrato playo, la participación de las especies acompañantes es menos expresiva y con la presencia de especies diferentes. Así, *Miconia chamissois*, aunque es capaz de producir neumatóforos no fue registrada en este estrato y hace su aparición *Erythrina crista-galli*. *Ficus luschnathiana* y *Cecropia pachystachya* presentan adaptaciones morfológicas notables a las condiciones de anegamiento, como raíces fúlcreas y tabulares. Kurtz *et al.* (2015) registraron una situación similar a la observada en el estrato profundo de este estudio, en ambiente anegado (lagunas) de más de 5 m de profundidad en las planicies costeras de São Paulo Brasil, donde registraron cinco especies y la dominancia de las especies que alcanzan el 97,3% de la densidad relativa.

En el estrato playo se registró también el predominio de *C. brasiliense* con carácter monodominante según la clasificación de Hart (1989) y Whittmann (2012). La monodominancia es menos marcada y las especies acompañantes más importantes son *M. lorentziana*, *C. gongonha* y *Dendropanax cuneatus*, especies

catalogadas como especialistas de ambientes anegados. Según Chiminazzo *et al.* (2021), ambientes estacionalmente anegados son más diversificados que aquellos en estado permanente en esa condición. Otra especie especialista de ambientes anegados es *Miconia chamissois* que incluso fue observada en la matriz de hierbas acuáticas en forma aislada. Esta especie no fue registrada en las parcelas del estrato profundo, lo que llama la atención, dado que el interior de los fragmentos tiene alta incidencia de luz solar.

La estructura de la vegetación, en el estrato playo es más compleja que el estrato profundo, con altura de dosel alcanzando los 25 m y con diámetros de árboles con rango mayor. En estas áreas fueron registrados los mayores diámetros de *C. brasiliense* dada la mayor estabilidad del substrato, lo que permite una resistencia adecuada en días de fuertes vientos. La monodominancia de *C. brasiliense* está dada por árboles de grandes diámetros y es similar a lo encontrado por Velazco *et al.* (2015) en San Ignacio (Misiones) que registró 183 ind/ha, con DAP de 10 cm y superiores sin alcanzar el carácter de monodominante en el ambiente.

En el estrato playo fueron registradas seis especies exclusivas, *C. brasiliense*, *M. lorentziana*, *C. gongonha*, *M. chamissois*, *F. adhathodifolia* y *C. montevidensis*. La principal especie, *C. brasiliense* presenta carácter monodominante y las acompañantes son *M. lorentziana* y *C. gongonha* aunque con una participación muy inferior de porcentual de importancia (PI). Según Chiminazzo *et al.* (2021), *C. brasiliense* presenta una serie de características para soportar el estrés hídrico, los frutos tienen dispersión binaria, por fauna (zoocoria) y por agua (hidrocoria), las semillas pueden sobrevivir sumergidas, las plántulas son tolerantes a la hipoxia y las raíces presentan tejido aerenquimático bien desarrollado con frecuente formación de neumatóforos en arco. Nunes Cabral *et al.* (2021) mencionan que *C. brasiliense* también habita en sitios bien drenados. *Miconia chamissois* es una especie exclusiva y que parece cumplir una función esencial en el avance de la vegetación sobre ambientes anegados, desarrolla notables neumatóforos erectos, cuyos extremos apicales

no retoman el geotropismo positivo. Fue observada con individuos aislados y en los mogotes siempre en los bordes y áreas de mayor insolación.

#### *Similitud entre áreas*

Las áreas de Puerto Valle están dentro de los Esteros del Iberá y se presentan con baja similitud entre los estratos playo y profundo, debido a la profundidad del substrato y a la periodicidad del anegamiento. El estrato profundo está permanentemente anegado, debido a que son verdaderas islas flotantes, por lo que la llegada de propágulos dispersados por mamíferos caminadores está condicionada y es limitada a las que pueden ser transportadas por viento, aves y murciélagos. El estrato playo puede tener épocas de menor hidromorfía por estar en contacto directo con tierra firme.

Nuestros resultados conciben con los registrados en las selvas higrófilas de Brasil, donde las composiciones florísticas de las áreas alledañas permean e influyen en las características y elementos taxonómicos de las áreas anegadas (Ivanauskas *et al.*, 1997; Marques *et al.*, 2003; Scarano, 2006; Marques *et al.*, 2011; Teixeira & Assis, 2011; Kurtz *et al.*, 2013). *Calophyllum brasiliense* es una de las especies más frecuentes en selvas higrófilas de Brasil. Así, Kurtz *et al.* (2015) estudiando 37 sitios diferentes, registraron la especie en 30 de ellos y en la mayoría de los casos como especie monodominante. La riqueza de especies y la diversidad es menor en estas islas flotantes donde inclusive *C. brasiliense* presenta alta mortalidad. El número de árboles muertos en PV es alto, siendo mayor en el estrato profundo donde incluso son numerosos los individuos de *C. brasiliense* muertos en pie. Esto puede ser causado por las extremas condiciones de hipoxia a las que están sometidas las raíces y a la caída de los ejemplares de mayor porte por las inadecuadas condiciones de sustentación. Numerosos troncos caídos fueron registrados en el estrato profundo algunos de hasta 40 cm de diámetro.

Comparando la regeneración natural de Puerto Valle en sus dos estratos, tenemos el predominio del estrato playo en riqueza y diversidad. En el estrato profundo se registraron principalmente individuos de *C.*

*brasiliense* en las tres clases de altura, lo que indicaría que la especie tiene residencia permanente y está apta a substituir a los adultos que paulatinamente dejan de existir en el ecosistema. Según Marques & Joly (2000), *C. brasiliense* no tiene el ciclo de vida alterado por la saturación hídrica del suelo, las semillas mantienen la viabilidad y crecen normalmente en suelo inundado.

Esta situación se repite en el estrato playo dado que *C. brasiliense* ocupa más del 90% de la densidad relativa en la primera clase de altura y más del 50% en las clases de mayores alturas. Monitoreo en parcelas permanentes serían necesarias para confirmar estos resultados. Estudios de selvas higrófilas del NE de Argentina son muy escasos, aspectos de la dinámica sucesional son desconocidos y que deben ser prioritarios para poder predecir el futuro de estas formaciones y poder diseñar acciones de manejo para su conservación.

## Conclusiones

Las selvas higrófilas de Puerto Valle en el NE de los Esteros del Iberá presentan monodominancia permanente de *Calophyllum brasiliense*. Los estratos comparados dentro de Puerto Valle se presentan con características de riqueza de especies y diversidad verdadera diferentes, por lo que se cuentan con elementos consistentes para refutar la primera hipótesis nula.

La regeneración natural en selva higrófila de Puerto Valle tiene predominio de *C. brasiliense* con el establecimiento efectivo de la especie por lo que se confirma la monodominancia permanente. Siendo más rica la vegetación del estrato playo por lo que se refuta la segunda hipótesis nula.

Los fragmentos de selva higrófila comparadas son muy diferentes en composición florística y abundancia, lo que evidencia una matriz de paisaje heterogéneo. Los fragmentos de selva higrófila del NE de los Esteros del Iberá tienen carácter relictual dado su reducida superficie, su alto grado de aislamiento dentro de una matriz antropizada. La presencia de *C. brasiliense*, una especie recientemente registrada para

Argentina con autoecología casi desconocida, imprimen a los fragmentos de selva higrófila del Macrosistema Iberá un alto valor de conservación.

### Agradecimientos

Deseamos agradecer a los propietarios de la estancia Puerto Valle por haber permitido la realización de este trabajo y a los revisores que hicieron aportes muy importantes.

### Bibliografía

- APG. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181 (1): 1-20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- ARIEIRA, J. & NUNES DA CUNHA, C. (2006). Fitossociologia de uma floresta inundável monodominante de *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae), no Pantanal Norte, MT, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20: 569-580.
- CHAO, A. & JOST, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93: 2533-2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- CHIMINAZZO, M. A., ANDRADE, R. S., GUIMARÃES, KONOPCZYK, R. M., PAZZINI VIEIRA, L. & GOMES FERREIRA-JÚNIOR, W. (2021). Swamp vegetations in Brazilian hotspots: Threats, phytogeographical patterns and influences of climate. *Aquatic Botany* 168: 103293. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2020.103293>
- CLARKE, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117-143.
- COLWELL, R. K., CHAO, A., GOTELLI, N. J., LIN, S.-Y., MAO, C. X., CHAZDON, R. L. & LONGINO, J. T. (2012). Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5: 3-21. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtr044>
- COLWELL, R. K. & CODDINGTON, J. A. (1994). Terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 345: 101-118. <https://doi.org/10.1098/rstb.1994.0091>
- CONNELL, J. H. & LOWMAN, M. D. (1989). Low-density tropical rain forests: some possible mechanism for their existence. *The American Naturalist* 134: 88-119.
- DREWS DE AGUIAR, M., DA SILVA, A. C., HIGUCHI, P., NEGRINI, M. & SCHOLLEMBERG, A. L. (2017). Similaridade entre adultos e regenerantes do componente arboreo em floresta com *Araucaria*. *Floresta e Ambiente* 24: e00083214. <http://dx.doi.org/10.1590/2179-8087.083214>
- FIELD, A. (2009). *Discovering statistics using SPSS*. Sage Ltd., London.
- FINOL URDANETA, H. (1971). Nuevos parámetros a considerarse en el análisis estructural de las selvas vírgenes tropicales. *Revista Forestal Venezolana* 14: 29-42.
- FELFILLI, J. (2011). *Fitossociologia no Brasil: Métodos e Estudos de Casos, Volume I, Comissão de Especialistas em Fitossociologia/Sociedade Botânica do. Editora Universidade Federal de Viçosa (UFV), Brasil.*
- GENTRY, A. H. (1982). Patterns of Neotropical plant species diversity. En HECHT, M. K., WALLACE, B. & G. T. PRANCE (eds.), *Evolutionary biology*, volumen 15, pp.1-84. Plenum Press, New York.
- GIRAUDO, A. R. (2005). Dinâmica da perda da biodiversidade na Mata Atlântica argentina: uma introdução. En GALINDO LEAL, C. & I. GUSMÃO CÂMARA (eds.), *Mata Atlântica: Biodiversidade, Ameaças e Perspectivas*, pp. 139-140. Fundação SOS Mata Atlântica. Belo Horizonte.
- GUIDINI, A. L., SILVA, A. C., HIGUCHI, P., ROSA, A. D., SPIAZZI, F. R. & NEGRINI, M. (2014). Invasão por espécies arbóreas exóticas em remanescentes florestais no Planalto Sul Catarinense. *Revista Árvore* 38: 469-478. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-67622014000300009>
- HART, T. B., HART, J. A. & MURPHY, P. G. (1989). Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *The American Naturalist* 133: 613-633.
- HILL, M. O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-432. <https://doi.org/10.2307/1934352>
- HORTAL, J., BORGES, P. A. V. & GASPAR, C. (2006). Evaluating the performance of species richness estimators: sensitivity to sample grain size. *Journal of Animal Ecology* 75: 274-287. <https://doi.org/10.1017/S096042861400033X>
- HSIEH, T. C., MA, K. H. & CHAO, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7: 1451-1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>

- IVANAUSKAS, N. M., RODRIGUES, R. R. & NAVE, A. G. (1997). Aspectos ecológicos de um trecho de floresta de brejo em Itatinga, SP: florística, fitossociologia e seletividade de espécies. *Revista Brasileira de Botânica* 20: 139-153.
- KÖPPEN, W. (1931). *Climatologia*. Fondo de cultura econômica. México.
- KURTZ, B. C., GOMES & J. C. SCARANO, F. R. (2013). Structure and phytogeographic relationships of swamp forests of Southeast Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 27: 647-660. <https://doi.org/10.1590/s0102-33062013000400002>
- KURTZ, B. C., CARIS, E. A. P. & SCARANO, F. R. (2014). Heterogeneity of the woody flora of swamp forests in southeastern and southern Brazil. *Check List* 10: 1359-1379. <https://doi.org/10.15560/10.6.1359>.
- KURTZ, B. C., VALENTIN, J. L. & SCARANO, F. R. (2015). Are the Neotropical swamp forests a distinguishable forest type? Patterns from Southeast and Southern Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 72: 191-208. <https://doi.org/10.1017/S096042861400033X>.
- MARIMON, B. S. & FELFILI, J. M. (2000). Distribuição de diâmetros e alturas na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* Taub. na Reserva Indígena Areões, Água Boa-MT, Brasil. Viçosa - MG. *Revista Árvore* 24: 143-150.
- MARQUES, M. C. M. & JOLY, C. A. (2000). Germinação e crescimento de *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae), uma espécie típica de florestas inundadas. *Acta Botanica Brasilica* 14: 113-120. <https://doi.org/10.1590/S0102-3306200000100010>
- MARQUES, M. C. M., SWAINE, M. D. & LIEBSCH, D. (2011). Diversity distribution and floristic differentiation of the coastal lowland vegetation: implications for the conservation of the Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation* 20: 153-168.
- MERELES, F., CÉSPEDES, G., DE EGEEA-ELSAM, J. & SPICHTER, R. (2020). Estudios fitosociológicos en el gran chaco: estructura, composición florística y variabilidad del bosque de *Schinopsis balansae* en el chaco húmedo boreal, Paraguay. *Bonplandia* 29: 39-55. <http://dx.doi.org/10.30972/bon.2914108>
- MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLENBERG, H. (1974). *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- NASCIMENTO, M. T. & NUNES DA CUNHA, C. (1989). Estrutura e composição florística de um cambarazal no Pantanal de Poconé - MT. *Acta Botanica Brasilica* 3: 3-11.
- NASCIMENTO, M. T. & PROCTOR, J. (1997). Soil and plant changes across a monodominant rain forest boundary on Maracá island, Roraima, Brazil. *Global Ecology and Biogeography Letters* 6: 387-395.
- NUNES CABRAL, R. J., AMORIM, B., FANTIN, C., ALBUQUERQUE, M. P. & CARDOZO, N. M. D. (2021). Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Calophyllaceae. *Rodriguésia* 72: e01942018. <https://doi.org/10.1590/2175-7860202172002>
- OKSANEN, J., BLANCHET, F. G., FRIENDLY, M., KINDT, R., LEGENDRE, P., MCGLINN, D., O'HARA, R. B., SIMPSON, G. I., SOLYMOS, P., STEVENS, M. H. M., SZOECES, E. & WAGNER, H. (2019). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6.
- ORFEO, O. & NEIFF, J. J. (2008). Esteros Del Iberá: Un enorme laboratorio a cielo abierto. En *Sitios de Interés Geológico de la República Argentina*. CSIGA (Ed.) Instituto de Geología y Recursos Minerales. Servicio Geológico Minero Argentino *Anales* 46, Buenos Aires.
- PERCUOCO, C. B., BICH, G. A., TALAVERA, S. L. N., CARDOZO, A. E., RODRÍGUEZ, M. E., GONZÁLEZ, N. L., SOROL, C. B., CRIVELLO, J. F., CRISCI, J. V. & ARGÜELLES, C. F. (2014). Assessment of genetic differentiation among relict populations of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Calophyllaceae) from Northeast Argentina. *Journal of Biodiversity and Environmental Sciences* 5: 87-98.
- R CORE TEAM (2021). *R: A language and environment for statistical computing*. V. 4.0.4. R Foundation for Statistical Computing.
- RIBEIRO, M. C., MARTENSEN, A. C., METZGER, J. P., TABARELLI, M., SCARANO, F. & FORTIN, M. J. (2011). The Brazilian Atlantic Forest: a shrinking biodiversity hotspot. En ZACHOS, F. E. & J. C. HABEL (eds.), *Biodiversity Hotspots: distribution and protection of conservation priority areas*, pp. 405-434. Springer, Heidelberg.
- RICHARDS, P. W. (1979). *The tropical rain forest: an ecological study*. Cambridge University Press, Cambridge.
- RODRÍGUEZ, M. E., CARDOZO, A. E., KRAUCZUK, E. R., FONTANA, J. L. & IRIART, D. (2009). *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae): Nuevo registro para la flora de La Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 44 (3-4): 361-366.
- SCARANO, F. R. (2006). Plant community structure and function in a swamp forest within the atlantic rain forest complex: a synthesis. *Rodriguésia* 57: 491-502.
- SILVA, A. C., VAN DEN BERG, E., HIGUCHI, P. & OLIVEIRA-FILHO, A. T. (2007). Comparação florística de florestas inundáveis das regiões Sudeste e Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 257-269.

- SOROL, C. B., CARVAJAL, S., CALONGA SOLÍS, V., NAIKÉ LUCÍA GONZÁLEZ, N. L. & ECKERS, F. (2015). Bases para la conservación de las semillas de *Calophyllum brasiliense* (Calophyllaceae). Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 50: 93-106.
- TEIXEIRA, A. P. & ASSIS, M. A. (2011). Floristic relationships among inland swamp forests of Southeastern and Central-Western Brazil. Revista Brasileira de Botânica 34: 91-101.
- TONIATO, M. T. Z. (2006). O regime hidrologico em matas de brejo: reflexos na estrutura e diversidade. En MARIATH, J. E. A. & R. P. SANTOS (orgs.), Os avanços da Botânica no início do século XXI: morfologia, fisiologia, taxonomia, ecologia e genética, pp. 385-387. Porto Alegre, Sociedade Botanica do Brasil.
- VELAZCO, S. J. E., GALVÃO, F., KELLER, H. A. & BEDRIJ, N. A. (2015). Florística e Fitossociologia de uma Floresta Estacional Semidecidual, Reserva Privada Osununú-Misiones, Argentina. Floresta e Ambiente 22: 1-12. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.038513>
- VILLA, P. M., VENÂNCIO MARTINS, S., SOUZA DINIZ, E., PÉREZ-SÁNCHEZ, A. J., HERINGER, G., RODRIGUES, A. C., SCHMITZ, D., LOUSADA, J. M., JUNIOR PINTO, H. & VIANA NERI, A. (2020). Rarefaction and extrapolation of species diversity during Neotropical forest succession: an R routine using iNEXT package. En SOUZA DINIZ, E. & P. M. VILLA, (orgs.), Aplicações da linguagem R em análise de vegetação. Atena Editora. Ponta Grossa, Paraná, Brasil.
- VOLPATO, M. M. L. (1994). Regeneração natural em uma floresta secundária no domínio de Mata Atlântica: uma análise fitossociológica [dissertacao]. Vicososa: Departamento de Engenharia Florestal, Universidade Federal de Vicososa.
- WICKHAM, H. (2016). ggplot2: Elegant graphics for data analysis. Springer-Verlag, New York.
- WILLIE, J., PETRE, C. A., TAGG, N. & LENS, L. (2012). Evaluation of species richness estimators based on quantitative performance measures and sensitivity to patchiness and sample grain size. Acta Oecologica 45: 31-41. <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2012.08.004>.
- WITTMANN, F. (2012). Tree species composition and diversity in Brazilian freshwater floodplains. En PAGANO, M. (ed.), Mycorrhiza: occurrence in natural and restored environments. Nova Science Publishers Inc., New York.