

Comunidades vegetales y ambiente en el ecotono boreal entre los distritos patagónicos Central y Occidental (Río Negro, Argentina)

Ana M. Cingolani¹, Donaldo Bran², Carlos Lopez² y Javier Ayesa²

1. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET - Universidad Nacional de Córdoba), CC 495, 5000 Córdoba, Argentina. E-mail: acingola@com.uncor.edu. 2. INTA - EEA Bariloche, CC 277, 8400 Bariloche, Argentina.

Resumen. Con el objetivo de describir la vegetación en el extremo norte del ecotono entre los distritos patagónicos Central y Occidental (Río Negro, Argentina) se obtuvieron 58 censos florísticos distribuidos en los principales paisajes. Se registraron las coordenadas geográficas y algunos parámetros topográficos y edáficos. Las precipitaciones se obtuvieron por interpolación a partir de 14 estaciones. Los censos se clasificaron con el método TWINSpan, y la composición florística de las comunidades obtenidas se comparó con la vegetación representativa de distintas unidades fitogeográficas descritas para otras zonas, cercanas al área de estudio. Los principales gradientes florísticos se obtuvieron con un Análisis de Correspondencia, y las relaciones vegetación-ambiente se detectaron con un Análisis Canónico de Correspondencia. Se delimitaron 6 comunidades: 1) Estepa gramíneo-arbustiva de *Poa ligularis* y *Junellia mulinoidea*, 2) Estepa gramíneo-arbustiva de *Mulinum spinosum* y *Stipa speciosa*, 3) Estepa arbustivo-gramínea de *Stipa humilis* y *Nassauvia glomerulosa*, 4) Estepa arbustiva de *Nassauvia glomerulosa*, *Senecio filaginoides* y *Stipa humilis*, 5) Estepa arbustivo-gramínea de *Prosopis denudans*, *Atriplex lampa* y *Stipa humilis*, 6) Estepa arbustiva de *Atriplex lampa* y *Chuquiraga avellanadae*. Estas comunidades se ordenaron en un gradiente principal asociado a la altitud. Las dos primeras fueron exclusivas de las mesetas de basalto, y representan la vegetación del Distrito Occidental descrito para otras zonas de Patagonia. Las comunidades 3 y 4, a menores altitudes, representan una transición hacia una unidad fitogeográfica más xerófila, el Distrito Central. Las comunidades 5 y 6, en los sitios más bajos, están dominadas por especies características del Distrito Central, con elementos de la Provincia Fitogeográfica del Monte. A medida que disminuye la altitud los suelos son más profundos, más alcalinos y de texturas más finas

Abstract. With the objective of describing the vegetation of the northern extreme of the ecotone between the Central and Occidental Patagonian districts (Río Negro, Argentina), 58 floristic samples distributed in the main landscapes of the region were obtained. Their geographic coordinates, and topographic and edaphic parameters were registered. Precipitations were obtained by interpolation from 14 stations. Samples were classified using TWINSpan method, and floristic composition of the different community types was compared with the vegetation representative of other regions, situated close to the study area. Main floristic gradients were obtained with Correspondence Analysis and vegetation-environment relations were detected with Canonical Correspondence Analysis. Six communities were delimited: 1) Grass-shrub steppe of *Poa ligularis* and *Junellia mulinoidea*, 2) Grass-shrub steppe of *Mulinum spinosum* and *Stipa speciosa*, 3) Shrub-grass steppe of *Stipa humilis* and *Nassauvia glomerulosa*, 4) Shrub steppe of *Nassauvia glomerulosa*, *Senecio filaginoides* and *Stipa humilis*, 5) Shrub-grass steppe of *Prosopis denudans*, *Atriplex lampa* and *Stipa humilis*, 6) Shrub steppe of *Atriplex lampa* and *Chuquiraga avellanadae*. These communities were ordinated in a main gradient associated with altitude. The first two communities were exclusive of the basaltic plateaus, and represent the vegetation of the Occidental District described for other regions of Patagonia. Communities 3 and 4, at lower altitudes, represent a transition towards a more xerophilous phytogeographic unit, the Central District, and communities 5 and 6, in the lowest sites,

are dominated by species characteristic of the Central District with Monte Phytogeographical Province elements. As altitude decreases, soils are deeper, more alkaline, and with finer textures.

Introducción

Con el creciente impacto de las actividades humanas sobre la vegetación natural surge la necesidad de monitorear los cambios producidos y desarrollar estrategias de manejo sustentable. Un paso necesario para lograr estos objetivos es delimitar ambientes con diferente potencial para sustentar distintos tipos de vegetación (Palmer y Van Staden 1992). Si bien esta necesidad ha sido reconocida desde hace tiempo (Dyksterhuis 1949), en los últimos años se acentuó debido a los crecientes problemas relacionados con la conservación, restauración y manejo de recursos naturales (Weixelman et al. 1997, Bredenkamp et al. 1998, Creque 1999). Se han buscado soluciones a este problema a través del estudio, a distintas escalas y con metodologías diversas, de las relaciones vegetación-ambiente (Allen y Wilson 1991, Palmer y Van Staden 1992, Brzeziecki et al. 1993, Cingolani 1999, Anchorena y Cingolani en prensa). En general, el ambiente afecta la distribución de la vegetación a través de diversos factores, que actúan a distintas escalas, siendo los más importantes el clima, la topografía y el sustrato, que ejercen influencias a una resolución progresivamente mayor (Ricklefs 1998).

La Patagonia extraandina argentina (desde los 39° S aprox. hasta los 55° S) abarca varias unidades fitogeográficas que se asocian a diferencias climáticas. Las zonas más áridas (menos de 200 mm de precipitación anual) están dominadas por arbustos (Provincia Fitogeográfica del Monte y Distrito Central de la Provincia Patagónica), mientras que las zonas más húmedas (250 a 500 mm) están dominadas por pastos (Distrito Magallánico y Distrito Subandino). Con precipitación intermedia (200 a 250 mm) ambas formas de crecimiento están igualmente representadas (Distrito Occidental y Distrito del Golfo). Para un mismo nivel de precipitaciones, las diferencias entre Distritos se asocian a diferentes regímenes térmicos (Soriano 1956, Cabrera 1971, León et al. 1998 cfr. con Paruelo et al. 1998a).

A una escala más detallada, los gradientes geográficos de lluvia y temperatura dejande ser los únicos determinantes de la vegetación, dando importancia a factores que actúan a escala de paisaje, como la topografía. Por ejemplo, en Río Negro (Argentina), éste podría ser el factor que determina el límite entre los Distritos Occidental y Central, como fue sugerido por León et al. (1998). Sin embargo este límite es motivo de controversia. Speck (1982), basado en las sugerencias de Soriano (1956), trazó un límite en dirección norte-sur ubicado algunos kilómetros al oeste de la localidad de Ing. Jacobacci (Figura 1b), coincidiendo aproximadamente con la isohieta de 200 mm (cfr. Paruelo et al. 1998a), mientras que León et al. (1998), extendieron los límites del Distrito Occidental hacia el este sobre las sierras y mesetas de mayores altitudes, confinando el Distrito Central a los bajos endorreicos (Figura 1). Estas dos formas de delimitar los distritos evidencian la distinta importancia asignada a la variación climática regional o a la variación a escala de paisaje en determinar la respuesta de la vegetación. Por último, Roig (1998), sugiere que no hay diferencias entre ambos distritos en Río Negro, y los incluyó en una única unidad dentro de las estepas arbustivas áridas. Por otra parte, es probable que las distintas unidades geomorfológicas o "paisajes" clasificadas para la zona (Speck et al. 1982, Ayesa et al. 1995), al ser variables integradoras de distintos aspectos ambientales, tengan utilidad como indicadores de ambientes homogéneos que pueden sustentar una similar vegetación potencial.

Nos propusimos estudiar la vegetación y el ambiente en el ecotono entre los distritos Central y Occidental en la provincia de Río Negro con los siguientes objetivos: 1) Describir las principales comunidades vegetales de la región, 2) Comparar la composición florística de dichas comunidades con la de unidades fitogeográficas descriptas para otras zonas de Patagonia cercanas al área de estudio, cuya posición fitogeográfica está claramente establecida, 3) Determinar la influencia de la variabilidad ambiental a escala regional, de paisaje y local sobre la vegetación, 4) Analizar la asociación entre las comunidades vegetales y los paisajes descriptos para la zona.

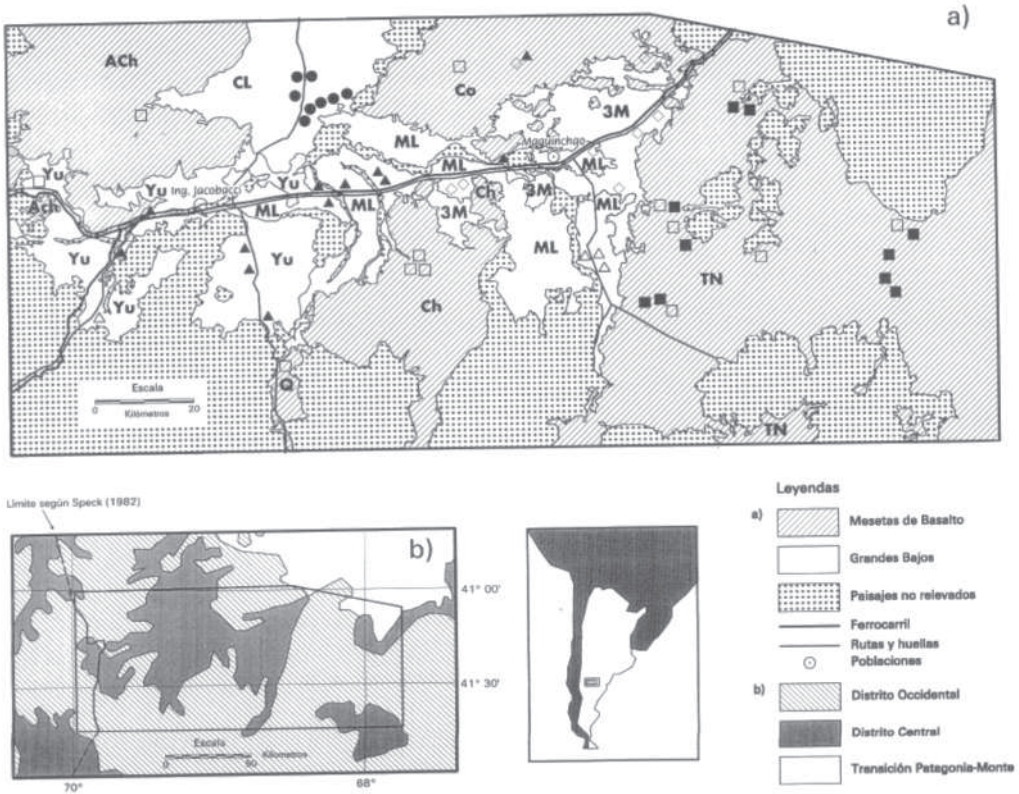


Figura 1. a) Paisajes del área de estudio. Mesetas: ACh: Anecón Chico, Q: Quetrequile, Co: Colitoro, Ch: Chaiful, TN: Trayén Niyeu. Bajos: CL: Cari-Laufquen, Yu: Yuquiche, ML: Mari-Laufquen, 3M: Tres Marías. Las mesetas corresponden al Distrito Occidental, y los bajos al Distrito Central, según la delimitación de León et al. (1998). Con símbolos se representó la ubicación de los censos de las distintas comunidades: ■ Estepa de *Poa ligularis* y *Junellia mulinoides*, □ Estepa de *Mulinum spinosum* y *Stipa speciosa*, ▲ Estepa de *Stipa humilis* y *Nassauvia glomerulosa*, △ Estepa de *Nassauvia glomerulosa*, *Senecio filaginoides* y *Stipa humilis*, ◇ Estepa de *Prosopis denudans*, *Atriplex lampa* y *Stipa humilis*, ● Estepa de *Atriplex lampa* y *Chusqueira avellanadae*. b) Unidades Fitogeográficas del área de estudio y sus alrededores, según León et al. (1998). Se trazó el límite aproximado sugerido por Speck (1982) entre el distrito Occidental (al oeste) y distrito Central (al este). La ubicación del área de estudio se señala con un polígono.

Figura 1. a) Landscapes of the study area. Plateaus: ACh: Anecón Chico, Q: Quetrequile, Co: Colitoro, Ch: Chaiful, TN: Trayén Niyeu. Lowlands: CL: Cari-Laufquen, Yu: Yuquiche, ML: Mari-Laufquen, 3M: Tres Marías. The plateaus correspond to the Occidental District and the lowlands to the Central District, according to the delimitation of León et al. (1998). Samples of the different community types are represented with symbols: ■ Steppe of *Poa ligularis* and *Junellia mulinoides*, □ Steppe of *Mulinum spinosum* and *Stipa speciosa*, ▲ Steppe of *Stipa humilis* and *Nassauvia glomerulosa*, △ Steppe of *Nassauvia glomerulosa*, *Senecio filaginoides* and *Stipa humilis*, ◇ Steppe of *Prosopis denudans*, *Atriplex lampa* and *Stipa humilis*, ● Steppe of *Atriplex lampa* and *Chusqueira avellanadae*. b) Phytogeographic units of the study area and its surroundings, from León et al. (1998). The limit suggested by Speck (1982) between Occidental (at the west) and Central (at the east) is drawn. The study area was indicated with a polygon.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El área de estudio abarca una franja longitudinal de aproximadamente 15.500 km² en el centro-sur de la provincia de Río Negro (Figura 1). En su mayor parte se encuentra comprendida entre los 750

y 1.300 m s.n.m. Las precipitaciones están por lo general debajo de los 200 mm anuales (ver Apéndice 1) y se concentran en el invierno. El verano es seco y con fuertes vientos predominantes del oeste. Las temperaturas medias en las zonas bajas oscilan alrededor de los 10 °C (Ayesa et al. 1995, Paruelo et al. 1998a). Geomorfológicamente está dominada por altas mesetas basálticas y grandes bajos sin drenaje. Los distintos tipos de mesetas y bajos han sido delimitados y caracterizados en base a la interpretación de imágenes satelitarias (Ayesa et al. 1995), teniendo en cuenta la información de Speck et al. (1982), González Díaz y Malagnino (1984) y cartas geológicas (Servicio Geológico Nacional 1944-1979), siguiendo el esquema de Villota (1992). En esta caracterización, cada unidad geomorfológica o paisaje recibe el nombre de una localidad o paraje cercano (Figura 1a). Las mesetas basálticas oscilan entre los 1000 y 1100 metros, geológicamente son basaltos olivínicos terciarios y el relieve es predominantemente plano o suavemente ondulado, con pequeñas depresiones con lagunas salinas. La meseta de Trayén Niyeu es la que alcanza mayores altitudes (hasta 1300 m). Los suelos son predominantemente haplargides líticos aunque hay sectores con torriortentes y torripsamientos. Los Grandes Bajos oscilan entre los 750 y 1100 metros, y tienen diferentes sustratos y relieves. El bajo del Yuquiche es el más alto (hasta 1100 m), y está compuesto por sedimentos continentales de distintas épocas (Cretácico superior, Terciario y Pleistoceno). El bajo de Mari-Laufquen tiene un sustrato de aluviones del Pleistoceno mientras que el de las Tres Marías tiene un sustrato más antiguo, el complejo porfirico del Jurásico. Por último, el bajo de Cari-Laufquen, está compuesto por depósitos continentales y lagunares del Pleistoceno. Los suelos son haplargides, paleargides y calceortides para los tres primeros bajos mencionados, y natrargides y salortides para la mayor parte del bajo de Cari-Laufquen.

Toma de datos

Durante 1993 y 1994 se hicieron 58 censos florísticos en las geoformas más extensas de los principales paisajes de mesetas y bajos, que ocupan en total una superficie de aproximadamente 10.000 km² (Figura 1a). La información recogida en cada censo comprendió la lista de especies presentes con su estimación visual de cobertura según los siguientes rangos: 1 = < 0.1 %, 2 = 0.1-1 %, 3 = 1-5 %, 4 = 5-10 %, 5 = 10-20 %, 6 = 20-30 %, no habiendo especies con coberturas mayores al 30 %. Las especies se identificaron según la Flora Patagónica (Correa 1969-1998). Cada una de ellas se clasificó según su forma de crecimiento en: arbustos medianos (leñosas entre 80 y 200 cm de altura), arbustos bajos (entre 20 y 80 cm), arbustos enanos (menores de 20 cm, en general cojines), gramínoideas (gramíneas, juncáceas y ciperáceas), hierbas y efímeras. Para todos los censos se midió la latitud y longitud con un GPS y la altitud (m s.n.m.) con altímetro. Para 40 de ellos se midieron también otros parámetros ambientales: pendiente (%) con un clinómetro, y orientación de la pendiente con una brújula, cobertura superficial de gravas (%) según dos categorías de tamaño: de 0.2 a 1.5 cm (gravas finas) y de 1.5 a 25 cm (gravas gruesas); cobertura superficial de bloques (clastos mayores de 25 cm de diámetro); profundidad del suelo (cm); pedregosidad general del perfil hasta una profundidad máxima de 50 cm (% del volumen); pH del suelo en la capa superficial (hasta 20 cm) y sub-superficial (entre 20 y 50 cm), por el método colorimétrico de campo con indicador universal para suelos neutros a moderadamente alcalinos, y azul de timol para suelos moderada a fuertemente alcalinos (Etcheverre 1976); textura para las mismas capas superficial y sub-superficial, según estimación táctil hecha en el campo de las siguientes categorías: 1- Arcilloso a Arcillo arenoso; 2- Franco arcilloso a Franco arcillo arenoso, 3- Franco a franco limoso, 4- Franco arenoso a arenoso. Se obtuvo información de las precipitaciones anuales de 14 estaciones meteorológicas situadas dentro y en los alrededores del área de estudio (Ayesa et al. 1995 y J.M. Paruelo, com. pers.) a partir de las cuales se interpoló la precipitación para toda el área de estudio (Apéndice 1) y a partir de allí se obtuvo un dato para cada censo de vegetación.

Análisis de los datos

Los censos y especies, excluyendo apariciones únicas, se clasificaron utilizando TWINSPLAN (Hill 1979). El análisis se hizo considerando 6 pseudoespecies (una para cada valor de la escala de cobertura), y tres niveles de división (Hill 1979). La cobertura vegetal total y la contribución relativa de cada forma de crecimiento, así como el número de especies por censo se compararon

entre comunidades utilizando el análisis de Kruskall-Wallis y comparaciones pareadas no paramétricas (Conover 1980).

Cada especie fue clasificada según dos criterios: 1) Su abundancia y/o constancia en tres Distritos de Patagonia (Subandino, Occidental o Central) descriptos para la provincia de Chubut, situada al sur del área de estudio. Se analizó en cual o cuales de ellos la especie tiene mayor cobertura y/o constancia (independientemente de los valores que alcancen en otras unidades fitogeográficas no analizadas aquí) en base al trabajo de Golluscio et al. (1982) complementado con la descripción hecha por Soriano (1956). 2) Su presencia en tres unidades fitogeográficas (Distritos Occidental, Subandino y Provincia Altoandina) al oeste del área de estudio (provincia de Río Negro), en base a los trabajos de Lores et al. (1987), Anchorena y Cingolani (en prensa) y Ferreyra et al. (1998a), respectivamente. Por tratarse de distintos trabajos, la comparación en cuanto a constancia y cobertura se dificulta, por eso en este caso se consideró sólo la presencia.

Los 58 censos se ordenaron con un Análisis de Correspondencia (AC) (ter Braak 1987) utilizando las clases de cobertura del 1 al 6 tomados en el campo como medida de abundancia (van der Maarel 1979). La influencia de las variables ambientales se analizó por medio de un Análisis Canónico de Correspondencias (ACC) (ter Braak 1987) utilizando los 40 censos con datos ambientales completos, pero antes se corroboró que este subgrupo fuera representativo de la variabilidad florística del grupo completo. Para ello se hizo un AC con los 40 censos, y los resultados obtenidos se compararon visualmente y por medio de correlaciones con los obtenidos con el AC de los 58 censos. Por medio del ACC se pueden encontrar las mejores combinaciones lineales de las variables ambientales medidas a las cuales responde la variación de la vegetación. A estas combinaciones lineales se las llama "ejes ambientales" (ter Braak 1987, ter Braak 1987-1992). Se consideraron tres variables geográficas, cuatro topográficas y diez de sustrato: latitud, longitud, precipitación, altitud, pendiente, orientación relativa al N y orientación relativa al E (coseno y seno de la orientación de la pendiente, respectivamente, y cuando ésta es nula o escasa se asigna un valor cero a ambas variables), pH superficial (hasta 20 cm), pH general del perfil hasta 50 cm (calculado como el promedio de ambas capas ponderado por el grosor de cada capa), textura superficial, textura general del perfil (con el mismo criterio), profundidad del suelo, pedregosidad total del perfil, y pedregosidad en superficie de gravas finas, gravas gruesas, bloques y total.

Se descartaron aquellas variables ambientales con poca contribución a explicar la variabilidad florística. Para ello se siguió un procedimiento de selección a pasos hasta obtener un subconjunto de variables con un $t > 2.1$ para los coeficientes canónicos en al menos uno de los tres primeros ejes, ya que las variables que no cumplen esta condición no contribuyen de manera importante a explicar la variabilidad florística en dichos ejes (ter Braak 1987-1992). La significancia de los ejes ambientales obtenidos se analizó con una prueba de Montecarlo (ter Braak 1987-1992). Se analizó en qué medida los gradientes ambientales obtenidos explican los principales gradientes florísticos por medio de correlaciones entre los tres primeros ejes ambientales del ACC y los tres primeros ejes florísticos del AC. El análisis de los gradientes de vegetación y ambiente se complementó comparando los valores de las variables ambientales entre comunidades por medio de Análisis de Kruskall Wallis y comparaciones apareadas no paramétricas (Conover 1980). Por otro lado se analizó la asociación entre las comunidades y los paisajes por medio de una tabla de contingencia entre comunidades y paisajes y una prueba de Chi cuadrado.

Resultados

Clasificación de comunidades vegetales

Se registró un total de 105 especies, con una riqueza media de 21.9 especies por censo, de las cuales en los análisis se utilizaron sólo las 84 especies que aparecieron en más de un censo. Las especies más comunes fueron *Stipa humilis* (95% de frecuencia), *Senecio filaginoides* (86%), *Nassauvia glomerulosa* (78%), y *Grindelia chiloensis* (75%). De acuerdo con el resultado del TWINSPAN se delimitaron 6 comunidades principales que se denominaron según su fisonomía y especies dominantes. En la Tabla 1 se resumen las características estructurales de las comunidades.

La contribución a la cobertura de las especies representativas de los distritos Subandino, Occidental y Central de Chubut así como de las especies presentes en las zonas más occidentales de Río Negro se presentan en la Tabla 2.

1- Estepa gramíneo-arbustiva enana de *Poa ligularis* y *Junellia mulinooides*. La cobertura vegetal media varía entre el 15 y 45 %. Predominan las gramíneas siendo *Poa ligularis* la especie más abundante. La contribución relativa de arbustos enanos es comparativamente alta, y *Junellia mulinooides* es el más importante. Hay un estrato disperso de arbustos bajos, principalmente con *Nassauvia glomerulosa* y *Mulinum spinosum*. Es la comunidad que tiene mayor contribución a la cobertura de especies locales (es decir, no registradas en las zonas analizadas de Chubut y Río Negro). Tiene una contribución relativamente alta de especies representativas del Distrito Subandino en Chubut, pero predominan las del Distrito Occidental.

Tabla 1. Promedio de la riqueza, cobertura total y cobertura relativa de cada forma de crecimiento, para cada comunidad¹.

Table 1. Average richness, total cover and relative cover of each growth form for each community type¹.

	Comunidades ¹					
	1 (11)	2 (13)	3 (12)	4 (6)	5 (8)	6 (8)
Riqueza por censo	23.3 a ²	23.1 a	23.2 a	21.3 ab	21.9 ab	16.6 b
Cobertura total	31.4 b	40.0 a	32.9 ab	37.5 ab	30.0 bc	22.5 c
Cob. relativa de gramínoideas	47.5 a	50.4 a	38.8 ab	28.9 cd	37.3 ab	14.5 d
Cob. relativa de hierbas	6.3 a	5.0 ab	2.3 b	3.3 ab	2.9 b	3.4 ab
Cob. relativa de efímeras	2.9 ab	2.0 ab	4.1 ab	0.7 b	2.3 ab	5.3 a
Cob. relativa de leñosas	43.3 c	42.6 c	54.7 bc	67.0 ab	57.4 bc	76.8 a
Arbustos medianos	0.2 d	3.5 d	8.7 cd	21.2 bc	26.1 b	51.1 a
Arbustos bajos	19.1 b	37.7 a	44.3 a	44.6 a	28.7 ab	19.2 b
Arbustos enanos	23.9 a	1.4 b	1.7 b	1.3 b	2.5 b	6.5 b

¹Comunidades: 1- Estepa gramíneo-arbustiva de *Poa ligularis* y *Junellia mulinooides*, 2- Estepa gramíneo-arbustiva de *Mulinum spinosum* y *Stipa speciosa*, 3- Estepa arbustivo-gramínoidea de *Stipa humilis* y *Nassauvia glomerulosa*. 4- Estepa arbustiva de *Nassauvia glomerulosa*, *Senecio flaginoides* y *Stipa humilis*. 5- Estepa arbustivo-gramínoidea de *Prosopis denudans*, *Atriplex lampa* y *Stipa humilis*. 6- Estepa arbustiva de *Atriplex lampa* y *Chuquiraga avellanadae*. Entre paréntesis, el número de censos en cada una.

²Letras distintas indican diferencias significativas entre comunidades, para cada variable.

Tabla 2. Contribución a la cobertura (%), para cada comunidad¹, de los distintos tipos de especies, clasificadas según su representatividad de los tres Distritos analizados para Chubut^{2,3}, y según su presencia en los tres sitios analizados de Río Negro^{2,4}.

Table 2. Contribution to the cover (%), for each community¹, of the different types of species, classified according to their representativity of the three Districts analyzed for Chubut^{2,3}, and according their presence in the three analyzed sites for Río Negro^{2,4}.

	Comunidades ¹					
	1	2	3	4	5	6
Ausentes ²	16	3	9	10	5	4
CH ³ Representan al Distrito Subandino	9	10	4	1	1	0
Representan al Distrito Occidental	57	76	57	72	45	17
Representan al Distrito Central	14	6	21	21	42	76
RN ⁴ Presencia en la Provincia Altoandina	12	28	6	11	4	3
Presencia en el Distrito Subandino	65	84	55	49	48	14
Presencia en el Distrito Occidental	66	87	56	61	43	15

¹Comunidades: Ver descripción en Tabla 1.

²Contribución a la cobertura (%) de especies que no aparecen en ninguna de las unidades fitogeográficas analizadas para Chubut ni Río Negro.

³Contribución a la cobertura (%) de especies que representan a los tres Distritos de Chubut analizados (Subandino, Occidental y Central) según en cual o cuales tienen mayor constancia y/o cobertura. Las especies con la misma constancia y cobertura en los tres Distritos no se tuvieron en cuenta.

⁴Contribución a la cobertura (%) de especies presentes en cada una de las regiones analizadas en Río Negro.

2- Estepa gramíneo-arbustiva baja de *Mulinum spinosum* y *Stipa speciosa*. La cobertura total es mayor que para la comunidad anterior (30 a 55%). También aquí predominan las gramíneas, siendo ambas variedades de *Stipa speciosa* (var. *speciosa* y var. *major*) las más abundantes. A diferencia de la comunidad anterior, los arbustos enanos tienen poca cobertura, pero aumentan los arbustos bajos, con dominancia de *Mulinum spinosum*. Los arbustos medianos están muy dispersos, y *Adesmia campestris* es la especie más conspicua. Esta comunidad es la que tiene la mayor proporción de superficie cubierta por especies representativas del Distrito Occidental en Chubut, así como de especies presentes más al oeste en Río Negro.

3- Estepa arbustivo-gramínea baja de *Stipa humilis* y *Nassauvia glomerulosa*. La cobertura vegetal total varía entre un 25 y un 40%. Dominan los arbustos bajos, con *Nassauvia glomerulosa*, *Senecio filaginoides* y *Grindelia chilensis* como las especies más abundantes. El estrato gramíneo es menos importante que en las comunidades anteriores, y la especie que domina es *Stipa humilis*. El estrato de arbustos medianos, por lo contrario, adquiere más importancia, siendo *Prosopis denudans* el que alcanza mayores coberturas. Muchas de las especies preferenciales de esta comunidad (o sea, con mayor constancia y/o cobertura que en las otras) son representativas del Distrito Occidental en Chubut, aunque aparecen varias típicas del Distrito Central, aumentando su contribución a la cobertura.

4- Estepa arbustiva baja de *Nassauvia glomerulosa*, *Senecio filaginoides* y *Stipa humilis*. Similar a la comunidad anterior, pero con cobertura total más alta (35 a 50%), mayor contribución relativa de arbustos medianos y menor de gramíneas. Entre los arbustos medianos, la presencia de *Berberis heterophylla* diferencia a esta comunidad de la anterior y se destacan *Lycium chilense* y *Junellia ligustrina*. El Distrito Occidental está muy representado, y las especies del Distrito Central Chubutense contribuyen de manera similar que en la comunidad anterior. En ambas comunidades el Distrito Subandino de Chubut está muy poco representado.

5- Estepa arbustivo-gramínea de *Prosopis denudans*, *Atriplex lampa* y *Stipa humilis*. La cobertura vegetal total es baja (25 a 35%). Las leñosas contribuyen con más del 50% a la cobertura, siendo la contribución de arbustos medianos mayor que para las comunidades anteriores, y la de arbustos bajos menor. Entre los primeros, *Atriplex lampa* y *Prosopis denudans* son las especies más importantes y entre los segundos se destacan *Nassauvia glomerulosa* y *Grindelia chilensis*. La mayor parte de las especies preferenciales de este grupo no están presentes más al oeste en Río Negro, y las representativas del Distrito Central en Chubut tienen una contribución relativamente alta.

6- Estepa arbustiva de *Atriplex lampa* y *Chuquiraga avellanadae*. La cobertura total es muy baja (15 a 25%). Las leñosas contribuyen casi al 80% de la cobertura, y en su mayor parte son arbustos medianos, con *Atriplex lampa* como dominante. Entre los arbustos bajos, la especie más importante es *Chuquiraga avellanadae*. Los arbustos enanos adquieren cierta importancia por la presencia de *Nassauvia ulicina*. La contribución de las gramíneas a la cobertura es baja y las únicas especies con alta constancia son *Stipa humilis* y la anual *Bromus brevis*. Tiene la menor riqueza de especies por censo. Casi todas las especies preferenciales de esta comunidad son representativas del Distrito Central Chubutense, y muy pocas aparecen hacia el oeste del área de estudio en Río Negro.

Análisis de la relación entre gradientes ambientales y de vegetación

Los autovalores del AC cuando se analizaron los 58 censos fueron 0.47, 0.30 y 0.17 para los ejes I, II y III respectivamente, representando un 15.8, 9.9 y 6% de la varianza total de los datos florísticos. El eje I (Figuras 2a y 2b) ubica los censos dominados por *Junellia mulinoides* y algunas especies representativas del Distrito Occidental (*Poa ligularis*, *Mulinum spinosum* y *Stipa speciosa* var. *speciosa*) en el extremo negativo (comunidades 1 y 2), y los censos dominados por especies típicas del Distrito Central Chubutense (*Chuquiraga avellanadae*, *Atriplex lampa* y *Prosopis denudans*) en el extremo positivo (comunidades 5 y 6), mientras que en el centro se ubican los dominados por especies representativas de ambos distritos (*Sopa humilis*, *Senecio filaginoides* y *Nassauvia glomerulosa*) (comunidades 3 y 4). El eje II (Figura 2a) muestra el típico efecto de arco (ter Braak 1987), y hacia el extremo negativo se ubican los censos del centro del eje I, caracterizados por la presencia casi exclusiva de *Berberis heterophylla* (comunidad 4). El eje III

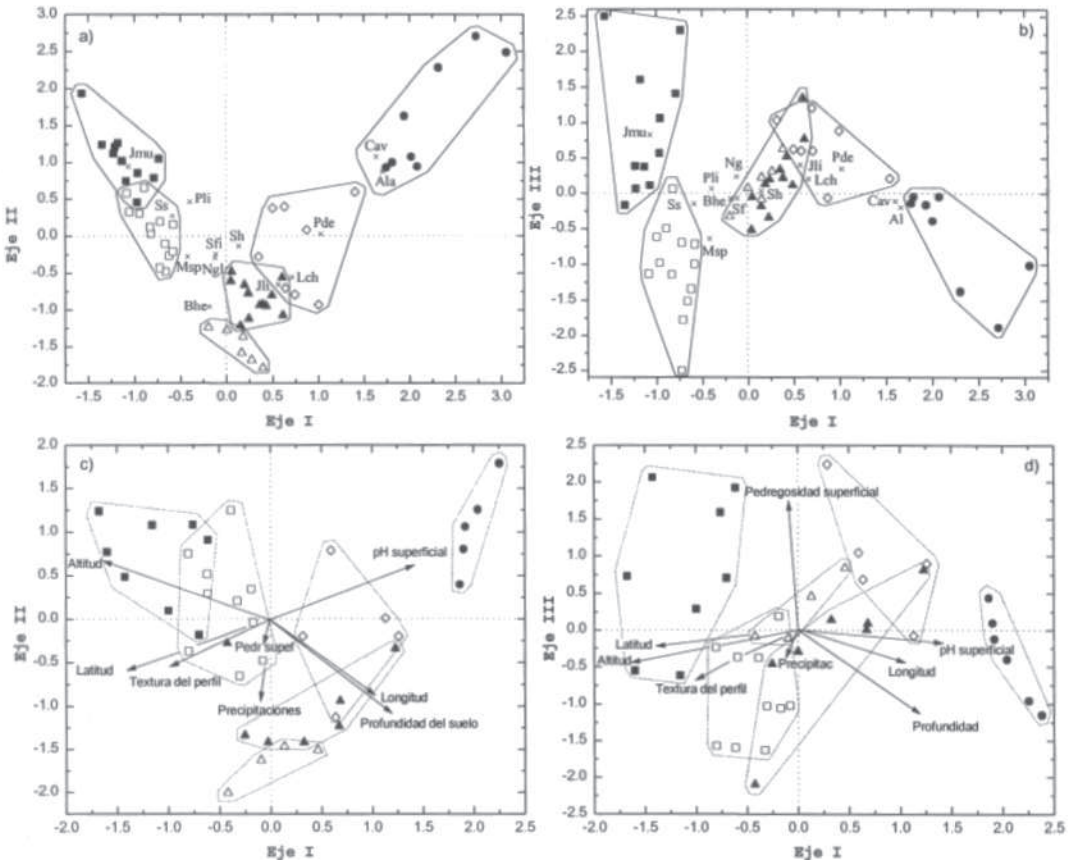


Figura 2. Posición de los censos y especies dominantes en los ejes I y II (a) y en los ejes I y III (b) del AC, y posición de los censos y variables ambientales en los ejes ambientales I y II (c) y los ejes ambientales I y III (d) del ACC. Los censos correspondientes a las distintas comunidades se representan con símbolos y se encierran con líneas: ■ Estepa de *Poa ligularis* (Pli) y *Junellia mulinooides* (Jmu), □ Estepa de *Mulinum spinosum* (Msp) y *Stipa speciosa* (Ssp), ▲ Estepa de *Stipa humilis* (Shu) y *Nassauvia glomerulosa* (Ngl), △ Estepa de *Nassauvia glomerulosa*, *Senecio filaginoides* (Sfi) y *Stipa humilis*, ◇ Estepa de *Prosopis denudans* (Pde), *Atriflex lampa* (Ala) y *Stipa humilis*, ● Estepa de *Atriplex lampa* y *Chuquiraga avellanadae* (Cav). Las x representan las especies. A las ya mencionadas se agregaron *Berberis heterophila* (Bhe), *Junellia ligustrina* (Jli) y *Lycium chilense* (Lch).

Figure 2. Position of samples and dominant species in CA axes I and II (a) and axes I and III (b), and position of samples and environmental variables in CCA environmental axes I and II (c) and environmental axes I and III (d). Samples of the different communities were represented with symbols and enclosed with lines: ■ Steppe of *Poa ligularis* (Pli) and *Junellia mulinooides* (Jmu), □ Steppe of *Mulinum spinosum* (Msp) and *Stipa speciosa* (Ssp), ▲ Steppe of *Stipa humilis* (Shu) and *Nassauvia glomerulosa* (Ngl), △ Steppe of *Nassauvia glomerulosa*, *Senecio filaginoides* (Sfi) and *Stipa humilis*, ◇ Steppe of *Prosopis denudans* (Pde), *Atriplex lampa* (Ala) and *Stipa humilis*, ● Steppe of *Atriplex lampa* and *Chuquiraga avellanadae* (Cav). Species are represented with an x. *Berberis heterophila* (Bhe), *Junellia ligustrina* (Jli) and *Lycium chilense* (Lch) were added to those already mentioned.

(Figura 2b) separa en el extremo negativo a la comunidad 2, con abundancia de *Mulinum spinosum* y en el positivo a la comunidad 1, con abundancia de *Junellia mulinooides*. La posición de los censos y especies en el AC realizado sólo con los 40 censos con datos ambientales completos (no graficado) mostró que éstos representan una variabilidad florística similar a la del grupo completo de datos. Las correlaciones entre los ejes de ambos ordenamientos fueron de 0.99, 0.97 y 0.89 (ejes I, II y III respectivamente) para la posición de los censos, y 0.97, 0.93 y 0.81 para la posición de las especies. Los autovalores y porcentajes de varianza absorbidos fueron también similares (0.51, 0.32 y 0.17, absorbiendo un 19.3, 11.9 y 6.3 % de la varianza).

Ocho variables fueron seleccionadas por medio del ACC para construir los tres gradientes ambientales que mejor explican la variabilidad florística (Figura 2c y d). Los autovalores del ACC fueron 0.44, 0.26 y 0.13, para los ejes I, II y III, absorbiendo una varianza de 16.7, 9.7 y 5 % de la variabilidad florística total, respectivamente. El análisis de Montecarlo indicó que las relaciones vegetación-ambiente son significativas, tanto para el eje I como para el análisis total ($p < 0.001$). Los coeficientes de correlación (R) entre los ejes ambientales y los ejes florísticos fueron 0.92, 0.87 y 0.77 ($p < 0.0001$) para los ejes I, II y III respectivamente, indicando que el eje I ambiental explica un 85% (calculado como $R^2 \times 100$) de la variación del eje I florístico, el eje II ambiental un 76% del eje II florístico, y el eje III ambiental un 60% del eje III florístico. Los paisajes, como unidades sintetizadoras de gran parte de la variación ambiental, tuvieron una buena asociación con la vegetación (Tabla 3, $X^2=148.5$, $p < 0.0005$). Si bien en cada uno de ellos se encontraron hasta tres comunidades diferentes, en general éstas fueron unidades de composición florística semejante, como se desprende de la posición de las mismas en el eje I del ordenamiento (Figuras 2 a y b).

Cada comunidad ocupa una zona determinada dentro del espacio definido por los 3 ejes ambientales (Figuras 2c y 2d). En general, aquellas comunidades que se superponen en el espacio definido por los dos primeros ejes ambientales, se separan al incluir el eje III. En el extremo negativo del eje I ambiental (Figuras 2c y 2d) se encuentran las altas mesetas de basalto, con suelos poco profundos de textura gruesa y pH neutro, cuya vegetación tiene una proporción relativamente alta de gramíneas y muchas especies características de los distritos Occidental y Subandino. Hacia el otro extremo disminuye la altitud y la textura y aumentan la profundidad del suelo y el pH, hasta llegar al bajo de Cari-Laufquen, con alcalinidad máxima (Tabla 4). A lo largo de este gradiente aumenta progresivamente la cobertura de arbustos y la contribución de especies representativas del Distrito Central. La ubicación geográfica también contribuye al primer eje ambiental, el efecto de la reducción de la latitud se asemeja al de la reducción de la altitud.

El eje II ambiental ubica, en su extremo negativo, a los sitios con mayores precipitaciones, aunque la influencia de esta variable es débil (Figura 2c). En el extremo positivo se ubican los censos de los dos extremos del eje I, con sus correspondientes características ambientales. El eje III ambiental representa principalmente un gradiente de pedregosidad superficial, asociado posiblemente a procesos de deflación-acumulación. Como se desprende de la Figura 2d, la mayor parte de las comunidades ocupa un rango amplio en este gradiente, indicando que la pedregosidad puede ser muy variable entre censos de la misma comunidad. Sin embargo, a partir de la Figura 2d y la Tabla 4, se pueden describir las tendencias promedio de las comunidades. En el extremo positivo del eje III están los ambientes más pedregosos, en los cuales dominan la estepa de *Junellia* y *Poa* (en mesetas) y la estepa de *Prosopis* y *Atriplex* (en bajos). En bajos menos pedregosos que los anteriores domina la estepa de *Nassauvia* y *Senecio* (comunidad 4). Hacia el extremo negativo del eje III ambiental se ubican los sitios menos pedregosos, con las estepas de *Stipa* y *Nassauvia* (comunidad 3) y de *Atriplex* y *Chuquiraga* (comunidad 6) en los bajos, y la estepa de *Mulinum* y *Stipa* (comunidad 2) sobre las mesetas.

Discusión

Los resultados obtenidos muestran la fuerte influencia de la variación a escala de paisaje sobre la distribución de la vegetación. A medida que disminuye la altitud desde las mesetas de basalto hasta los bajos más alealinos, las especies representativas de los Distritos Occidental y Subandino son reemplazadas por especies del Distrito Central, muchas de ellas también características del Monte Austral, como *Atriplex lampa*, *Chuquiraga avellanadae*, *Haplopappus pectinatus*, *Acantholypia seriphoides* y *Verbena alatocarpa* entre otras (Morello 1958, León et al. 1998, Roig 1998). Esta influencia se manifiesta también en la variación de la contribución relativa de gramíneas y leñosas, ya que a medida que baja la altitud disminuye la proporción de pastos y aumenta la de arbustos. Un patrón similar se encuentra en otras zonas áridas y semiáridas, tanto en Patagonia como en otros lugares del mundo, asociado a gradientes de disminución de lluvias (Bertiller et al. 1995, Paruelo y Lauenroth 1996, Paruelo et al. 1998a, Paruelo et al. 1998b).

Tabla 3. Número de censos de cada comunidad¹ encontrados en cada paisaje.
Table 3. Number of samples of each community¹ which were found in each landscape.

	Paisajes	Comunidades ¹					
		1	2	3	4	5	6
Mesetas	Trayen Niyeu	11	6				
	Chaiful		3				
	Otras Mesetas		2		1		
	Colitoro		1	1		2	
Grandes Bajos	Yuquiche		1	5	2		
	Mari Lafquen			6	3	3	
	Tres Marías					3	
	Cari-lafquen						8

¹Comunidades: Ver descripción en Tabla 1.

Tabla 4. Promedios, para cada comunidad¹, de los valores de las distintas variables, sobre un total de 58 censos (arriba) o 40 censos (abajo). Entre paréntesis figura el número de censos promediados en cada caso.

Table 4. Averages, for each community¹, of the different variable values, over a total of 58 samples (above) or 40 samples (bottom). In brackets is the the number of samples averaged in each case.

	Comunidades ¹					
	1 (11)	2 (13)	3 (12)	4 (6)	5 (8)	6 (8)
Latitud (° S)	41.38 a ²	41.35 ab	41.32 ab	41.47 a	41.21 bc	41.14 c
Longitud (° O)	68.21 c	68.85 ab	69.31 a	69.15 ab	68.70 bc	69.29 ab
Precipitación (mm)	190 ab	197 ab	195 ab	204 a	192 ab	187 b
Altitud (m s.n.m)	1035 a	1036 a	904 b	937 ab	924 ab	865 b
	(8)	(10)	(5)	(6)	(7)	(4)
Bloques en superficie (%)	9.9 a	1.4 b	0.0 b	2.0 ab	7.0 ab	0.0 b
Grava gruesa en superficie (%)	31.9 a	12.0 b	2.0 b	9.0 b	10.4 b	1.5 b
Grava fina en superficie (%)	4.2 b	11.2 ab	28.3 a	29.2 a	28.2 a	25.8 a
Pedregosidad total en superf. (%)	44.4 a	23.6 c	29.7 bc	42.5 ab	45.0 a	26.3 bc
Pedregosidad en perfil (%)	50.1 a	15.6 bc	12.1 bc	20.7 bc	25.0 b	3.3 c
Profundidad del suelo (cm)	22.5 c	53.0 b	65.0 a	65.0 a	53.0 b	65.0 a
Textura superficial	2.7 ab	3.2 a	3.0 ab	3.0 ab	2.4 ab	1.3 b
Textura general del perfil	2.3 ab	2.7 a	2.5 ab	2.4 ab	2.1 ab	1.3 b
pH superficial	7.0 b	7.1 b	7.1 b	7.0 b	7.1 b	7.6 a
pH total ¹	7.0 c	7.1 c	7.3 b	7.4 b	7.4 b	7.9 a

¹Comunidades: Ver descripción en Tabla 1.

²Letras distintas indican diferencias significativas entre comunidades. Las variables no incluidas en la tabla (pendiente y orientación) no tuvieron diferencias significativas.

La similitud florística y estructural de las zonas altas del área de estudio con regiones más occidentales y lluviosas puede deberse en parte a la mayor captación de lluvias por las mesetas altas (Speck 1982), y en parte a la disminución de la temperatura y evapotranspiración al aumentar la altitud (Strahler y Strahler 1989), determinando ambos factores condiciones hídricas más favorables sobre las mesetas que en los bajos. También la reducción de la latitud está asociada con un aumento de la temperatura (Menéndez 1982, Paruelo et al. 1998a), y su efecto sobre la vegetación es similar al que ocurre a medida que se reduce la altitud. Esto se observa en la meseta de Colitoro (Figura 1, Tabla 3), donde predominan las comunidades típicas de bajos.

La comunidad más representativa del Distrito Occidental fue la estepa de *Mulinum spinosum* y *Stipa speciosa* (comunidad 2) que se encontró sobre todas las mesetas incluso en la zona más oriental del área de estudio, contrariamente a lo expuesto por Speck (1982), que la menciona sólo para la parte oeste del área bajo el nombre de "arbustales medianos". La estepa de *Poa ligularis* y *Junellia mulinoides* (comunidad 1) también tiene alta contribución de especies representativas del Distrito Occidental, aunque alberga, además, a muchas especies locales que le dan características propias. Aunque su baja cobertura total y abundancia de arbustos enanos, algunos representativos del Distrito Central (Tabla 1), la hacen semejante a los eriales típicos de dicho Distrito (Soriano 1956, León et al. 1998), la alta proporción de especies de zonas más lluviosas, y la predominancia

de gramíneas, sugieren que las condiciones hídricas en estos sitios son más favorables que las del Distrito Central en Chubut. Ambas comunidades (1 y 2) se encuentran a la misma altitud, sobre las

mesetas, pero sobre diferentes sustratos. La estepa de *Mulinum* y *Stipa* es característica de lugares cóncavos con acumulación de arena, mientras la estepa de *Junellia* y *Poa* es característica de suelos de textura más fina donde la capa arenosa superficial parece haber sido erosionada. Este proceso de deflación se evidencia en la alta proporción de gravas y bloques en superficie y en el perfil del suelo (Tabla 4). En zonas áridas, el efecto de la textura sobre la disponibilidad de agua del suelo es inverso al encontrado en zonas más lluviosas, debido a que la textura fina dificulta la infiltración y favorece la evaporación (Noy-Meir 1973, Sala et al. 1988). Posiblemente éste sea el motivo por el cual la comunidad con mayor contribución de especies de ambientes más lluviosos (comunidad 2) se encuentre sobre un sustrato más arenoso.

La contribución relativa de leñosas de distinto tamaño parece estar asociada con la posición en el paisaje y la protección del viento. Los arbustos enanos, al igual que en otras zonas de Patagonia, predominan en los sitios muy expuestos al viento, con suelos someros y pedregosos (Roig et al. 1985, Ares et al. 1990, Ferreyra et al. 1998b, Collantes et al. 1999, Anchorena y Cingolani en prensa), situación que se da en nuestra área de estudio sobre la meseta de Trayén Niyeu, en las partes planas o convexas. Los arbustos bajos predominan sobre las mesetas más disectadas, o en las concavidades protegidas del viento, y también son abundantes en los bajos de alturas intermedias, mientras que los arbustos medianos tienen mayor proporción en los paisajes que se encuentran a menor altitud sobre el nivel del mar.

La vegetación de las comunidades de bajos (3 a 6) estuvo asociada a la altitud, alcalinidad y las precipitaciones. El bajo más occidental, alto y lluvioso (Yuquiche), está dominado por las dos comunidades transicionales entre los Distritos Occidental y Central (comunidades 3 y 4), mientras que en el bajo de Mari-Laufquen, menos lluvioso y a menor altitud, situado en la zona central del área de estudio, alberga además a la comunidad 5, más representativa del Distrito Central y característica de suelos más finos y con cierta alcalinidad, que da lugar a la aparición de plantas del género *Atriplex*. Esta comunidad es la dominante en el bajo más oriental (Tres Marías). El carácter alcalino de los suelos se acentúa en el bajo de Cari-Laufquen, que es el más bajo y seco, donde domina la estepa de *Atriplex lampa* y *Chquiraga avellanadae*, acompañadas de muchas especies halófilas, típicas de suelos sin drenaje (Ares et al. 1990).

La asociación entre comunidades y ambientes evidenciada en este trabajo no representa necesariamente las condiciones originales o anteriores al disturbio antrópico (Hárdtle 1995). En el área estudiada hay evidencias de que los ecosistemas han sido severamente degradados por ganadería ovina, principal actividad económica de la zona (Speck 1982, Munist y Speck 1982, Ayesa et al. 1995). En consecuencia, es posible que el pastoreo u otro tipo de disturbio hayan inducido no sólo cambios en la vegetación, sino también transformaciones del ambiente. Es posible, por ejemplo, que las dos comunidades de mesetas (1 y 2) hayan sido similares en un origen, pero el sobrepastoreo interactuando con la microtopografía haya acelerado los procesos de deflación-acumulación mencionados acentuando las diferencias ambientales y florísticas entre los sitios protegidos y los sitios expuestos. Por ejemplo Bonvissuto et al. (1993), describieron, para el Distrito Occidental en la provincia de Río Negro, procesos de acumulación-deflación inducidos por el sobrepastoreo. Otro ejemplo son las dos comunidades con *Nassauvia* y *Stipa humilis* (3 y 4) que se encuentran en ambientes distintos (Figuras 2c y 2d) pero con diferencias poco marcadas (Tabla 4), lo cual, sumado a la naturaleza de dichas diferencias, sugiere importantes efectos del pastoreo sobre estas comunidades. La comunidad con menor proporción de gramíneas (comunidad 4) está en los sitios más lluviosos, contrariamente a lo que se hubiera esperado, y al mismo tiempo es la que tiene mayor proporción de pavimentos (pedregosidad) en su superficie. Esto último podría ser indicador de una mayor erosión debido a cargas animales más altas, lo cual habría causado la disminución de la cobertura de gramíneas.

El nivel espacial representado por los paisajes mostró utilidad para caracterizar la estructura florística y posición fitogeográfica de la vegetación. Sobre la base de los resultados obtenidos (Tabla 3) se podrían clasificar seis unidades geográficas con una vegetación relativamente homogénea: Trayén Niyeu, Chaiful y otras mesetas, Colitorio, Yuquiche y Mari-Laufquen, Tres Marías, y Cari-

Laufquen (ver Tabla 3). La fácil interpretación y cartografía de los paisajes los hace útiles para objetivos de monitoreo a escala regional. Este tipo de aproximación fue utilizada para evaluar la desertificación en el área (Ayesa et al. 1995) y en otras áreas de Patagonia (del Valle et al. 1995). Sin embargo, no resultan útiles para representar variaciones a escala local, como aquellas asociadas a los procesos de deflación-acumulación, que se manifiestan fundamentalmente en el eje III del ordenamiento florístico y ambiental. No separan claramente, por ejemplo, a las dos comunidades representativas del Distrito Occidental (1 y 2), ni a ambas comunidades transicionales entre los Distritos (3 y 4).

Para diferenciar y cartografiar ambientes con distinto potencial para sustentar diferentes comunidades a una escala de resolución más detallada que el nivel de paisajes, es necesario detectar las variables ambientales individuales con mayor efecto sobre la vegetación. Esto simplifica la toma de decisiones en cuanto al número de variables y categorías a utilizar (Creque et al. 1999). En nuestro caso, las variables ambientales seleccionadas con el ACC permiten diferenciar dichos ambientes, que se evidencian en la posición que cada comunidad ocupa dentro del espacio definido por los tres ejes ambientales (Figura 2c y 2d). Incluyendo mapas temáticos de las distintas variables en un sistema de información geográfica, se hace posible cartografiar estos ambientes, utilizando criterios basados en los resultados de este trabajo. Una cartografía de este tipo permitiría delimitar ambientes con potenciales distintos en la actualidad, como una base para el manejo del área y para predecir y monitorear los cambios futuros de la vegetación.

Agradecimientos. Agradecemos a Humberto Moraga por su ayuda en el campo, a Daniel Barrios y Sonia Clayton por su ayuda con los mapas, y a José Paruelo por los datos de precipitaciones. Juan Anchorena, Rodolfo Golluscio, Marcelo Cabido, Daniel Renison y dos revisores anónimos han contribuido a la redacción del manuscrito con valiosas sugerencias y críticas. Agradecemos también a Martín Aguiar y Rolando León por varias sugerencias que mejoraron el trabajo. El trabajo fue realizado con fondos de la GTZ, dentro del marco del proyecto Lucha contra la Desertificación en Patagonia (Convenio INTA-GTZ).

Bibliografía

- Allen, R.B. y J.B. Wilson. 1991. A method for determining indigenous vegetation from simple environmental factors, and its use for vegetation restoration. *Biological Conservation* 56:265-280.
- Anchorena, J. y A.M. Cingolani. (en prensa). Identifying habitat types for conservation planning in an endangered area of the forest-steppe ecotone of Patagonia. *Plant Ecology*.
- Ares, J., A.M. Beeskov, M. Bertiller, M. Rostagno, M. Irisarri, J. Anchorena, G. Defossé y C. Merino. 1990. Structural and dynamic characteristics of overgrazed lands of northern Patagonia, Argentina. Pp. 149-175. In: Breymeyer, A. (ed.). *Managed grasslands*. Elsevier. Amsterdam, Holanda.
- Ayesa, J., D. Bran, C. López, A. Cingolani, G. Eiden, S. Clayton y D. Sbriller. 1995. Evaluación y cartografía del estado actual de la desertificación en la transecta de Río Negro. Pp. 153-178. In: del Valle, H.F., G. Eiden, H. Mensching y J. Goergen (eds.). *Lucha contra la desertificación en Patagonia. Evaluación del estado actual de la desertificación en áreas representativas de la Patagonia. Informe final de la fase I. Convenio INTA-GTZ (LUDEPA-SME)*. Río Gallegos, Pto. Madryn, Trelew, Bariloche, Argentina.
- Bertiller, M.B., N.O. Elissalde, C.M. Rostagno y G.E. Defosse. 1995. Environmental patterns and plant distribution along a precipitation gradient in western Patagonia. *Journal of Arid Environments* 29:85-97.
- Bonvisutto, G., G. Siffredi, J. Ayesa, D. Bran, R. Somlo y G. Becker. 1993. Estepas subarbutivo-graminosas de *Mulinum spinosuna* y *Poa ligularis*, en el área ecológica de Sierras y Mesetas Occidentales en el noroeste de la Patagonia. Pp. 23-30. In: Paruelo, J.M., M.B. Bertiller, T.M. Schlichter y F.R. Coronato (eds.). *Secuencias de deterioro en distintos ambientes patagónicos. Su caracterización mediante el modelo de estados y transiciones. Convenio Argentino-Alemán cooperación técnica INTA-GTZ (LUDEPA-SME)*, Río Gallegos, Argentina.
- Bredenkamp, G., M. Chytry, H.S. Fisher, Z. Neuhauslová y E. van der Maarel. 1998. Vegetation mapping: Theory, methods and case studies: Introduction. *Applied Vegetation Science* 1:162-164.
- Brzeziecky, B., F. Kienast y O. Wildy. 1993. A simulated map of the potential natural forest of Switzerland. *Journal of Vegetation Science* 4:499-508.

- Cabrera, A.L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14:1-42.
- Cingolani, A. 1999. Efectos de 100 años de pastoreo ovino sobre la vegetación y suelos del Norte de Tierra del Fuego. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Creque, J.A. 1999. Viewpoint: Delineating ecological sites. *Journal of Range Management* 52:546-549.
- Collantes, M.B., J. Anchorena y A. Cingolani. 1999. The steppes of Tierra del Fuego: Floristic and growth-form patterns controlled by soil fertility and moisture. *Plant Ecology* 140:61-75
- Conover, W.J. 1980. *Practical Nonparametric Statistics*. John Wiley and Sons, Nueva York, USA. 215 pp.
- Correa, M.N. (ed.). 1969-1998. *Flora Patagónica*. Colección Científica INTA VIII, Buenos Aires, Argentina. 7 volúmenes.
- del Valle, H.F., G. Eiden, H. Mensching y J. Goergen (eds.). 1995. Lucha contra la desertificación en Patagonia. Evaluación del estado actual de la desertificación en áreas representativas de la Patagonia. Informe final de la fase I. Convenio INTA-GTZ (LUDEPA-SME). Río Gallegos, Pto. Madryn, Trelew, Bariloche, Argentina.
- Dyksterhuis, E.J. 1949. Condition and management of rangeland based on quantitative ecology. *Journal of Range Management* 41:450-459.
- Etcheverre, P.H. 1976. *Normas de reconocimiento de suelos*. 2da edición. INTA Departamento de Suelos. Secretaría de Agricultura y Ganadería, Castelar, Argentina.
- Ferreira, M., S. Clayton, y C. Ezcurra. 1998a. La flora altoandina de los sectores este y oeste del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Darwiniana* 36:65-79.
- Ferreira, M., A. Cingolani, C. Ezcurra y D. Bran. 1998b. High-Andean vegetation and environmental gradients in northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 9:307-316.
- Golluscio, R.A., R.J.C. León y S. Perelman. 1982. Caracterización fitosociológica de la estepa del oeste de Chubut, su relación con el gradiente ambiental. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 21:229-340.
- Gonzalez Díaz, E. y C. Malagnino. 1984. Geomorfología de la Provincia de Río Negro. XI Congreso Geológico. 159 pp. y Carta 1:1.000.000.
- Hírttle, W. 1995. On the theoretical concept of the potential natural vegetation and proposals for an up-to-date modification. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 30:263-276.
- Hill, M.O. 1979. TWINSPAN. A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two way table by classification of the individual attributes. Cornell University, Ithaca, NY, EE.UU.
- Keckler, D. 1994. SURFER for Windows. User's Guide. Contouring and 3D Surface Mapping. Golden Software, INC., Colorado, EE.UU.
- León, R.J.C., D. Bran, M. Collantes, J.M. Paruelo y A. Soriano. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra-andina. *Ecología Austral* 8:125-144.
- Lores R., C. Ferreira y G. Bonvissuto. 1987. Evaluación de la condición de dos sitios de pastoreo en la estepa patagónica. *Ecología* 8:11-27.
- Menendez, J.A. 1982. Clima de la zona de Ingeniero Jacobacci-Maquinchao. Pp. 87-103. In: INTA (ed.). *Sistemas Fisiográficos de la zona Ingeniero Jacobacci-Maquinchao* (Provincia de Río Negro). Colección Científica XIX, INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Morello, J. 1958. La provincia fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana* 2:1-155.
- Munist, E. y N.H. Speck. 1982. Uso de la tierra de la zona Ingeniero Jacobacci-Maquinchao. Pp. 209-215. In: INTA (ed.). *Sistemas Fisiográficos de la zona Ingeniero Jacobacci-Maquinchao* (Provincia de Río Negro). Colección Científica XIX, INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert Ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:23-51.
- Palmer, A.R., y J.M. Van Staden. 1992. Predicting the distribution of plant communities using annual rainfall and elevation: an example from southern Africa. *Journal of Vegetation Science* 3:261-266.
- Paruelo, J.M., A. Beltrán, E. Jobbágy, O.E. Sala y R.A. Golluscio. 1998a. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8:85-101.
- Paruelo, J.M., E.G. Jobbágy, O. Sala, W.K. Lauenroth y I.C. Burke. 1998b. Functional and structural convergence of temperate grassland and shrubland ecosystems. *Ecological Applications* 8:194-206.
- Paruelo J.M., y W. Lauenroth. 1996. Relative abundance of functional types in grassland and shrubland of North America. *Ecological Applications* 6:1212-1224.
- Ricklefs, R.E. 1998. *Invitación a la Ecología. La economía de la Naturaleza*. 4ta edición. Editorial Médica Panamericana. Buenos Aires, Argentina. 692 pp.
- Roig, F.A., J. Anchorena, O. Dollenz, A.M. Faggi y E. Méndez. 1985. Las comunidades vegetales de la Transecta Botánica de la Patagonia Austral. Primera parte: La vegetación del área continental. Pp. 350-456. In: Boelcke, O., D.M. Moore y F.A. Roig (eds.). *Transecta Botánica de la Patagonia Austral*. CONICET (Argentina), Royal Society (Reino Unido) e Instituto de la Patagonia (Chile).

- Roig, F.A. 1998. La vegetación de la Patagonia. Pp. 48-174. In: Correa, M.N. (ed.). Flora Patagónica. INTA, Colección científica, Buneos Aires, Argentina. Tomo VIII. Volúmen I.
- Sala, O.E., W.J. Parton, L.A. Joyce y W.K. Lauenroth. 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology* 69:40-45.
- Servicio Geológico Nacional (1944-1979). Descripción Geológica de las Hojas 40b, 40c, 40d, 41b, 41c y 41d. Secretaría de Estado de Minería de la Nación, Argentina.
- Soriano, A. 1956. Los distritos florísticos de la Provincia Patagónica. *Revista de Investigaciones Agrícolas* 10:349-372.
- Speck, N.H. 1982. Vegetación y pasturas de la zona Ingeniero Jacobacci-Maquinchao. Pp. 157-208. In: INTA (ed.). *Sistemas Fisiográficos de la zona ingeniero Jacobacci-Maquinchao (Provincia de Río Negro)*. Colección Científica XIX, INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Speck, N.H., E. Munist, S. Wijnhoud y A. Sourrouille. 1982. *Sistemas fisiográficos de la zona Ingeniero Jacobacci-Maquinchao*. Pp. 13-86. In: INTA (ed.). *Sistemas Fisiográficos de la zona ingeniero Jacobacci-Maquinchao (Provincia de Río Negro)*. Colección Científica XIX, INTA, Buenos Aires, Argentina.
- ter Braak, C.J.F. 1987. Ordination. Pp. 91-173. In: Jongman, R.H.J., C.J.F. ter Braak y O.F.R. van Tongeren (eds.). *Data analysis in community and landscape ecology*. PUDOC, Wageningen, Holanda.
- ter Braak, C.J.F. 1987-1992. CANOCO - a FORTRAN program for Canonical Community Ordination. Microcomputer Power, Ithaca, Nueva York, EE.UU.
- van der Maarel, E. 1979. Transformation of cover-abundance in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39:97-114.
- Villota, H. 1992. El sistema CIAF de clasificación fisiográfica del terreno. *Revista CIAF* 13:55-70.
- Weixelman, D.A., D.C. Zamudio, K.A. Zamudio y R.J. Taush. 1997. Classifying ecological types and evaluating site degradation. *Journal of Range Management* 50:315-321.
- Strahler, A.N. y A.H. Strahler. 1989. *Geografía física*. 3ª edición. Ediciones Omega S.A., Barcelona, España. 550 pp.

Recibido: Septiembre 24, 1999

Aceptado: Enero 18, 2000

Apéndice

Tabla 1. Ubicación y precipitación media de las estaciones meteorológicas utilizadas para realizar el mapa interpolado de precipitaciones (Figura 1).

Table 1. Location and mean precipitation of the meteorological stations used to make the interpolated map of precipitations (Figura 1).

	Localidad	Latitud (° Lat. S)	Longitud (° Lon O)	Precipit. (mm/año)
1	Norquince	41.92	70.85	188
2	Pichileufu	41.00	70.83	411
3	Estación Pilcaniyeu	41.15	70.62	300
4	Estancia Pilcanieú	41.17	70.68	307
5	Comallo	41.00	70.25	289
6	Atraico	41.47	69.60	233
7	Molihue	41.67	69.50	231
8	Ing. Jacobacci	41.32	69.48	159
9	Maquinchao	41.25	68.73	192
10	Yaminué	40.92	67.17	212
11	Cona-Niyeu	41.83	67.17	172
12	Chipauqui	41.00	66.83	225
13	Puesto Martinez	41.33	66.58	157
14	Campana Mahuida	41.67	67.00	195

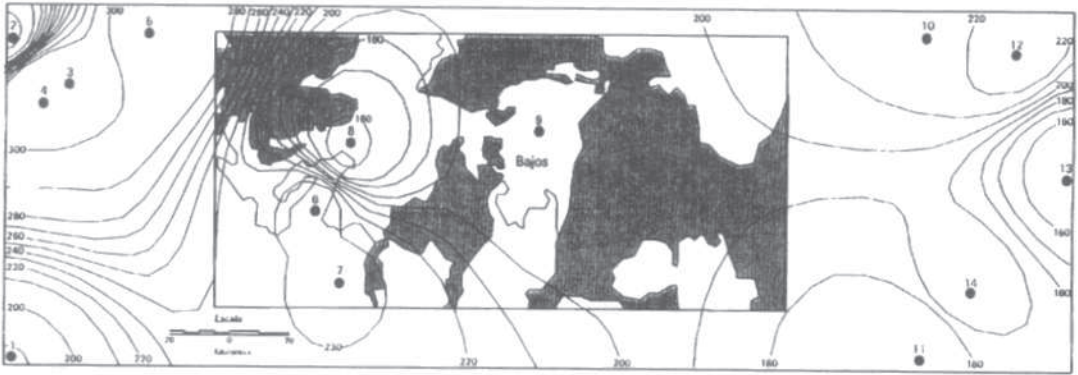


Figura 1. Isohietas para el área de estudio y alrededores, obtenidas por interpolación a partir de 14 estaciones meteorológicas, señaladas con un número, cuyos datos figuran en la Tabla 1. Se utilizó un algoritmo de distancia inversa, en el cual a cada punto del espacio se le asigna un valor promedio de los restantes puntos, ponderado por el inverso de su distancia (Keckler 1994).

Figure 1. Isohyets for the study area and its surroundings, obtained by interpolation from 14 meteorological stations, indicated with a number, and whose data are shown in Table 1. An inverse distance algorithm was used: to each point of the space, the value assigned is the average value of the other points, weighted by the inverse of the distance (Kecker 1994).