



# **BIOGEOGRAFÍA Y FLORÍSTICA DE LOS BOSQUES SECOS ESTACIONALES NEOTROPICALES (BSEN)**

---

**Virginia Y. Mogni**

*Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario*

**Luis J. Oakley**

*Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario*

**Hernán M. Maturo**

*Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario*

**Luciano A. Galetti**

*Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario*

**Darién Eros Prado**

*Instituto de Investigaciones en Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario*

## **Resumen**

Existe en Sudamérica un patrón de distribución altamente coincidente entre las diferentes especies de leñosas arbóreas de los bosques estacionalmente secos, que atraviesa el continente en forma de herradura o arco desde las Caatingas del NE del Brasil, atraviesa el sector de las antiguas misiones jesuíticas de Brasil, Paraguay y Argentina, la Chiquitanía boliviana, el Bosque Pedemontano Subandino del SW de Bolivia y NW de Argentina, e incluye algunos valles secos interandinos de Bolivia y Perú. Se ha propuesto establecer a esta distribución fragmentaria y disyunta de Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN) como un nuevo Dominio fitogeográfico, con el árbol *Anadenanthera colubrina* (Mimosoideae, Fabaceae) como su especie más paradigmática. El concepto actual de los BSEN abarca tipos de vegetación leñosa correlacionados con una fuerte estacionalidad climática en los trópicos de Sudamérica, con una estación seca bien definida pero de duración muy variable. El vínculo más fuerte entre los BSEN es su composición florística, lo cual ha sido demostrado tanto analizando los patrones de distribución biogeográfica de sus especies leñosas más importantes como comparando su vegetación (con análisis fitosociológico clásico y por análisis numérico). Esta nueva interpretación de los BSEN conduce a varias derivaciones con impactos biogeográficos (Teoría del Arco Pleistocénico), evolutivos (con estudios recientes a nivel molecular) y con impacto en otras ciencias (v.g. Zoología). Los BSEN han recibido poca atención de conservacionistas comparado con bosques tropicales lluviosos. Se realiza un urgente llamado a la preservación de sus recursos genéticos y de biodiversidad.

**Palabras clave:** Bosques. Estacionales. Neotropicales.

## ***BIOGEOGRAFIA E FLORÍSTICA DOS BOSQUES SECOS ESTACIONAIS NEOTROPICAIS (BSEN)***

---

### **Resumo**

Existe na América do Sul um padrão de distribuição altamente coincidente entre as diferentes espécies de lenhosas arbóreas de bosques estacionais secos, que atravessa o continente em forma de ferradura ou arco desde a Caatinga do NE do Brasil, até o setor das antigas missões jesuítas do Brasil, Paraguai e Argentina, na Chiquitania boliviana, o Bosque Pedemontano Subandino do SW da Bolívia e NW da Argentina, e inclui alguns vales secos interandinos de Bolívia e Perú. Este artigo apresenta a proposta de estabelecer essa distribuição fragmentaria e disjunta de Bosques Secos Estacionais Neotropicais (BSEN) como um novo Domínio fitogeográfico, com a árvore *Anadenanthera colubrina* (Mimosoideae, Fabaceae) sendo a espécie mais paradigmática. O conceito atual dos BSEN abarca tipos de vegetação lenhosa correlacionados com uma forte estacionalidade climático nos trópicos da América do Sul, com uma estação seca bem definida, porém de duração muito variável. O vínculo mais forte entre BSEN e sua composição florística, o qual foi demonstrado por análises os padrões de distribuição biogeográfica de suas espécies lenhosas mais importantes comparando sua vegetação (com análises fitosociológica clássica e por análises numéricas). Esta nova interpretação dos BSEN conduz a várias derivações com impactos biogeográficos (Teoria do Arco Pleistocênico), evolutivos (com estudos recentes a nível molecular) e com impacto em outras ciências (v.g. Zoologia). Os BSEN receberam pouca atenção de conservacionistas comparando com os bosques tropicais chuvosos. É preciso uma urgente chamada para a preservação dos recursos genéticos e da biodiversidade.

**Palavras chave:** Bosques. Estacionais. Neotropicais.

### **CHACO Vs. CAATINGAS, O LA LARGA HISTORIA DE UNA CONFUSIÓN**

La historia del conocimiento de los bosques estacionalmente secos en América del Sur fue una larga lista de malentendidos y confusiones. Pero todo nace de la asimilación de dos importantes formaciones secas de Latinoamérica como si fueran muy semejantes: el Chaco y las Caatingas. Hasta 1986 se creía firmemente que el Chaco y las Caatingas eran dos formaciones que se parecían mucho; Rizzini (1979) llegó a afirmar que eran "...idénticas". Esta semejanza fue sostenida por Dárdano de Andrade-Lima por más de 25 años (e.g.: 1954, 1964, 1967, 1981, 1982). Fue además reafirmada por Cabrera (1976) y Cabrera & Willink (1980), quienes ubicaron a ambas provincias fitogeográficas dentro del Dominio Chaqueño, cementando así la supuesta gran similitud de ambos grandes ecosistemas, con una formidable disyunción biogeográfica además (separados por las sabanas del Cerrado brasileño; Cabrera & Willink, 1980). Muchos autores sostuvieron que fue Hueck (1972) la fuente original del aserto; sin embargo, todo lo que éste dice de Caatingas a este respecto es (p. 309): "*Na sua aparência lembra principalmente as matas do Chaco do centro da América do Sul*".

Rastreando las fuentes sucesivas de estas afirmaciones y citas, resulta evidente que todo nace de un comentario de Smith & Johnston (1945) destacando la '*superficial resemblance*' (semejanza superficial) de Chaco y Caatingas, en el libro clásico de F. Verdoorn sobre los avances de la ciencia botánica de la época para América Latina.

Una comparación amplia de ambas regiones biogeográficas del Chaco y las Caatingas, en cambio, arroja muy profundas diferencias, tanto a nivel ambiental como florístico (Prado 1991). Estas diferencias fueron profundamente estudiadas en dicha obra, aunque pueden resumirse brevemente del siguiente modo:

**Cuadro 1:** Comparación físico-ambiental chaco-caatingas

<u>Clima</u>	CHACO	CAATINGAS
Precipitaciones (mm)	1200-450	1000-270
Coeficiente Variación	0,20-0,30	0,25-0,50 (>>>)
T° máxima absoluta (°C)	48,9	40-42
Heladas	Sí	No
<u>Sistema hidrográfico</u>	endorreico alóctono	exorreico autóctono
Áreas salino-alcálicas	abundantes	raras
<u>Geomorfología</u>	planicie verdadera	peniplanicie(=pediplano)
origen	sedimentario	erosivo
acumulación/erosión	eólica, aluvial localizada	hídrica, eólica localizada
topografía	plana	ondulada
edad en superficie	Cuaternario	Precámbrico (Escudo de Brasil)
<u>Suelos</u>	materiales finos	materiales gruesos + piedras
arcilla predominante	kaolinita	montmorillonita
tipos predominantes	Castaños Planosoles Solonetz Pardos rojizos Regosoles	Entisoles Litosoles Grumosoles Pavimentos detríticos Paleoferralíticos

Sintéticamente, las diferencias ambientales más gravitantes son el origen Cuaternario (mayormente aluvial) de la planicie verdadera del Chaco (generada por acumulación progresiva de sedimentos modernos; Popolizio et al., 1980), en

tanto que la superficie de las Caatingas es de origen Precámbrico y es en verdad una peniplanicie de origen erosivo (Ab' Sáber 1974). Estos orígenes diferenciales generan diferencias profundas entre los tipos de suelos, desde la presencia de materiales finos en el Chaco, a la abundancia de arenas gruesas y piedras en las Caatingas; incluso las arcillas de los suelos son profundamente distintas. Mientras el Chaco sufre heladas anuales, las Caatingas -de posición intertropical- carecen de ellas (Galmarini & Raffo del Campo 1964). Paradojalmente, las temperaturas máximas más elevadas del continente se registran en el Chaco (definido como el 'Polo de Calor de América del Sur', según Prohaska 1959), sobre el cual se estaciona una masa estable de aire con baja presión atmosférica durante el verano del hemisferio sur, dando así la posibilidad de largas jornadas de insolación y temperaturas sumamente altas. Otra importante característica diferencial es la gran cantidad y extensión de áreas salino-alcálicas en el Chaco (Lewis et al., 1985; Prado 1993a; Vogt 2014), en tanto que éstas son muy escasas dentro de las Caatingas y en todo Brasil.

A nivel florístico las diferencias son aún más notables, a pesar de que todos los antecedentes indican lo contrario (Rizzini 1979; Cabrera & Willink 1980). Así, Prado (1991) realizó una comparación exhaustiva de la flora leñosa y suculenta de ambas regiones biogeográficas, y halló solamente tres especies en común: *Parkinsonia aculeata*, *Ximenia americana* y *Sideroxylon obtusifolium*. El resto de las floras de Caatingas y del Chaco, a excepción de aquellas especies ruderales o malezas de ingreso antrópico, son muy ricas en endemismos típicos de cada una (Prado 1993a y 2003, respectivamente), o están formadas por muchas otras especies que muestran patrones de distribución distintivos y linajes contrapuestos, pero raramente tienen entidades en común. Efectivamente, el linaje chaqueño es fundamentalmente compartido con los stocks florísticos andinos y de la Provincia del Monte del oeste de Argentina (Morello 1958; Cabrera 1976, Prado 1993a). Mientras tanto, las Caatingas tienen una flora con gran riqueza de endemismos, con un número creciente de especies descritas, exclusivas de la región, en los últimos 25 años (Mogni et al., 2015) y además comparten géneros con regiones biogeográficas de linaje tropical amazónico como el Cerrado y la Mata Atlántica (Prado 2003, Queiroz 2006).

Es conveniente aquí establecer qué se debe entender por una unidad biogeográfica, en particular qué es una abstracción tal como una *provincia fitogeográfica*. En general, ya se ha establecido hace mucho tiempo el concepto de estas unidades hipotéticas (Braun-Blanquet 1919; Takhtajan 1986). El sistema propuesto por estos autores consiste en dividir la flora mundial en áreas ordenadas jerárquicamente en función de su grado de endemismos y en consecuencia su rango jerárquico. Las provincias fitogeográficas, entonces, son subdivisiones de regiones tales que contienen escasos endemismos genéricos y que en general consisten de un reducido número de pequeños géneros monotípicos o con pocas especies. En cambio, estas provincias fitogeográficas abarcan una gran cantidad de endemismos específicos característicos. Castellanos & Pérez Moreau (1944) ampliaron esta abstracción con ciertos aspectos ecológicos, al establecer que una provincia fitogeográfica debe abarcar no sólo esos endemismos sino también varias comunidades edáficas y al menos una comunidad climática.

Las dos provincias fitogeográficas: el Chaco y las Caatingas, cumplen sobradamente con estas características (Prado 1993a, 2003). Ambas tienen varios pequeños géneros de leñosas endémicas, y numerosas especies que sólo aparecen dentro de sus límites (ver revisión en Prado 1991 y Prado & Gibbs 1993), y cumplen con el requisito de mostrar varias comunidades edáficas o azonales y alguna climática. Este hecho, junto con las peculiaridades exclusivas de cada una en cuanto a las características del ambiente geológico, edáfico y climatológico, permiten aceptar sin reservas la concepción fitogeográfica de ambas áreas, cada una individualmente y con una notoria flora de leñosas y suculentas exclusivas. Más aún, en el caso del Chaco se logró además refinar su concepto y en base a su florística se separó claramente el criterio biogeográfico del puramente geográfico, por lo que se estableció el concepto del Chaco s.s. (Prado 1993b).

Así, ciertos tipos de vegetación fueron estrictamente separados del Chaco, tales como la llamada 'Selva de Transición' (*sensu* Cabrera 1976) ubicada al oeste del Chaco en el piedemonte de las Sierras Subandinas del noroeste argentino y suroeste boliviano, para la cual se adoptó el más preciso nombre de 'Selva Pedemontana' (Prado 1995). Similarmente, hacia el extremo este del Chaco también se separaron los bosques de buena parte del llamado Chaco Húmedo o Chaco Oriental, que hasta ese entonces eran conocidos en Argentina por el nombre local de 'Monte Fuerte o Monte Mixto' (Morello et al., 1974; Lewis et al., 1994). Se los segregó bajo el nombre de 'Bosque Transicional Austro-Brasileño' (BTAB; Prado 1993b; Placci 1995; Maturó 2009). La temprana separación florística de estas dos comunidades en ambos extremos del Chaco, permitió comprender con más claridad, a posteriori, la verdadera naturaleza de los bosques secos estacionales de Sud América (Prado 2000).

#### LOS BOSQUES SECOS ESTACIONALES DE SUD AMÉRICA: SER O NO SER?

Llegado este punto, la pregunta es, entonces, ¿cuál es el patrón de distribución de las especies leñosas típicas pero *no endémicas* de la Provincia de las Caatingas? Para analizarlas, se individualizó y separó un determinado stock de especies leñosas de Caatingas (alrededor de 100 especies; Prado 1991), de las cuales se revisaron numerosos especímenes de reconocidos herbarios internacionales, cuya identificación fue corroborada por medio de las revisiones monográficas existentes. Posteriormente se elaboró un atlas de los mapas de distribución de estas especies (Prado & Gibbs 1993), en la búsqueda de patrones de distribución coincidentes; los mapas individuales fueron luego superpuestos, de modo de poder observar mejor dichos patrones. El resultado fue sorprendente; la mayoría de las especies leñosas no endémicas de Caatingas compartieron su distribución y hasta muchas de las localidades de colecta (incluso provenientes de colectores separados por siglos entre sí). Algunos ejemplos de especies con esas características distribucionales son las siguientes (Cuadro 2; Fig. 1, 2, 3 y 4):

**Cuadro 2:** Algunas de las especies leñosas que caracterizan a los bosques estacionalmente secos de Sud América

ANACARDIACEAE	<i>Astronium urundeuva</i> (Allemão) Engl. <i>Schinopsis brasiliensis</i> Engl.
APOCYNACEAE	<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll. Arg.
BIGNONIACEAE	<i>Handroanthus heptaphyllus</i> (Vell.) Mattos (= <i>Tabebuia heptaphylla</i> (Vell.) Toledo) <i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos (= <i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart. ex DC.) Standl.)
BORAGINACEAE	<i>Cordia americana</i> (L.) Gottschling & J.S. Mill. (= <i>Patagonula americana</i> L.) <i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.
CELTIDACEAE	<i>Celtis pubescens</i> (Kunth) Spreng.
COMBRETACEAE	<i>Terminalia triflora</i> (Griseb.) Lillo
FABACEAE	<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C. Sm. <i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan <i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong <i>Geoffroea spinosa</i> Jacq. <i>Gleditsia amorphoides</i> (Griseb.) Taub. <i>Pterogyne nitens</i> Tul. <i>Tipuana tipu</i> (Benth.) Kuntze
MELIACEAE	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.
NYCTAGINACEAE	<i>Pisonia zapallo</i> Griseb.
PHYTOLACCACEAE	<i>Phytolacca dioica</i> L.
POLYGONACEAE	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.
RUBIACEAE	<i>Calycophyllum multiflorum</i> Griseb.
ULMACEAE	<i>Phyllostylon rhamnoides</i> (J. Poiss.) Taub.

Se puede observar que hay un patrón general coincidente entre estas especies, aunque sea fragmentario. La especie más paradigmática del patrón de distribución resultó ser el árbol leguminoso *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan (Mimosoideae, Fabaceae), conocido como 'cebil' en Argentina, 'curupaú' en Paraguay y nordeste de Argentina, y como 'angico' en Brasil (Altschul 1964). Su distribución en Sud América se puede observar en la Fig. 5; los círculos negros indican especímenes realmente vistos y revisados, los círculos vacíos citas de especímenes revisados por Altschul (1964), y las estrellas los ejemplares de la variedad típica de la especie:



Figura 1: Mapa de distribución de *Ruprechtia laxiflora* (Polygonaceae).

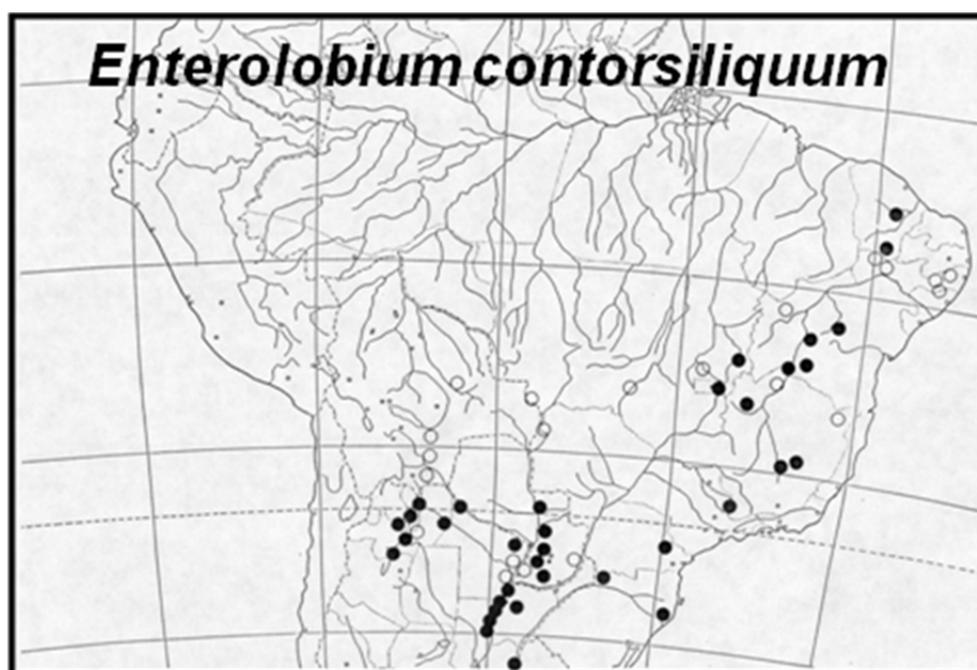


Figura 2: Mapa de distribución de *Enterolobium contorsiliquum* (Fabaceae).

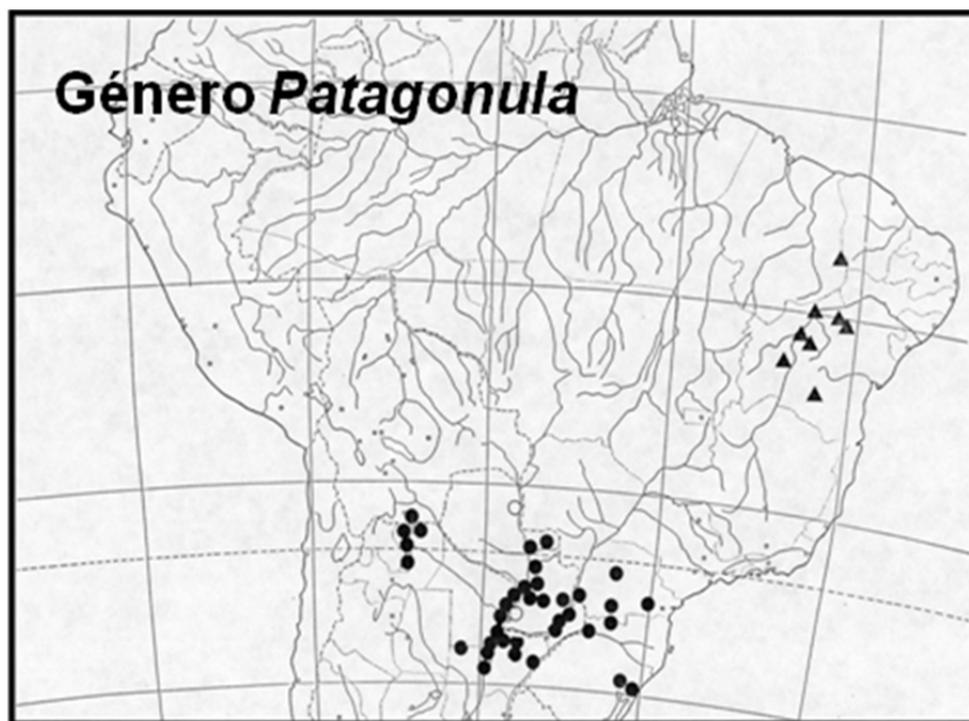


Figura 3: Mapa de distribución del género *Patagonula* (Boraginaceae); hoy sumergido en *Cordia*.

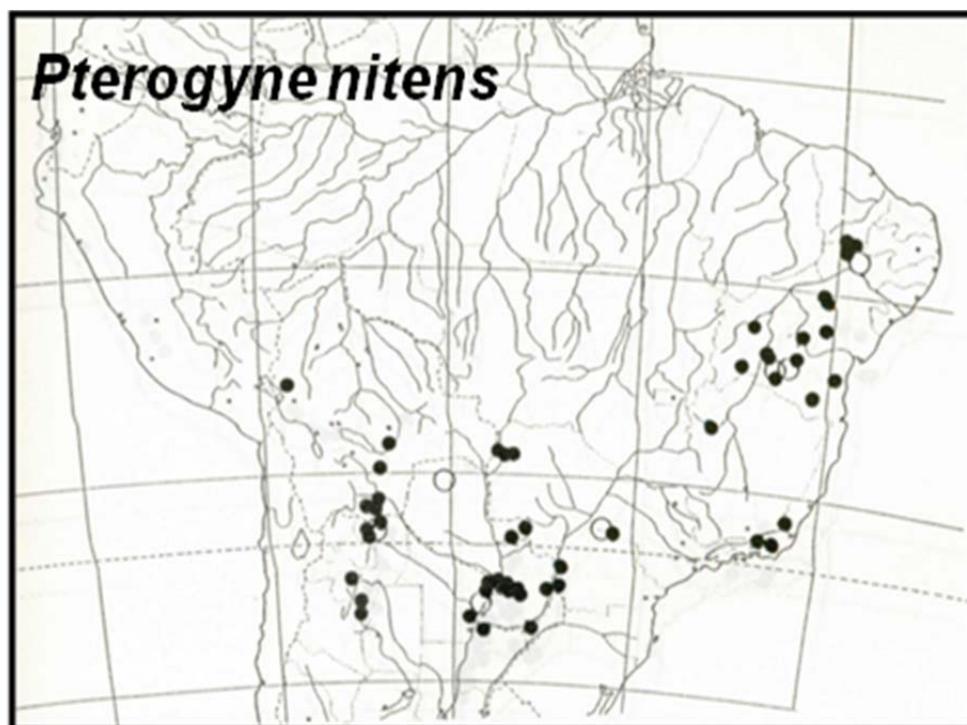


Figura 4: Mapa de distribución de *Pterogyne nitens* (Fabaceae).

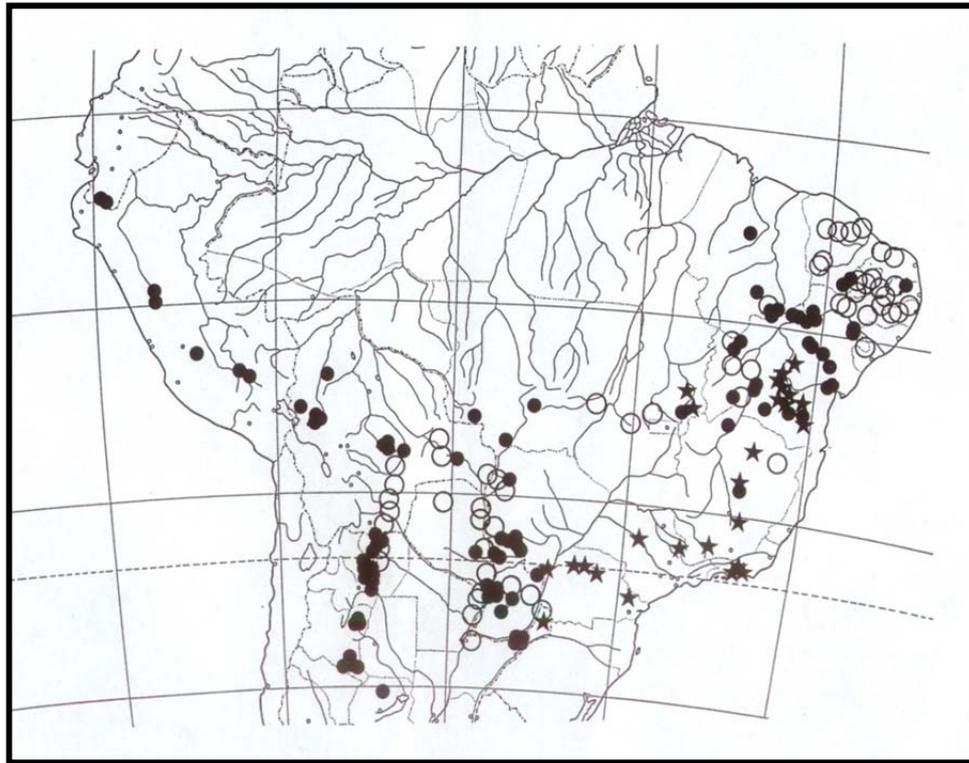
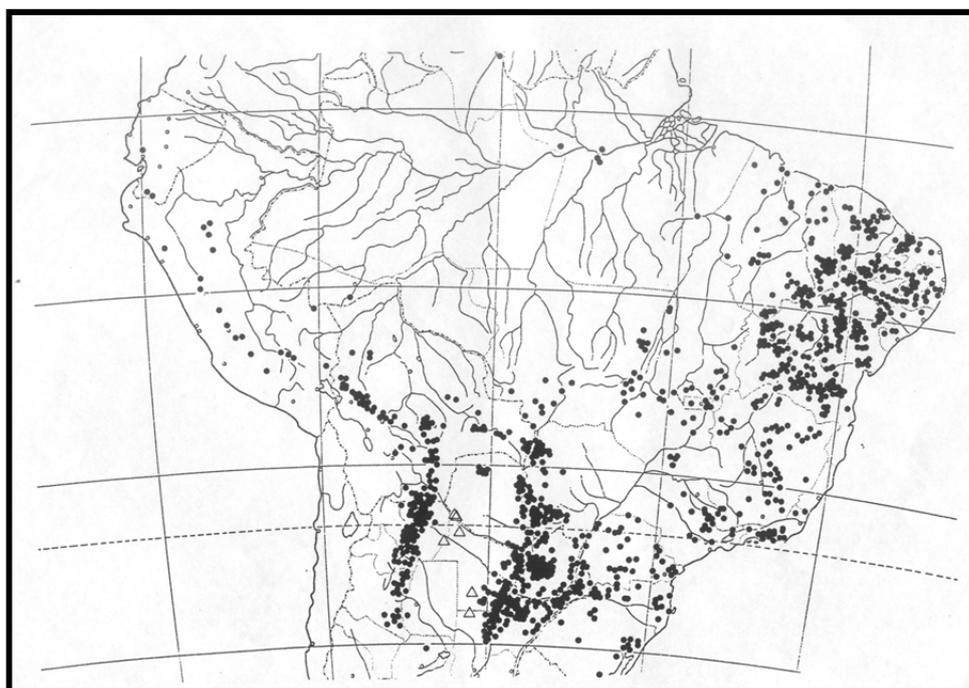


Figura 5: Mapa de distribución de *Anadenanthera colubrina* (Fabaceae).

La superposición de los mapas de distribución de numerosas especies leñosas típicas de Caatingas pero no endémicas, dio como resultado el patrón de más abajo (Fig. 6). Resulta claro también que precisamente estas especies se distribuyen como parte de los bosques conocidos hasta entonces como 'Selva de Transición' para el noroeste argentino y boliviano, los que en verdad no eran de transicionales sino que tenían entidad propia y especies y géneros endémicos. Lo mismo se observa para los BTAB del noreste de la Argentina y centro del Paraguay, lo cual ratifica la necesidad de su separación del Chaco s.s. por una parte, e indica además la presencia de una probable nueva entidad vegetacional en Sud América.

Es evidente entonces que existía en Sud América un tipo de vegetación que había pasado más o menos desapercibido: los **Bosques Secos Estacionales Neotropicales** o **BSEN** (también conocidos internacionalmente por la sigla inglesa SDTF). Estas unidades de vegetación estuvieron sumergidas en provincias o dominios fitogeográficos vecinos, y nunca fueron considerados una unidad en sí mismos, hasta la publicación del análisis de Prado (2000) sobre estos bosques hasta ese entonces olvidados. Consisten de ecosistemas arbóreos y/o arbustivos, con un canopy más o menos continuo, y mayoritariamente caducifolio. Las precipitaciones pueden oscilar desde 350 a 1000 mm/año, con una notable estación seca de 3 a 6 meses. Se asientan sobre suelos pedregosos fértiles, con un pH ligeramente ácido a alcalino (valor 6 ó mayor).



**Figura 6:** Mapa conjunto de distribución superpuesta de más de 60 especies leñosas no endémicas de Caatingas.

Se observa entonces que durante largas décadas del siglo XX los bosques secos estacionales de Sudamérica, al no presentar continuidad espacial, permanecieron sumergidos dentro de otras unidades vecinas de vegetación del continente, tales como el Chaco, las Yungas o dentro del Dominio Amazónico (v.g. Hueck 1972; Cabrera & Willink 1980). Sin embargo, a partir de los exhaustivos mapeos de distribución de las especies leñosas de dichos bosques estacionales sudamericanos (Prado, 1991), y apoyado además en técnicas de análisis numérico (PCA; Prado 2000) y análisis fitosociológico clásico, se reveló un patrón fitogeográfico altamente coincidente entre algunas de sus especies arbóreas. Este patrón común caracteriza a una serie de fragmentos de bosques que atraviesa el continente en forma de arco, extendiéndose desde las Caatingas del noreste brasileño hasta el sector ocupado por las antiguas misiones jesuíticas del Brasil, E de Paraguay y NE de Argentina, por la Chiquitanía boliviana, la Selva Pedemontana o Bosque Pedemontano Subandino del SW de Bolivia y NW de Argentina, y a lo largo de algunos valles secos interandinos de Bolivia y Perú (Prado 1991; Prado & Gibbs 1993; ver Fig. 7). Posteriormente se propuso establecer a esta distribución fragmentaria y disyunta de Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN) como un nuevo dominio fitogeográfico: el 'Dominio de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales', con el árbol *Anadenanthera colubrina* como su especie más emblemática (Prado 2000). Esto se basó fundamentalmente en que la semejanza florística de los BSEN entre sí, a pesar de su disyunción, es mayor que la de éstos con las unidades de vegetación que los rodean.

El concepto actual de los BSEN abarca tipos de vegetación leñosa correlacionados con una fuerte estacionalidad climática, con una estación seca bien definida pero de duración muy variable. En términos generales los BSEN son casi completamente deciduos durante la estación seca, se asientan sobre suelos fértiles con pH desde ligeramente ácido, neutro a algo alcalino. En estos dominan las *Fabaceae* (particularmente *Mimosoideae*), acompañadas por especies de las familias *Bignoniaceae* y *Anacardiaceae*, junto con *Euphorbiaceae*, *Capparaceae*, etc. Las flores suelen ser conspicuas, abren hacia el final de la estación seca y frecuentemente suelen formar propágulos anemófilos. El sotobosque presenta abundantes *Cactaceae* y *Bromeliaceae* y usualmente escasas gramíneas pero a la vez muchas *Malvaceae* y *Asteraceae*.

### LA TEORÍA DEL ARCO PLEISTOCÉNICO Y LA NAVAJA DE OCKHAM

La evidencia geomorfológica (Ab' Sáber 1977, 1982) permite postular que hubo vínculos físicos entre los fragmentos aislados de la formación durante los ciclos climáticos seco-frío y húmedo-cálido del Pleistoceno Superior, los que pudieron derivar en los nexos florísticos actuales. Por esto último se postuló la llamada 'Teoría del Arco Pleistocénico' -TAP (Prado & Gibbs 1993) que establece que los actuales fragmentos de los BSEN son remanentes de una distribución continua que habría tenido su máxima expresión en esa época geológica.

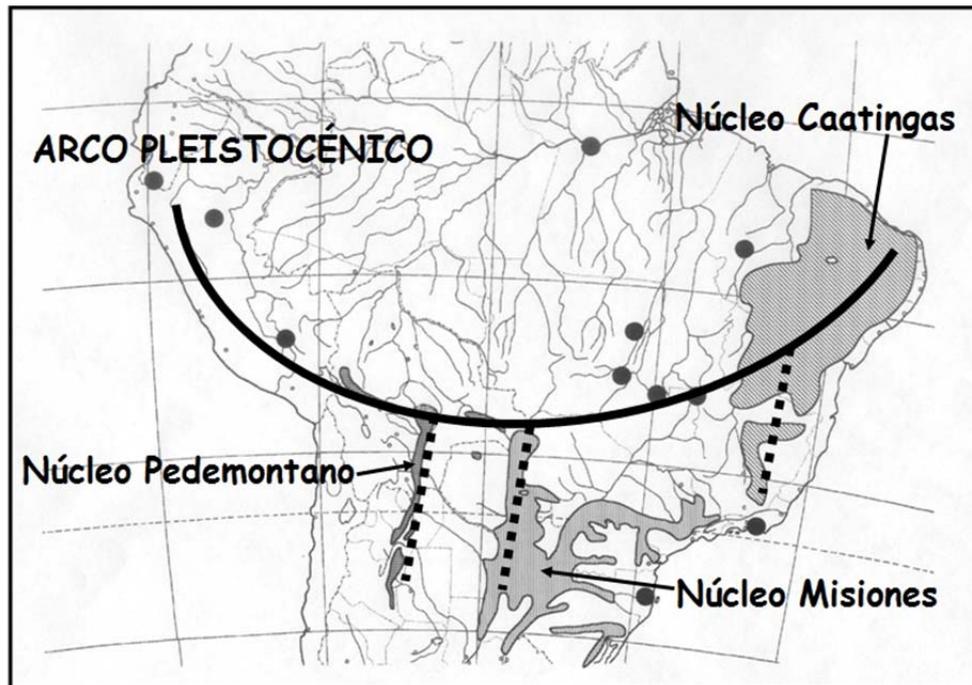
Lógicamente, se puede cuestionar el fenómeno de fragmentación histórica de estos bosques (v.g. vicariancia), y postular que este patrón de distribución pudo haber surgido por medio de los mecanismos naturales de dispersión a larga distancia (DLD). Sin embargo, resulta a todas luces más parsimonioso, siguiendo el principio de la Ley o Navaja de Ockham ("*Frustra fit per plura quod potest fieri per pauciora*"; Mautner 1997, p. 399), pensar en un único fenómeno de vicariancia, que decenas de fenómenos azarosos de DLD para un gran grupo de especies filogenéticamente muy distantes (Pennington et al., 2000). Así entonces, la distribución actual, disyunta y fragmentaria, de los BSEN de Sud América podría ser un vestigio de una formación continua de bosques semejantes a los modernos, con máxima expansión durante el Pleistoceno. La hipótesis del Arco Pleistocénico podría explicar de este modo la especiación alopátrica de leñosas de los BSEN, por la fragmentación del bosque ancestral similar. En un momento inicial de la teoría (Prado & Gibbs 1993), se postuló tentativamente que el fenómeno podría ser datado en el Último Máximo Glacial (LGM, según las siglas en inglés), es decir alrededor de 21.000 años atrás; sin embargo, los avances en los estudios filogenéticos y poblacionales con marcadores moleculares de especies de los BSEN (Pennington et al., 2004), parecen contradecir fuertemente este aspecto de la hipótesis.

Dentro del 'Arco Pleistocénico', se reconocen originalmente tres 'núcleos' de distribución: 1- 'Núcleo Caatingas', 2- 'Núcleo Misiones' y 3- 'Núcleo del Pedemonte Subandino', cada uno caracterizado por aspectos florísticos (existencia de algunas especies endémicas) y del sustrato (diferencias geológicas, geomorfológicas, etc.), pero que tienen en común la presencia –en mayor o menor frecuencia- de las especies características mencionadas más arriba (Cuadro 2).

El Núcleo Caatingas se expande en el nordeste semiárido del Brasil (Fig. 7), sobre extensas porciones de los estados de Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Bahia y sectores separados del valle de los ríos San Francisco y Jequitinhonha en Minas Gerais (Prado, 2003). Consiste de una planicie interplanáltica erosiva con frecuentes afloramientos rocosos y suelos con partículas muy gruesas a gruesas, y precipitaciones que disminuyen concéntricamente desde 1000 mm en la periferia hasta un mínimo de 250 mm en Patos (Paraíba). La vegetación de las Caatingas consiste de distintas facies de vegetación que varían desde afloramientos rocosos cubiertos sólo por Cactaceae y Bromeliaceae a bosques altos semidecíduos (Caatinga arbórea; Andrade-Lima 1981). Este núcleo se conecta con el siguiente, el Núcleo Misiones, a través de afloramientos rocosos calcáreos, en forma de pequeños morros distantes entre ellos, de pH neutro a alcalino en medio de los extendidos suelos rojos ferralíticos muy ácidos y con niveles tóxicos de aluminio de los Cerrados del centro brasileño.

El Núcleo Misiones se extiende a lo largo de la margen izquierda del Río Paraguay y parte del Alto Paraná, desde Mato Grosso do Sul en Brasil, buena parte del Paraguay Oriental y las provincias de Misiones, este de Formosa y norte de Corrientes en Argentina (Fig. 7), incluyendo también sectores linderos del Brasil tal como el alto valle del río Uruguay (Klein 1972). En algunas partes del Núcleo Misiones los BSEN se perciben en una forma menos clara, pues las especies indicadoras de bosques secos aquí forman parte de comunidades dominadas por leñosas provenientes de los Bosques Atlánticos del sur del Brasil (Rodríguez et al., 2009). El Núcleo Misiones se caracteriza también por la presencia de las especies *Astronium balansae* Engl. (Anacardiaceae), *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl. (Rutaceae), *Diatenopteryx sorbifolia* Radlk. (Sapindaceae), *Holocalyx balansae* Micheli (Fabaceae) y *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. (Fabaceae). Este núcleo se conecta con el siguiente por medio de los bosques secos de la Chiquitanía, a lo largo de las laderas de las Serranías de Santiago y Chiquitos hasta Santa Cruz de la Sierra en Bolivia, pero también por medio de enclaves aislados dentro de la llanura del Chaco Paraguayo, tal como la vegetación boscosa estacional de las laderas de los Cerros León (Ramella & Spichiger 1989) y Chovoreca (Navarro 2005).

Finalmente, el Núcleo del Pedemonte Subandino (Fig. 7) abarca fundamentalmente la angosta franja de la Selva Pedemontana (Prado 1995), el piso más inferior de lo que se conoce como la Provincia de las Yungas en el noroeste de Argentina y sureste de Bolivia (Cabrera & Willink 1980). Estos bosques estacionales se extienden meridionalmente al pie de las Sierras Subandinas, sobre terrenos rocosos fértiles y algo escarpados (previo a entrar en contacto directo con bosques y matorrales del Chaco Occidental) desde los 700 m a unos 1200 m s.n.m. Las Selvas Pedemontanas consisten de dos unidades esenciales: los bosques de 'palo blanco' (*Calycophyllum multiflorum* Griseb.) al norte y los de 'tipa' (*Tipuana tipu* (Benth.) Kuntze) y 'cebil' (*Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan var. *cebil*) más al sur (Prado 1995; Malizia et al., 2012).



**Figura 7:** Distribución del **Arco Pleistocénico** de BSEN del centro de Sud América. Se indican los tres principales núcleos de distribución de especies leñosas y suculentas de los bosques secos. Los puntos negros indican pequeños sectores con alta concentración de colectas de este tipo de especies, pero que no pudieron ser ratificados como núcleos verdaderos. Modificado de Prado (2000).

### BOSQUES, MOLÉCULAS Y LA FALSACIÓN DE LA TEORÍA

Esta nueva interpretación de los BSEN condujo a varias derivaciones científicas con impactos biogeográficos y paleobiogeográficos, sobre la evolución poblacional de algunas de sus especies con varios estudios recientes a nivel molecular (v.g. Caetano et al., 2008), y con impacto en otras ciencias (v.g. en Zoología, Werneck e Colli 2006). En los últimos años la teoría ha sido puesta a prueba; varios estudios han encontrado evidencia a favor de la TAP (por ejemplo López et al., 2006; Werneck e Colli 2006; Caetano et al., 2008), mientras que otros evidencia en contra (Mayle 2006; Werneck et al., 2011). Uno de los primeros trabajos en este sentido fue el Análisis Cladístico-Biogeográfico a partir de la obtención de filogenias de varios géneros con endemismos en áreas disjuntas de BSEN: *Ruprechtia*, *Pereskia*, *Loxopterigium*, *Chaetocalyx*, *Nissolia* (Pennington et al., 2004). Los resultados biogeográficos, en verdad, fueron equívocos y no definitivos, pero permitieron corroborar que para estos géneros la especiación en los fragmentos de BSEN fue anterior (Mioceno) o durante el Pleistoceno Inferior (Pennington et al., 2004). Como ya se dijo, este análisis permitió descartar el error de considerar la edad de estas fragmentaciones como correspondientes al LGM.

Esta conclusión se volvió a corroborar posteriormente por medio de modelado MAXENT (Werneck et al., 2011) empleando datos paleoclimáticos correspondientes a 6000 años atrás y para el LGM. Permitió además corroborar la estabilidad temporal y geográfica de los tres núcleos originales de la TAP durante esas épocas, a la vez que el propio modelado indica que la Chiquitanía habría sido

también otro núcleo de distribución contemporáneo con los otros tres. Adicionalmente, el modelado de Werneck et al. (2011) indica la presencia de corredores circun-amazónicos de ambientes favorables a los BSEN, en ajustada coincidencia con las hipótesis previas de rutas migratorias de los BSEN durante o antes del Pleistoceno (Prado 1991; 2003, p. 50).

Por otro lado, Saslis-Lagoudakis et al. (2008) mediante marcadores cloroplásticos y nucleares reconstruyeron la filogenia del género *Platymiscium* (*Fabaceae*) para el Neotrópico y encontraron que los tiempos de divergencia observados en el complejo *P. pubescens*, restringido a BSEN de Sud América, refuerzan la especiación pre-Pleistocénica en este bioma. También observaron que los nodos basales de los árboles filogenéticos resultantes muestran que los grandes grupos ocupan diferentes hábitats: unos adaptados a condiciones más secas y otros a climas más húmedos. Asumen entonces que el cambio de clima pudo haber promovido esa diversificación. Finalmente concluyen que los linajes adaptados a ambientes más secos son más antiguos y los de ambientes más húmedos habrían derivado de ellos, de modo tal que el género en cuestión habría surgido en los BSEN y luego se habría dispersado progresivamente hacia el norte hasta Centroamérica (Saslis-Lagoudakis et al., 2008). Otro trabajo molecular sobre leguminosas de los BSEN es el de Grabiele et al. (2012), en este caso sobre el género *Arachis* (*Fabaceae*). Los autores analizaron secuencias de ADN cloroplástico y nuclear ribosomal (5S rDNA) y confirmaron que el maní cultivado actual (*A. hypogaea*), que es tetraploide, se habría originado por cruzamiento de *A. duranensis* (2n) y *A. ipaensis* (2n) en la región de la Selva Pedemontana, uno de los núcleos de distribución de la TAP.

Sin embargo, son los enfoques de tipo *filogeográficos* los más indicados para entender el origen y mantenimiento de la biodiversidad y probar hipótesis biogeográficas, dado que su objetivo es el estudio de la historia distribucional de poblaciones de un determinado taxón, y en consecuencia de las áreas geográficas que ocupan. No obstante, y a pesar de la valiosa información que brindan los estudios de ese tipo y la elevada biodiversidad observada en el Neotrópico, en el período comprendido entre 1945 y 2013 sólo 157 especies de plantas de esa región han sido estudiadas filogeográficamente (Tinoco et al., 2015). Y el número de trabajos realizados es aún mucho menor si se tiene en cuenta sólo a aquellos taxones que se encuentran restringidos a los BSEN.

Se puede mencionar, por ejemplo, el trabajo de tesis doctoral de Caetano (2008) sobre *Geoffroea spinosa* (*Fabaceae*), en la cual se sugiere un fuerte vínculo filogenético entre las poblaciones de los BSEN más australes y los del nordeste del Brasil (Caatingas), postulando un escenario vicariante para explicar la particular distribución disyunta de esta especie en los BSEN. De forma similar, Caetano et al. (2008) analizaron dos espaciadores cloroplásticos y nueve microsatélites en muestras de distintas poblaciones de *Astronium urundeuva* (*Anacardiaceae*), e identificaron cinco haplotipos distribuidos en tres linajes a lo largo del Arco Pleistocénico: noreste, central y suroeste; estos autores sugieren procesos vicariantes y de progresiva divergencia así como la existencia de expansiones y contacto secundario de las poblaciones. Proveen de esta manera argumentos a favor de la existencia pretérita de una formación continua, ancestral en el sector sureste de Sudamérica.

Por otra parte, y como una suerte de imagen especular de las especies de los BSEN, Novaes et al. (2010) analizaron genéticamente poblaciones de *Plathymenia reticulata* (Fabaceae), un árbol distribuido en el Cerrado y la Mata Atlántica y no en los bosques secos. Hallaron 18 haplotipos, pertenecientes a ocho linajes o grupos. La región central del área de muestreo (norte de los estados brasileños de Minas Gerais y Goiás) mostró ser el lugar con mayor diversidad y antigüedad genética en sus poblaciones, por lo que se piensa en este lugar como centro de origen y diversificación, la cual habría comenzado a partir del Pleistoceno temprano hace aproximadamente 2.3 millones de años atrás. Esta especie habría reducido la superficie ocupada durante épocas secas y más frías y se habría expandido en épocas más favorables, húmedas y cálidas durante el Pleistoceno. En consecuencia, las fluctuaciones de este período habrían tenido influencia en la diversidad genética de sus poblaciones y habrían sido responsables del patrón filogenético observado en *P. reticulata* (Novaes et al., 2010).

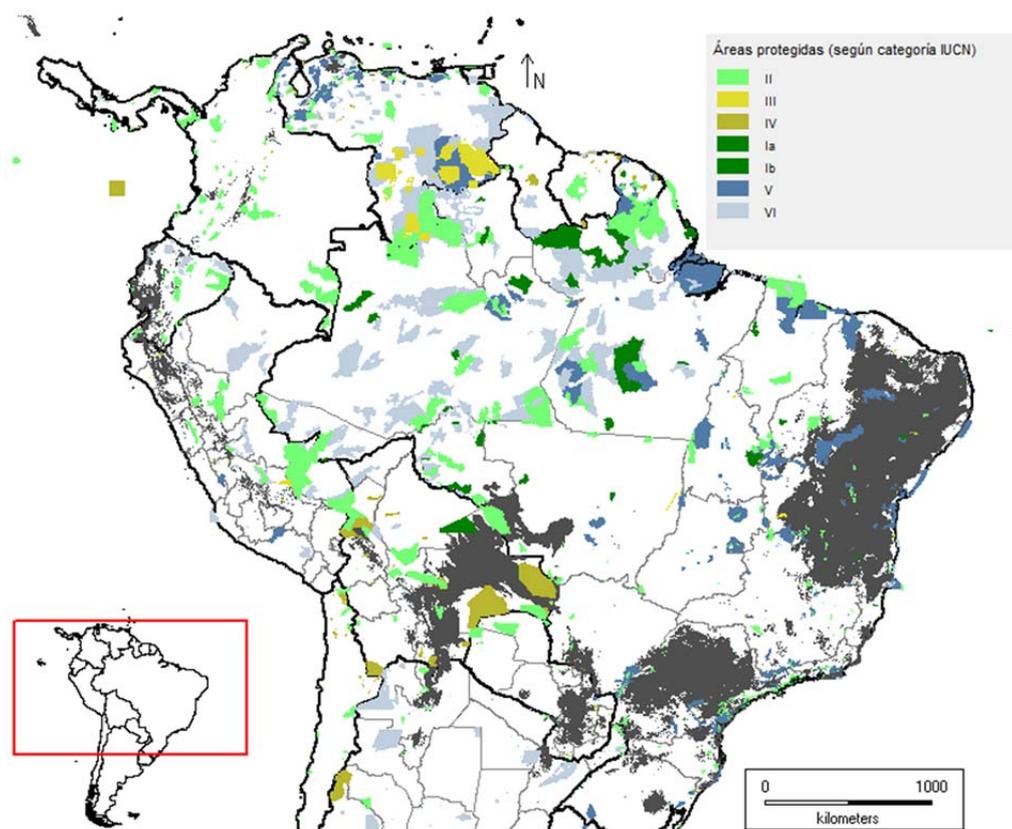
Más recientemente, Colevatti et al. (2012a) investigaron la historia demográfica de *Handroanthus impetiginosus* (Bignoniaceae) de poblaciones del centro de Brasil, mediante análisis combinado de secuencias de cloroplasto y núcleo y paleomodelado de la distribución de esta especie, considerada como una de las más características de los BSEN (ver Cuadro 2). Los resultados genéticos mostraron que la mayoría de las divergencias datan del Pleistoceno Temprano, y no encuentran evidencias de reducciones considerables en el tamaño poblacional. La simulación de escenarios por paleomodelado de distribución mostró que el patrón de diversidad para este taxón está en concordancia con una posible expansión de su distribución durante el último máximo glacial (LGM), aportando evidencia robusta para afirmar que la distribución actual de *H. impetiginosus* en los BSEN representa un relicto climático de una distribución mucho más amplia en el pasado. Un resultado muy similar al anterior encuentran Colevatti et al. (2012b) para *Tibouchina papyrus* (Melastomataceae).

Uno de los casos más interesantes es el del taxón paradigmático de los BSEN: *Anadenanthera colubrina* (Fabaceae), del cual aún no se cuenta con un estudio filogeográfico que abarque toda su distribución (Mogni et al., 2015). No obstante, Barrandeguy et al. (2014), Calonga-Solís et al. (2014) y Barrandeguy & García (2015) analizaron poblaciones de los núcleos Misiones y Pedemontano (por medio de regiones de ADN tanto cloroplásticas como nucleares) y realizaron las primeras aproximaciones filogeográficas y conclusiones parciales sobre la temática. Las poblaciones estudiadas hasta el momento muestran aislamiento geográfico genéticamente, aunque están históricamente relacionadas o conectadas entre sí. Debido a ello sostienen que las diferencias genéticas observadas serían producto de diferentes eventos históricos de expansión-fragmentación acontecidos a lo largo de la evolución de los BSEN en el norte de la Argentina.

## CONSERVACIÓN DE LOS BOSQUES SECOS

Los BSEN se ubican sobre suelos fértiles y de alto potencial agrícola, lo cual los pone en grave peligro de conservación. La simple comparación visual de las reservas reconocidas por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y del área geográfica de los BSEN en Sud América (ver Fig. 8) nos demuestra palmariamente la escasa superficie de BSEN realmente protegidos. En

estudios de diversidad genética de *Enterolobium contortisiliquum*, una especie típica de los BSEN sudamericanos (ver Cuadro 2), Moreira et al. (2015) encontraron que había mayor diversidad fuera de las reservas que dentro de las mismas. Esto pone en relieve la necesidad de realizar estudios previos antes de establecer reservas o áreas protegidas, ante el escenario actual de tan alta fragmentación de los bosques en general y de los BSEN en particular. En la mayoría de los estudios filogeográficos realizados (e.g. Collevatti et al., 2012a y b; Moreira et al., 2015) se concluye en que se deben poner máximos esfuerzos en conservar la mayor cantidad de linajes o clusters génicos para una especie determinada, por lo cual se deben conservar las áreas donde se encuentran estos linajes. De ese modo se conservará variabilidad génica, que es la fuente de la evolución y eventualmente de la preservación sostenible de las especies.



**Figura 8.** Mapa de áreas protegidas de Sud América (sólo reservas nacionales con categoría IUCN). En gris, las áreas de expansión del bioma BSEN (modificado de Särkinen et al., 2011). Las referencias del rincón superior derecho corresponden a las categorías UICN de manejo de reservas, desde las más estrictas (categoría Ia) a las más lábiles con manejo y uso sostenible de recursos naturales (categoría VI).

Cada núcleo de distribución de los BSEN debería estar adecuadamente representado en los planes de conservación de bosques secos. Algunos núcleos prácticamente no tienen áreas protegidas (ver Fig. 8), tales como el Núcleo Pedemontano Subandino y la Chiquitanía. También sería importante que se

conserven las áreas transicionales con otras regiones, como aquellas con el Chaco o el Cerrado, al igual que los sectores de BSEN en la periferia de las Caatingas (Linares-Palomino et al., 2011) o los enclaves de BSEN dentro de las sabanas del Cerrado o dentro de la ecorregión del Pantanal. Estos sectores aparentemente marginales también son deseables de ser conservados, ya que aseguran "corredores" de posible conexión entre los grandes núcleos disyuntos de los BSEN.

## EPÍLOGO

Los supuestamente 'fuertes' vínculos del Chaco vs. las Caatingas son casi inexistentes; se excluye por lo tanto a las Caatingas del Dominio Chaqueño y se las incluye en el nuevo 'Dominio de los Bosques Secos Estacionales de Sudamérica' (Prado 2000). Se establecieron patrones de distribución de especies de las formaciones boscosas estacionales a través de Sud América, que excluyen al Chaco s.s. Así se dio origen a la Teoría del Arco Pleistocénico, que permite explicar la especiación alopátrica de ciertas especies de organismos de los BSEN (Pennington et al., 2000). Los estudios moleculares de poblaciones de algunas especies leñosas de los BSEN parecen confirmar la Teoría del Arco Pleistocénico, pero se necesitan muchos más estudios. Más recientemente se realizó el mapa del bioma de los BSEN más preciso conocido (Särkinen et al., 2011), con un modelado BDM (Biome Distribution Modelling) en base a especímenes de herbario verificados de las leñosas críticas que caracterizan los BSEN (Cuadro 2; Fig. 8).

Existe una forma mucho más modesta de poner a prueba la TAP, pero tal vez igualmente efectiva. Todo este edificio teórico está basado en mapas de especímenes colectados antes de 1991. Veinticuatro años más tarde, Mogni et al. (2015) expandieron la base de datos de colectas a todo el universo posible de especímenes disponibles en medios electrónicos y en el Internet, para algunas especies selectas de Leguminosas de los BSEN; de algunas de ellas, hoy hay siete veces o más ejemplares coleccionados que en 1991. Si los patrones de distribución son verdaderos, las nuevas colectas no alterarán esencialmente el diseño del Arco Pleistocénico; contrariamente, si estas especies se hubieran distribuido al azar en virtud de DLD, con las nuevas colecciones y el formidable esfuerzo internacional de muestreo en todo Sud América, el patrón de la TAP se debería desdibujar y evidenciar otras tendencias. Sin embargo esto no ocurrió; el patrón de distribución del Arco se mantiene casi intacto y se observa claramente en los nuevos mapas hechos con nuevas técnicas y mayor precisión (Mogni et al., 2015).

## BIBLIOGRAFÍA

AB' SÁBER, A.N. 1974. O domínio morfoclimático semi-árido das caatingas brasileiras. *Geomorfologia*, São Paulo, 43: 1-39.

- AB' SÁBER, A.N. 1977. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos periodos glaciais quaternários. *Paleoclimas*, São Paulo, 3: 1-19.
- AB' SÁBER, A.N. 1982. The paleoclimate and paleoecology of Brazilian Amazonia. En: Prance, G. (ed.) *Biological diversification in the tropics*, Pp. 41–59. Columbia University Press, New York.
- ALTSCHUL, S. v. R. 1964. A taxonomic study of the genus *Anadenanthera*. *Contributions of the Gray Herbarium*, University of Harvard, 193: 1-65.
- ANDRADE-LIMA, D. 1954. Contribution to the study of the flora of Pernambuco, Brazil. Monografías. Universidade Rural de Pernambuco, Recife.
- ANDRADE-LIMA, D. 1964. Contribuição à dinâmica da flora do Brasil. *Arquivos do Instituto de Ciências da Terra*, Recife, 2: 15-20.
- ANDRADE-LIMA, D. 1967. Estudo crítico da nomenclatura fitogeográfica latino-americana. Anais do XV Congresso Nacional de Botânica, Porto Alegre, 1964 (ed. Sociedade Botânica do Brasil), pp. 211-219.
- ANDRADE-LIMA, D. 1981. The Caatingas dominium. *Revista brasileira de Botânica* 4: 149-163.
- ANDRADE-LIMA, D. 1982. Present-day forest refuges in northeastern Brazil. *Biological diversification in the tropics* (ed. by G. T. Prance), pp. 245-251. Columbia University Press, New York.
- BARRANDEGUY, M.E.; GARCÍA, M.V.; PRINZ, K.; RIVERA POMAR, R.; FINKELDEY, R. 2014. Genetic structure of disjunct Argentinean populations of the subtropical tree *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* (Fabaceae). *Plant Systematics and Evolution* 300: 1693–1705.
- BARRANDEGUY, M.E.; GARCÍA, M.V. 2015. Back to the future: Evidence of ancestral polymorphism in current populations of *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* by means of Population Graphs. *Plant Science Today* 2(2): 65-68.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1919. Essai sur les notions d'élément et de territoire phytogéographique. *Archives des Sciences Physiques et Naturelles*, 5e pér., 1: 497-512.
- CABRERA, A.L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. 2da ed. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. ACME S.A.C.I., Buenos Aires.
- CABRERA, A.L.; WILLINK, A. 1980. Biogeografía de América Latina. 2nd ed. Serie de Biología. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, DC.
- CAETANO, S. 2008. Insights on the history of Seasonally Dry Tropical Forests in South America: inferences from the genetic structure of the trees *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae) and *Geoffroea spinosa* (Fabaceae). PhD thesis, University of Geneva.
- CAETANO, S.; PRADO, D.E.; PENNINGTON, R.T.; BECK, S.G.; OLIVEIRA-FILHO, A.; SPICHTIGER, R.; NACIRI, Y. 2008. The history of Seasonally Dry Tropical Forests in eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). *Molecular Ecology* 17: 3147-3159.

- CALONGA SOLÍS, V.; BARRANDEGUY, M.E.; GARCÍA, M.V. 2014. Divergencia histórica en *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* (Leguminosae) analizando una región intrónica del ADN cloroplástico. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 49(4): 547-557.
- CASTELLANOS, A.; PÉREZ-MOREAU, R.A. 1944. Los tipos de vegetación de la República Argentina. *Monografías del Instituto de Estudios Geográficos*, Tucumán, 4: 1-154.
- COLLEVATTI, R.G.; TERRIBILE, L.C.; LIMA RIBEIRO, M.S.; NABOUT, J.C.; OLIVEIRA, G.; RANGEL, T.F.; RABELO, S.G.; DINIZ FILHO, J.A. 2012a. A coupled phylogeographical and species distribution modelling approach recovers the demographical history of a Neotropical seasonally dry forest tree species. *Molecular Ecology* 21(23): 5845-5863.
- COLLEVATTI, R.G.; DE CASTRO, T.G.; DE SOUZA LIMA, J.; DE CAMPOS TELLES, M.P. 2012b. Phylogeography of *Tibouchina papyrus* (Pohl) Toledo (*Melastomataceae*), an endangered tree species from rocky savannas, suggests bidirectional expansion due to climate cooling in the Pleistocene. *Ecology and Evolution* 2(5): 1024-1035.
- GALMARINI, A.; RAFFO DEL CAMPO, J. 1964. Rasgos fundamentales que caracterizan el clima de la región chaqueña. Consejo Nacional de Desarrollo, Publ. No 9, Buenos Aires.
- GRABIELE, M.; CHALUP, L.; ROBLEDO, G.; SEIJO, G. 2012. Genetic and geographic origin of domesticated peanut as evidenced by 5S rDNA and chloroplast DNA sequences. *Plant Systematics and Evolution* 298(6): 1151-1165.
- HUECK, K. (1972). As florestas da América do Sul. Ecologia, composição e importância econômica. Trad. H. Reichardt. Universidade de Brasília & Editora Polígono S.A., São Paulo.
- KLEIN, R.M. (1972). Arvores nativas da floresta subtropical do Alto Uruguai. *Sellowia* 24, 9-62.
- LEWIS, J.P.; CARNEVALE, N.J.; PIRE, E.F.; BOCCANELLI, S.I.; STOFELLA, S.L.; PRADO, D.E. 1985. Las comunidades halófilas del sureste de Santa Fe (Argentina). *Studia Oecologica* 6: 57-73.
- LEWIS, J.P.; PIRE, E.F.; VESPRINI, J.L. 1994. The mixed dense forest of the Southern Chaco. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco VIII. *Candollea* 49: 159-168.
- LINARES-PALOMINO, R.; OLIVEIRA-FILHO, A.T. ; PENNINGTON, R.T. 2011. Neotropical seasonally dry forests: Diversity, endemism, and biogeography of woody plants In: DIRZO, R., YOUNG, H.S., CEBALLOS, G. & MOONEY, H.A. (eds.) Seasonally Dry Tropical Forests. Ecology and Conservation, pp. 3-21. Washington: Island Press.
- LÓPEZ, R.; ALCÁZAR, D.; MACIA, M. 2006. The arid and dry plant formations of South America and their floristic connections: new data, new interpretation? *Darwiniana* 44: 18-31.
- MAYLE, F. 2006. The late Quaternary biogeographical history of South American Seasonally Dry Tropical Forests: insights from palaeo-ecological data. Pp. 395-416. En: R. Pennington, G. Lewis, J. Ratter, (eds.), Neotropical Savannas and Seasonally

Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography and Conservation. CRC Press Taylor & Francis Group, Boca Raton, 504 pp.

MALIZIA, L.; PACHECO, S.; BLUNDO, C.; BROWN, A.D. 2012. Caracterización altitudinal, uso y conservación de las Yungas Subtropicales de Argentina. *Ecosistemas* 21 (1-2): 53-73.

MATURO, H. 2009. Vegetación y posición fitogeográfica de la Reserva "El Bagual", Formosa, Argentina. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Rosario, Argentina. 113 pp.

MAUTNER, T. 1997. The Penguin Dictionary of Philosophy. Penguin Books, Suffolk, 641 pp.

MOGNI, V.Y.; OAKLEY, L.J.; PRADO, D.E. 2015. The distribution of woody legumes in neotropical dry forests: the Pleistocene Arc Theory 20 years on. *Edinburgh Journal of Botany* 72(1): 35-60.

MORELLO, J. 1958. La provincia fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana* 2: 5-155.

MORELLO, J.; ADÁMOLI, J. 1974. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Segunda parte: Vegetación y ambiente de la provincia del Chaco. Serie Fitogeográfica Nº 13. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires.

NAVARRO, G. 2005. Unidades de Vegetación de la Reserva de Biosfera del Chaco Paraguayo. En: Rumiz, D. & L. Villalba (eds) Unidades Ambientales de la Reserva de Biosfera del Chaco Paraguayo. Pp. 25-50. WCS Bolivia-F. DeSdelChaco.

NOVAES, R.M.L.; DE LEMOS FILHO, J.P.; RIBEIRO, R.A.; LOVATO, M.B. 2010. Phylogeography of *Plathymentia reticulata* (Leguminosae) reveals patterns of recent range expansion towards northeastern Brazil and southern Cerrados in Eastern Tropical South America. *Molecular Ecology* 19(5): 985-998.

PENNINGTON, R.; PRADO, D.E.; PENDRY, C. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273.

PENNINGTON, R.T.; LAVIN, M.; PRADO, D.E.; PENDRY, C.A.; PELL, S.; BUTTERWORTH, C. 2004. Historical climate change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, Series B* 359: 515-538.

PLACCI, L. 1995. Estructura y comportamiento fenológico en relación a un gradiente hídrico en bosques del este de Formosa. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales de La Plata, Argentina. 169 pp.

POPOLIZIO, E.; SERRA, P.Y.; HORTT, G.O. 1980. La clasificación taxonómica del Chaco. Bajos Submeridionales. Pp. 1-30. Centro de Geociencias Aplicadas, UNNE. Serie C, Investigación. Tomo 3, No 1, Resistencia.

PRADO, D.E. 1991. A critical evaluation of the floristic links between Chaco and Caatingas vegetation in South America. Ph. D. Thesis, University of St. Andrews, U.K. 283 pp.

- PRADO, D.E. 1993a. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco, V. *Candollea* 48 (1): 145-172.
- PRADO, D.E. 1993b. What is the Gran Chaco vegetation in South America? II. A redefinition. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco, VII. *Candollea* 48 (2): 615-629.
- PRADO, D.E. 1995. Selva pedemontana: contexto regional y lista florística de un ecosistema en peligro. Pp. 19-52. En: Brown, A. & H. Grau (eds), Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña. L.I.E.Y. (UNT)/Proyecto de Desarrollo Agroforestal, Tucumán, Argentina.
- PRADO, D.E. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystem to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany* 57 (3): 437-461.
- PRADO, D.E. 2003. As Caatingas da América do Sul. Pp. 3-73. En: Leal, I., M. Tabarelli & J. Silva (eds), Ecologia e Biogeografia da Caatinga. Recife, Universidade Federal de Pernambuco, CNPq.
- PRADO, D.E.; GIBBS, P.E. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forest of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902-927.
- PROHASKA, F. J. 1959. El polo de calor de América del Sur. *IDIA* 141: 27-30.
- QUEIROZ, L.P. 2006. The Brazilian Caatinga: phytogeographical patterns inferred from distribution data of the Leguminosae. In: PENNINGTON, R.T., LEWIS, G.P. & RATTER, J.A. (Eds.), Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. Plant Diversity, Biogeography, and Conservation, pp. 121-157. Boca Raton: CRC Press.
- RAMELLA, R.; SPICHIGER, R. 1989. Interpretación preliminar del medio físico y de la vegetación del Chaco Boreal. Contribución al estudio de la flora y de la vegetación del Chaco I. *Candollea* 44: 639-680.
- RIZZINI, C.T. (1979). Tratado de Fitogeografia do Brasil. HUCITEC, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- RODRÍGUEZ, M; CARDOZO, A.; CRIVELLO, J.; PERCUOCO, C. 2009. Estructura y Dinámica de una población de *Calophyllum brasiliense* Cambess. (*Clusiaceae*) en la Selva Ribereña del Sur de Misiones y Nordeste de Corrientes, Informe de Avance. CIDET, UNAM. Posadas, Argentina. 23 pp.
- SÄRKINEN, T.; IGANCI, J.R.V.; LINARES-PALOMINO, R.; SIMON, M.F.; PRADO, D.E. 2011. Forgotten forests - issues and prospects in biome mapping using Seasonally Dry Tropical Forests as a case study. *BMC Ecology* 11: 27.
- SASLIS-LAGOUDAKIS, C.; CHASE, M.W.; ROBINSON, D.N.; RUSSELL, S.J.; KLITGAARD, B.B. 2008. Phylogenetics of neotropical *Platymiscium* (Leguminosae: *Dalbergieae*): systematics, divergence times, and biogeography inferred from nuclear ribosomal and plastid DNA sequence data. *American Journal of Botany* 95(10): 1270-1286.

SMITH, A.C.; JOHNSTON, I.M. 1945. A phytogeographic sketch of Latin America. En: *Plants and Plant Science in Latin America* (ed. by F. Verdoorn), pp. 11-18. Waltham, Mass.,USA.

TAKHTAJAN, A.L. 1986. *Floristic Regions of the World*. Translated by T.J. Crovello. University of California Press, Berkeley.

TINOCO, C.F.; LIMA, N.E.; LIMA-RIBEIRO, M.S.; COLLEVATTI, R.G. 2015. Research and partnerships in studies on population genetics of Neotropical plants: A scientometric evaluation. *Biochemical Systematics and Ecology* 61: 357-365.

VOGT, C. 2014. Halophytenvegetation im Chaco Boreal, Paraguay-Pflanzengeographie, Ökologie und Dynamik in Zeiten des Klima- und Landnutzungswandels. PhD Thesis. Georg-August-Universität Göttingen, Göttingen.

WERNECK, F.P.; COLLI, G.R. 2006. The lizard assemblage from Seasonally Dry Tropical Forest enclaves in the Cerrado biome, Brazil, and its association with the Pleistocenic Arc. *Journal of Biogeography* 33: 1983–1992.

WERNECK, F.P.; COSTA, G.C.; COLLI, G.R.; PRADO, D.E.; SITES Jr., J.W. 2011. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology & Biogeography* 20: 272–288.

Contato com o autor: [dprado@unr.edu.ar](mailto:dprado@unr.edu.ar)

Recebido em: 07/08/2015

Aprovado em: 06/12/2015