

La vida vegetal en hábitats extremos: plantas de afloramientos rocosos

Plant life in extreme environments: rock outcrops plants

ARK-CAICYT: <http://id.caicyt.gov.ar/ark:/s26182734/tyoct8xw4>

Juan José Cantero^{1,2*} ; César Omar Núñez¹ ; Jorge Sfragulla³ ; Andrea Amuchástegui¹ ; José Mulko¹ ; Aldo Bonalumi³ ; Sebastián Rodolfo Zeballos² ; Guillermo Funes² ; Gustavo Re⁴  y Marcelo Rubén Cabido² 

- 1- Departamento de Biología Agrícola, Facultad de Agronomía y Veterinaria. Universidad Nacional de Río Cuarto.
- 2- Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET-UNC)
- 3- Secretaría de Minería, Provincia de Córdoba
- 4- Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba

Resumen. Los afloramientos rocosos, el hábitat natural de las plantas rupícolas, son superficies geomorfológicas reconocidas en diferentes ecorregiones del mundo como importantes centros de diversidad con comunidades únicas, niveles importantes de endemismos y presencia de especies raras. Proveen beneficios ecosistémicos de extrema relevancia para el mantenimiento de la calidad ambiental tales como la recarga y almacenamiento del agua, la regulación climática, secuestro del carbono, soporte de la fauna silvestre, entre otros. Los afloramientos influyen en la composición y diversidad de los patrones de vegetación regional. Son ambientes extremos para la vida de las plantas por los diferentes tipos de estrés que allí ocurren, hídrico, térmico, lumínico y de nutrientes, con sus múltiples interacciones. El espacio para el anclaje y crecimiento de las raíces y la muy baja disponibilidad hídrica de los micrositos, son los factores limitantes preponderantes. La especificidad de asociación con las características geoquímicas del sustrato rocoso es frecuente en varias de estas especies rupícolas. Muchos afloramientos son foco de aprovechamiento minero que suele degradarlos. Para poder conservar afloramientos rocosos y su flora asociada es imprescindible conocer esta geodiversidad. Con este fin se presenta una revisión de los principales antecedentes sobre la vida vegetal en las rocas y se la ilustra con fotografías de 94 especies de plantas con flores que crecen en afloramientos carbonáticos de las Sierras de Córdoba (Argentina).

Palabras clave: Afloramientos rocosos, plantas, rupícolas, diversidad, flora

Artículo recibido: 8 de noviembre de 2021

Artículo aceptado: 25 de noviembre de 2021

***Autor para correspondencia:** Juan José Cantero. Departamento de Biología Agrícola, Facultad de Agronomía y Veterinaria, UNRC, Ruta Nacional 36, Km. 601, C.P. X5804BYA, Río Cuarto, Córdoba, Argentina. E-mail juanjocantero@gmail.com

Abstract. Rock outcrops, the natural habitat of rupicolous plants, are geomorphological surfaces recognized in different ecoregions of the world as important centers of diversity with unique communities, significant levels of endemism and the presence of rare species. They provide extremely relevant ecosystem benefits for the maintenance of environmental quality, such as water recharge and storage, climate regulation, carbon sequestration, protection of wildlife, among others. Outcrops influence the composition and diversity of regional vegetation patterns. They provide conditions for plant life under extreme environments due to the different types of stress that occur in this habitat (hydric, thermal, light and nutrient, with their multiple interactions). Space for anchorage and growth of roots as well as very low water availability of the microsites are among the major limiting factors that are difficult to overcome. The specificity of association with the geochemical features of the rocky substrate is frequent in several of these rupicolous species. Many outcrops are prone to mining exploitation and, consequently, to eventual degradation. In order to preserve rocky outcrops and their associated flora, it is essential to know more about their geodiversity. To this end, a review of plant life in rocks is presented and illustrated with photographs of 94 species of flowering plants that grow in carbonate outcrops of Sierras de Córdoba, Argentina.

Key words: Rock outcrops, plants, rupicolous, diversity, flora

INTRODUCCIÓN

Las montañas tienen un papel incuestionable como reservorios de la diversidad regional y global (Burke, 2002 a-b) debido a que combinan distribuciones discontinuas con variaciones edafo-climáticas resultantes de los gradientes altitudinales (Jacobi *et al.*, 2007). Dentro de las regiones montañosas, los afloramientos rocosos (Figura 1) constituyen hábitats particularmente importantes desde el punto de vista de conservación de la biodiversidad por la riqueza de sus endemismos (Figura 2), la presencia de especies raras y su valor como refugio de especies amenazadas (Wardle, 1991; Rogers y Walter, 2002; Burke *et al.*, 2003; Hunter, 2003; Wisser y Buxton, 2009; Esgario *et al.*, 2009; Sadler y Bradfield, 2010). Estos roquedales son al mismo tiempo hábitats extremos para la vida vegetal y pueden proporcionar escenarios privilegiados para examinar los factores y mecanismos que impulsan los procesos evolutivos. Algunas de las primeras pruebas de la evolución adaptativa de las plantas provienen de estu-

dios de especies que crecen en hábitats extremos, como afloramientos de rocas ultramáficas –serpentinitas- (Rajakaruna *et al.*, 2014). Los organismos en ambientes extremos tienen ya sea genotipos ampliamente tolerantes a condiciones ambientales de amplio rango o son especialistas del hábitat adaptados a los factores estresantes bióticos y abióticos particulares que caracterizan estos sitios (O’Dell y Rajakaruna, 2011; Von Wettberg, *et al.* 2014). El conocimiento de las especies que allí crecen seguido de estudios sobre su autoecología, son prerrequisitos para poder generar acciones serias de conservación (Smith y Cleef, 1988; Alves y Kolbek, 1994; Porembski *et al.*, 1994; Giuletti *et al.*, 1997; Michelangeli, 2000).

En este trabajo se presenta una revisión sobre los principales aspectos de las relaciones entre la geología y las plantas y se la documenta e ilustra con 94 especies rupícolas representativas de la flora vascular de rocas carbonáticas de las Sierras de Córdoba, Argentina.



Figura 1. Afloramiento de rocas carbonáticas y matriz circundante de migmatitas (Sagrada Familia, Córdoba).



Figura 2. *Mimosa cordobensis* (Fabaceae), especie endémica de Córdoba (alrededores de Capilla del Monte, Córdoba)

Las Montañas: espacios megadiversos

Las montañas son regiones topográficamente complejas y sistemas intrínsecamente inestables, que experimentan cambios sustanciales en respuesta a los procesos tectónicos, a la erosión y al clima, incluso a escalas de tiempo geológicamente cortas. La interacción entre los diferentes sustratos de las montañas, las formas de vida de las plantas y los sistemas climáticos, determina hábitats muy diversos (Fjeldså *et al.*, 2012; Antonelli *et al.*, 2018; Badgley *et al.*, 2017; Rahbek *et al.*, 2020).

Estos entornos de las montañas son transitorios y sus cambios continuos promueven la adaptación evolutiva de las especies a esas condiciones cambiantes, a su aislamiento y, en consecuencia, a la diferenciación de sus poblaciones. Tales procesos biológicos

crean un equilibrio dinámico entre la especiación y la extinción, en el que las montañas pueden calificarse como ‘cunas’ (áreas de origen especialmente rápido de especies), ‘museos’ (áreas de persistencia especialmente a largo plazo de especies) y ‘tumbas’ (áreas con tasas de extinción especialmente altas) (Rangel *et al.*, 2018).

Los altos niveles de riqueza y endemidad de especies en la mayoría de las montañas del planeta, reflejan, por lo tanto, una mayor tasa de especiación, coexistencia y persistencia de linajes con distintas trayectorias evolutivas (Rahbek *et al.*, 2020) (Figura 3). La dinámica geológica es un impulsor clave de estos procesos evolutivos, con influencia en la acumulación (y a veces en la disminución), de la biodiversidad de las montañas (Rangel *et al.*, 2018).

Orogenia, creando nuevas especies durante millones de años

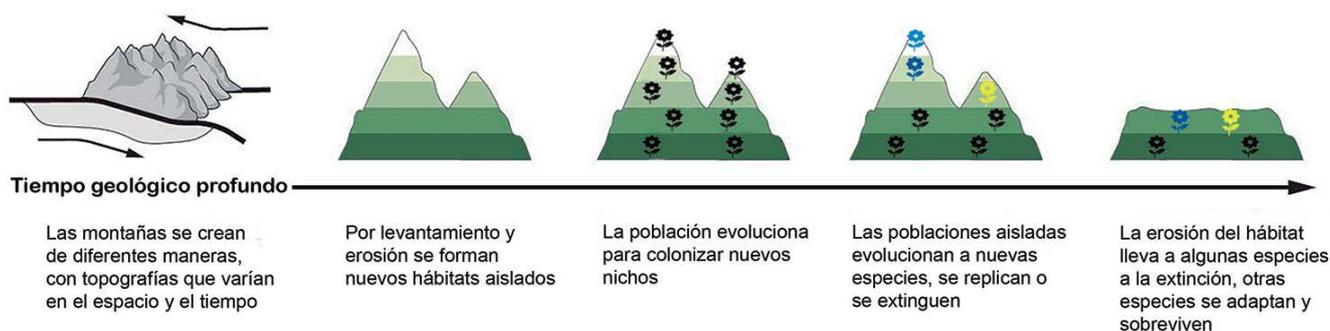


Figura 3. Vista esquemática de la relación entre la dinámica orogénica y acumulación de la biodiversidad en cadenas de montañas a lo largo de millones de años, reflejando los entornos cambiantes aislados y la adaptación a largo plazo de las especies que colonizan estos nuevos hábitats (adaptado de Rahbek *et al.*, 2020).

A lo largo del tiempo, la diversificación de especies en los paisajes montañosos se ha visto afectada por eventos orogénicos, en el contexto de los procesos de tectónica de placas, y por cambios en la temperatura global. Los procesos evolutivos asociados con la historia del clima, los procesos orogénicos y la composición geológica de las regiones montañosas dan forma a los patrones geográficos a gran escala de la diversidad actual de especies (Rahbek *et al.*, 2020).

Las montañas son focos de especiación, influenciados por la dinámica geológica y climática a lo largo del tiempo profundo. Las montañas pueden formarse tanto durante la compresión como durante el estiramiento de la litosfera. La orogenia -construcción de montañas- típicamente incluye el apilamiento tectónico de dominios de la litosfera de diversa edad, origen y composición -incluido el fondo del océano elevado-, el emplazamiento de cuerpos magmáticos intrusivos y la construcción de estructuras volcánicas superficiales. Las montañas son, pues, regiones litológica y topográficamente heterogéneas (Hoorn *et al.*, 2010; Eronen *et al.*, 2015; Favre *et al.*, 2015). Las radiaciones evolutivas de las especies se asocian a menudo con fases de elevación activa, lo que sugiere que los procesos orogénicos desempeñan un papel en la conducción de la diversificación, principalmente a través de la formación recurrente, la conectividad, y desaparición de hábitats dentro de las cadenas montañosas (Craw *et al.*, 2016).

La dinámica orogénica, incluida la elevación de la superficie y la formación de cuencas intermontanas y la erosión subsiguiente, crea cambios en las cuencas hidrográficas, los flujos de los ríos y los flujos de nutrientes. Estos procesos cambian la composición del suelo y los niveles de nutrientes, impulsando la adaptación de la biota a los nuevos tipos de hábitats. La especiación en las plantas, por ejemplo, a menudo refleja adaptaciones a la geoquímica y mineralogía particulares del sustrato (Antonelli *et al.*, 2018). La formación de montañas también afecta el clima local, creando zonas de lluvia o neblina persistente, con un fuerte efecto filtrante en las comunidades biológicas.

Durante largos períodos de tiempo, las condiciones topográficas y geológicas modifican las tasas y propiedades de cuatro procesos clave que determinan la distribución y diversidad de la vida en la Tierra: especiación, dispersión, persistencia y extinción. El impacto de las regiones montañosas sobre la biodiversidad se extiende mucho más allá de sus límites topográficos y, a menudo, afecta a biotas continentales enteras. La influencia de cadenas montañosas

específicas en la biodiversidad de regiones más amplias y continentes enteros depende de su ubicación geográfica, orientación espacial, contexto biótico local e historia, y tal influencia probablemente sea diferente según los grupos taxonómicos (Rahbek *et al.*, 2020).

Los sustratos de las montañas generalmente difieren sustancialmente de los sustratos de las tierras bajas circundantes, que frecuentemente están dominadas por materiales erosionados derivados de las montañas y depositados en valles y llanuras. La composición de minerales y los niveles de nutrientes en el suelo afectan la fisiología de las plantas, la composición de la vegetación, la productividad primaria y, en consecuencia, la diversidad de especies (Fjeldså *et al.*, 2012; Antonelli *et al.*, 2018; Badgley *et al.*, 2017).

Las regiones montañosas con un alto nivel de heterogeneidad geológica se asocian usualmente con niveles más altos de diversidad de plantas y de formas endémicas locales, es decir que la heterogeneidad geológica y edáfica afecta la biodiversidad (Figura 4). (Hjort y Luoto, 2010; Gray, 2013; Brilha, 2018; Hjort, *et al.*, 2015; Bailey, *et al.*, 2017).



Figura 4. *Physaria lateralis* (Brassicaceae) creciendo en rocas sedimentarias con carbonato de calcio (Copacabana, Córdoba).

La geología y la biología están fuertemente entrelazadas. Hay variables geológicas específicas que son biológicamente relevantes y al mismo tiempo existen efectos topográficos que interactúan con los geoquímicos. Finalmente, todos estos procesos, participan a diferentes escalas temporales y espaciales y configuran los patrones actuales de la biodiversidad. (Beier *et al.*, 2015a-b; Brilha *et al.*, 2018).

Geodiversidad y biodiversidad

La biodiversidad incluye las características, variedad y abundancia de plantas, animales y otros organismos, incluyendo especies y variedades genéticas (Díaz *et al.*, 2018). La pérdida de biodiversidad es uno de los mayores desafíos relacionados con el llamado cambio global y con la dinámica de las prácticas de apropiación del territorio, es decir, con el cambio en el uso de la tierra (Díaz *et al.*, 2018). Se han llevado a cabo múltiples acciones de conservación tanto a nivel local como global, pero a pesar de algunos éxitos localizados, la tasa de pérdida de biodiversidad no se está desacelerando (Cáceres *et al.*, 2016).

En la planificación y gestión de la conservación de la naturaleza, además de la biodiversidad, cada vez se tiene más en cuenta la importancia de la geodiversidad. Gray (2004) introdujo el término *Geodiversidad*, para hacer referencia a la variedad de ambientes geológicos, procesos y fenómenos, que originan paisajes, rocas, suelos y fósiles y que proveen el sustrato para la vida en la Tierra. La Geodiversidad *sensu stricto* refleja la distribución y densidad de diferentes tipos de rocas y los procesos geológicos que las forman. En general, los resultados de diferentes meta-análisis a escala planetaria muestran que Geodiversidad y Biodiversidad se relacionan de forma positiva (Murray *et al.*, 2013).

La geodiversidad, que hace referencia a la variedad de características y procesos abióticos de la superficie de la tierra y el subsuelo, es muy importante para mantener el funcionamiento de los ecosistemas y el de sus beneficios para la humanidad (Hjort y Luoto, 2010; Gray, 2013; Hjort, *et al.*, 2015; Bailey, *et al.*, 2017). En general, las áreas con alta geodiversidad sustentan también una alta biodiversidad (Beier *et al.*, 2015a-b; Lundholm, 2009; Parks y Mulligan, 2010; Bailey *et al.*, 2017; Brilha *et al.*, 2018). Es bien conocido que las regiones montañosas con un alto nivel de heterogeneidad geológica poseen niveles altos de recambio espacial de especies vegetales y de endemismos locales (Rahbek *et al.*, 2020).

Estudios recientes han explorado los vínculos entre la geodiversidad y la biodiversidad a escala de paisaje (Bailey *et al.*, 2017; 2018, Hjort *et al.*, 2012; Jačková y Romportl, 2008; Najwer *et al.*, 2016; Tukiainen *et al.*, 2017) y han demostrado que la geodiversidad permite explicar los patrones espaciales de la biodiversidad (Jedicke, 2001; Jačková y Romportl, 2008; Parks y Mulligan, 2010; Najwer, *et al.*, 2016; Tukiainen *et al.*, 2019).

La geodiversidad no solo es fundante de la diversidad biológica -porque los organismos dependen de

los componentes abióticos de su ambiente-, sino que también podría usarse como un sustituto alternativo para la conservación de la biodiversidad (Beier, *et al.*, 2015a-b; Sharples, 1995; Dufour *et al.*, 2006; Knudson *et al.*, 2018).

Aunque los fundamentos teóricos de la relación geodiversidad/biodiversidad y sus implicancias para la conservación están bien establecidos (Schrodt, *et al.*, 2019), solo unos pocos estudios empíricos han probado esta relación (Dufour *et al.*, 2006; Toivainen, *et al.*, 2019) y se requieren más investigaciones basadas en métodos cuantitativos (Alahuhta *et al.*, 2020).

Las características geomorfológicas, hidrológicas, geológicas y pedológicas incorporan implícitamente la variabilidad abiótica local y los procesos que son relevantes para el establecimiento y la persistencia de especies vegetales (Anderson *et al.*, 1999; Tukiainen *et al.*, 2016) y se considera que tienen una influencia importante en la riqueza de especies a través de la disponibilidad de recursos locales, la diversidad de hábitats y la variedad de nichos (Albano, 2015; Bétard, 2013; Dufour *et al.*, 2006; Hjort *et al.*, 2015).

La geodiversidad comprende a las dimensiones más importantes de la heterogeneidad ambiental, tiene vínculos directos con la riqueza de especies y por ello puede aportar a la explicación de los modelos de patrones de diversidad y riqueza de especies de plantas vasculares (Stein *et al.*, 2014). En ese sentido, una hipótesis de larga data en biogeografía es que la riqueza de especies está controlada en gran medida por la heterogeneidad del hábitat (Rosenzweig, 1995; Nichols *et al.*, 1998).

Los patrones generales de diversidad de plantas vasculares en el paisaje son una función de la biodiversidad y la geodiversidad (Mutke y Barthlott 2005). A medida que aumenta la geodiversidad, también aumenta el número de dimensiones de nicho asociados con la distribución de los organismos (Silvertown, 2004). En las escalas pequeñas, la geodiversidad es el predictor que más contribuye a explicar la riqueza de especies (Willis y Whittaker, 2002), mientras que en las escalas grandes las variables climáticas son más importantes (Hjort *et al.*, 2012; Bailey *et al.*, 2017). De todos los elementos de la geodiversidad (Bailey *et al.*, 2017), la geología define los ambientes disponibles, determina la ubicación de hábitats clave y estimula la diversificación de la flora (Kruckeberg, 2002).

En las escalas espaciales locales, la geodiversidad contribuye más que cualquier otro tipo de predictor en la explicación de la riqueza de plantas, mientras

que, en escalas regionales más grandes, las variables climáticas se hacen más importantes. Con respecto a los componentes individuales de la geodiversidad, tanto la tipología geoquímica de las rocas aflorantes como sus características estructurales tienen un papel fundamental en la determinación de la composición de la flora que crece en ellas, conocida como flora rupícola (Cantero *et al.*, 2021).

Geología y vegetación entrelazadas

La geología (ej., el tipo de roca) y los procesos geológicos (ej., la meteorización) contribuyen a la disponibilidad de recursos importantes para las plantas al proporcionarles un sustrato y nutrientes (Bailey *et al.*, 2017); además, los diferentes tipos de rocas y depósitos superficiales aumentan la heterogeneidad ambiental y el número de hábitats diferentes en un área (Moser *et al.*, 2005; Hjort *et al.*, 2012, 2015).

La estructura y diversidad de las comunidades vegetales está controlada por varios factores y entre los que operan en conjunto con las interacciones bióticas (competencia, depredación, etc.), se encuentran los mecanismos abióticos que dan forma a la diversidad y distribución de especies (Burgess *et al.*, 2009). La heterogeneidad espacial y temporal del ambiente físico también juega un papel clave en la estructuración de la composición de las comunidades vegetales. Uno de esos mecanismos que influye en la diversidad vegetal es la estructura fundamental y la geoquímica de los materiales originales, es decir la geodiversidad subyacente.

La importancia de la heterogeneidad geológica puede ser generalizada, pero la influencia de tipos particulares de rocas subyacentes probablemente dependa de la escala regional y muchos estudios corroboran esta observación (Pope *et al.*, 2010; Naqinezhad y Esmailpoor, 2017).

Karger *et al.*, (2020) encontraron que varios tipos de roca subyacente, granito, laterita, piedra caliza y arenisca eran impulsores importantes de la riqueza de especies locales en la región florística del Cabo (África). La alta diversidad en la mayoría de las montañas tropicales está estrechamente relacionada con la geología del lecho rocoso, en particular, las áreas que comprenden litologías máficas y ultramáficas, tipos de rocas ricas en magnesio y pobres en fosfato que presentan requisitos especiales para la fisiología vegetal (Rahbek, *et al.*, 2020).

Durante mucho tiempo se ha considerado que el tipo de roca subyacente es fundamental para deter-

minar la variación en la vegetación, así la vegetación de fynbos se encuentra más comúnmente en suelos arenosos derivados de areniscas, cuarcitas, granitos y calcretas, y la vegetación arbustiva habita más comúnmente en suelos más arcillosos derivados de lutitas (Rebello *et al.*, 2006).

En la Península Ibérica y Baleares, Rey Benayas y Scheiner (2002) encontraron relaciones significativas entre patrones de diversidad vegetal con cinco categorías de lecho rocoso: calcáreo (calizas y serpentinitas), arenisca, metamórfica (pizarras, filitas y esquistos), granítico (granitos y gneises) y rocas volcánicas.

En la actualidad, los afloramientos de serpentinitas han probado ser un hábitat modelo para el estudio de la geobotánica mundial (Brooks, 1987; Kruckeberg, 2002; Roberts y Proctor, 1992). De hecho, son los más estudiados desde distintas perspectivas: flora, fisiología y genética (Kruckeberg, 1985, 2002). Brković *et al.*, (2015), compararon las floras de tres sustratos geológicos del noroeste de Serbia y encontraron que las serpentinitas están habitadas por un número menor de especies en comparación con las carbonáticas, pero un número mayor de especies en comparación con las rocas silicatadas.

Se ha argumentado que la roca madre, particularmente el sustrato calcáreo, es uno de los factores primarios más importantes para explicar la riqueza de especies de plantas en las montañas europeas (Wohlgemuth, 1998, 2002; Virtanen *et al.*, 2003). Se sostiene que las rocas calcáreas favorecen especies competitivamente débiles con limitaciones químicas específicas y a especies resistentes a la sequía (Wohlgemuth, 1998). Aunque se ha documentado una biota específica de calizas y karst en seis de los siete continentes (Kruckeberg, 2002), la influencia del calcio en la riqueza vegetal parece depender del sustrato sobre el que evolucionó la flora regional (Pärtel, 2002).

Uno de los mejores ejemplos de especialización edáfica en la Península Ibérica es el de la flora gipsófila, que se limita a afloramientos de yeso en las zonas semiáridas orientales. En estas condiciones climáticas, las limitaciones físicas y químicas que imponen los suelos yesosos tienen el mayor impacto en el desarrollo vegetal (Escudero *et al.*, 2015), dando lugar a una flora especializada muy rica en plantas endémicas (casi el 70% de endemismo).

Está bien documentado que los tipos de vegetación en la piedra caliza contrastan, a veces dramáticamente, con los de otros tipos de lecho rocoso en otras regiones del mundo (Covelo *et al.*, 2017; Gol-

din y Nimlos, 1977; Wentworth, 1981; Whittaker y Niering, 1968). En el suroeste de China, el tipo de suelo, como filtro ambiental, fue mucho más importante para impulsar la composición de especies que el clima y la distancia espacial (Liu *et al.*, 2009).

Muchos autores han señalado la asociación positiva entre los sustratos de piedra caliza y dolomías y los endemismos (Major 1988; Médail y Verlaque 1997; Kauhanen, 2013). Estas litologías generalmente proporcionan ambientes más extremos con baja competencia y fomentan especies termófilas y xerófilas (Médail y Verlaque 1997). Smyčka *et al.*, (2017) encontraron que los refugios glaciares calcáreos contienen una proporción sustancialmente mayor de especies endémicas alpinas que los silíceos. Las rocas carbonáticas son generalmente más propensas a crear microrefugios por su alto relieve topográfico, lo que permite a las especies sobrevivir a períodos de oscilación climática en posiciones más favorables (Dobrowski 2011; Harrison y Noss 2017). La flora de sustratos calcáreos es, en general, más rica en especies endémicas; esto es particularmente notable en algunos hábitats, por ejemplo, más del 60% de las especies endémicas ibéricas rupícolas crecen preferentemente en lechos rocosos de piedra caliza (Buirá *et al.*, 2020).

Entre los sustratos básicos, la influencia de la roca es especialmente notable en el caso de las dolomías, margas y yesos. Por otra parte, la vegetación acidófila es la que crece sobre esquistos, granitos, areniscas, cuarcitas y otras rocas ácidas. La influencia de la naturaleza química del sustrato sobre la vegetación es tan específica que hace que se pueda hablar de una flora propia de serpentinitas, de dolomías, de una flora halófila (amante de la sal) o de una flora gipsófila (amante del yeso) y de otros tipos (en relación con el selenio, el zinc y varios metales pesados) (Rajakaruna, *et al.*, 2014).

Las características físico-químicas del sustrato condicionan grandemente el desarrollo de las especies vegetales, tanto que solo aquellas que han sido capaces de desarrollar una serie de mecanismos adaptativos, pueden desarrollarse sobre este tipo de sustrato en particular. Las especies con exclusividad sobre estos sustratos especiales han recibido nombres particulares: 'dolomitófito' (para dolomías), 'gipsófito' (para yesos), 'serpentinófito' (para serpentinitas). Pocas rocas han atraído tanto la atención de botánicos y ecólogos como las de naturaleza ultramáfica: las serpentinitas (Brooks, 1987; Harrison y Rajakaruna, 2011; Kruckeberg, 1984; Roberts y Proctor, 1992).

La evidencia que surge desde la genética de los endemismos vegetales causados por singularidades edáficas, sugiere que la relación entre las especies y la geología no es azarosa (Kruckeberg, 2002). Las geologías inusuales o contrastantes y discontinuas pueden estimular la especiación incluso sin fuertes barreras al flujo de genes, lo que respalda la idea de que pueden desempeñar un papel importante en la diversificación evolutiva (Kruckeberg, 1986). La adaptación local optimiza la respuesta al ambiente, a menudo a escala de metros. La selección resultante que varía espacialmente conduce a una divergencia genómica entre poblaciones que, dependiendo de la intensidad del flujo de genes, puede mantener la diversidad adaptativa intraespecífica o conducir a la especiación ecológica (Rundle y Nosil, 2005; Savolainen *et al.*, 2013).

En el caso de organismos sésiles, como las plantas, los mosaicos de paisajes heterogéneos, como las montañas o los suelos singulares, pueden desencadenar casos dramáticos de adaptación local, especialmente en presencia de un gradiente pronunciado en el agente selectivo (Jain y Bradshaw, 1966). Así, por ejemplo, los suelos originados de serpentinitas subyacentes representan una fuerte presión selectiva que conduce a fenotipos adaptativos bien detectables (Konečná *et al.*, 2020).

En las montañas hay un rasgo inconfundible de su paisaje geomorfológico y es la presencia de afloramientos rocosos o roquedales, que aparecen como parches dentro de una matriz geológica general. Aparentemente estas estructuras pueden parecer denudadas de vegetación, sin embargo, un examen más cuidadoso, revela la presencia de plantas adaptadas a crecer en esas superficies: son las plantas rupícolas (Cantero *et al.*, 2011, 2014).

Afloramientos rocosos: hábitats a conservar

La presencia de afloramientos rocosos es una variable bien conocida, pero rara vez discutida, que aumenta la riqueza regional de la flora (Wohlgemuth, 1998). En general, en los afloramientos rocosos y en los suelos incipientes vecinos, crecen muchas especies especializadas que pueden soportar las condiciones extremas del sitio. La influencia de los afloramientos rocosos aumenta con el incremento de la elevación debido al hecho de que las regiones montañosas contienen naturalmente más afloramientos rocosos (Rahbek *et al.*, 2020). Esta diversidad de nichos ecológicos podría aportar biotopos potenciales para los numerosos grupos de endémicas (Nowak *et al.*, 2014).

Los afloramientos rocosos son superficies geomorfológicas reconocidas como importantes centros de diversidad y endemismos de plantas en diferentes ecorregiones del mundo. Poseen además un alto valor como refugio de especies amenazadas (Figura 5).

Son ambientes extremos para la vida de las plantas por los diferentes tipos de estrés que allí ocurren, hídrico, térmico, lumínico y de nutrientes, con sus múltiples interacciones. El espacio para el anclaje y crecimiento de las raíces y la muy baja disponibilidad hídrica de los micrositios, son los factores limitantes preponderantes (Figura 6).

Al mismo tiempo se producen impactos negativos en su estructura, motivados por las actividades mi-

La función y el valor de estos afloramientos en relación a la conservación de la biodiversidad podrían ser considerados de dos maneras: (1) proveer de hábitats para especies sobre-utilizadas, como las medicinales, forrajeras y las usadas como combustibles, contribuyendo a mantener y aumentar la diversidad regional y (2) ser fuentes de especies para la recolonización de sitios degradados circundantes (Cantero *et al.*, 2011).

Los afloramientos rocosos como islas en el paisaje circundante

La composición de los afloramientos rocosos se ha estudiado en muchas partes del mundo, especialmente por sus efectos distintivos en la biodiversidad local (Baskin y Baskin, 1988; Porembski *et al.*, 1996; Porembski y Barthlott, 2000, 2012; Kruckeberg, 2004; Jacobi *et al.*, 2007). En general, en las regiones montañosas el paisaje natural aparece fragmentado en afloramientos rocosos, y por ello, en muchos estudios de vegetación estos afloramientos han sido considerados como 'islas' y al paisaje diferente que lo rodea se lo conoce como 'matriz' (Kruckeberg, 1991; Burke, 2002b; Cantero *et al.*, 2021).

Estas islas naturales suelen contrastar marcadamente en su estructura y composición florística con el paisaje dominante que las rodea, y se han considerado como ejemplos de estudio en la teoría ecológica (Wiser *et al.*, 1996; Harrison *et al.*, 2006,

neras (y de otro tipo, como el poblamiento, el turismo y obras como los caminos), a la que están sometidos en muchas regiones del mundo, especialmente aquellas a gran escala (Figura 7). Frente a perturbaciones locales o estreses abióticos, los afloramientos pueden actuar como refugios de plantas dando protección a especies raras y endémicas, a las especies sensibles al fuego, al pastoreo y a sequías. En ambientes secos pueden ser sitios de almacenaje de agua y promover el desarrollo de especies con alta demanda hídrica o, recíprocamente, en regiones húmedas favorecer a plantas vasculares tolerantes al desecamiento por las condiciones de alta exposición solar y suelos incipientes con muy baja capacidad de retención hídrica (Cantero *et al.*, 2016, 2017).

2008; Harrison y Rajakaruna, 2011; Harrison, 2017). Ejemplo claro de ello son los afloramientos de rocas ultramáficas -serpentinitas- que se han conceptualizado como 'islas' edáficas con una química muy contrastante (O'Dell y Rajakaruna, 2011). Si bien estas 'islas' edáficas no son verdaderamente insulares, a lo largo del tiempo evolutivo y del tiempo ecológico, en ellas ha ocurrido un reclutamiento de especies desde las matrices circundantes que han logrado adaptarse a las condiciones prevalentes de estas islas (Harrison y Inouye, 2002; Anacker, 2014).

Wiser y Buxton (2008) mostraron que la composición y estructura de la vegetación de las matrices circundantes a los afloramientos rocosos tienen una influencia decisiva sobre la estructura de la vegetación de estas islas. Son muchos los estudios focalizados en comparaciones de la composición florística entre ambos hábitats (Porembski *et al.*, 1996; 1998; Desmet y Cowling, 1999; Sarthou *et al.*, 1998; Burke, 2002b, 2003; Clarke, 2002; Parmentier, 2003) pero sus resultados no arrojan conclusiones definitivas. Hay variaciones en los hallazgos según las características propias de las regiones estudiadas (Porembski y Barthlott, 2000; Parmentier *et al.*, 2005; Torres-Ribeiro *et al.*, 2007; Speziale y Ezcurra, 2015; Nie *et al.*, 2019; Masehela *et al.*, 2017) que incluyen las historias de perturbación de los ambientes involucrados (Clarke, 2002; Wiser y Buxton, 2008, 2009). Varios de estos trabajos han reportado diferencias no solamente en la estructura, composición



Figura 7. Laboreo minero, cantera de mármol travertino (La Playa, Córdoba).



Figura 5. Especies casmo-comófitas creciendo en calcretes, en primer plano: *Hedeoma multiflorum*, "Tomillo"; *Trichocline sinuata*, "Árnica del campo"; *Glandularia tenera* "Verbena"; *Physaria lateralis* y *Agalinis genistifolia*, "Conejito silvestre" (Cacapiche, Córdoba).



Figura 6. Especies casmófitas, *Commelina tuberosa*, *Hieracium gigantum* y la litófito, *Tillandsia argentina*, creciendo en tonalitas (Calmayo, Córdoba).

y riqueza de la vegetación de estos hábitats (Sawada *et al.*, 2015) sino también en sus rasgos funcionales (Vergara-Gómez *et al.*, 2020) y en los grupos taxonómicos presentes (Djordjević y Tsiftsis, 2019).

Llamativamente, muchos de estos estudios destinados a comparar las diferencias en la composición florística entre hábitats se han focalizado exclusivamente en la misma vegetación sin considerar la estructura de ambos hábitats; sin embargo, otros autores han prestado atención a la composición química de los regolitos (Galey *et al.*, 2017; Cantero *et al.*, 2021) y su asociación con las diferencias florísticas encontradas.

El papel de los afloramientos rocosos como refugios ecológicos que evitan la pérdida de diversidad genética y favorecen la persistencia de plantas endémicas, ha sido reconocido desde hace mucho tiempo. Ello resalta la necesidad de una estrategia de conservación para protegerlos. Sin embargo, existen todavía pocos estudios en Argentina que evalúen adecuadamente la importancia de los roquedales para la conservación de la biodiversidad (Carella *et al.*, 2019).

La vida vegetal en sustratos especiales. I. Afloramientos rocosos

En algunos trabajos suelen tratarse de manera conjunta o indistinta a la flora y vegetación de los afloramientos rocosos junto con la de suelos someros derivados de rocas subyacentes particulares (“edafismos”). Aquí se las diferencia a ambas y el énfasis está puesto en las plantas rupícolas, es decir las que crecen en las rocas.

Los fragmentos de rocas y / o minerales que se producen a partir de la meteorización de rocas preexistentes constituyen el *regolito* o el *residuo* (Ditzler *et al.*, 2017). La formación del regolito a partir de la roca madre puede proceder de manera diferente dependiendo de su estructura y composición y existe una retroalimentación positiva entre la acumulación inicial de material fino en fracturas, el desarrollo predominante de raíces de las plantas en estas zonas y la mejora biológica y bioquímica en ellos. Estas fracturas de roca son las principales avenidas desde las que puede tener lugar el proceso de meteorización y constituyen vías mejoradas para la filtración del agua y micrositios seguros donde las raíces de las plantas pueden crecer.

La roca madre tiene potencialmente una gran influencia sobre la flora suprayacente (Levin, 1992) al regular las propiedades químicas y físicas del rego-

lito (Hahm *et al.*, 2014), y es la fuente de la mayoría de los nutrientes minerales (ej., Fe, P), requeridos en el crecimiento de las plantas y la composición de las comunidades vegetales (Morford *et al.*, 2011). Al mismo tiempo, también suministra metales pesados (ej., Hg, Pb y Cd), que pueden inhibir el crecimiento de las plantas. Además, puede influir en la textura del regolito y, en consecuencia, controlar la capacidad de retención de agua y nutrientes del mismo (Silver *et al.*, 2000).

La roca madre fresca y expuesta en la superficie de la tierra es un sustrato inhóspito y extremo para la mayor parte de la vida vegetal, tiene muy baja porosidad y conductividad hidráulica (Zhao, 1998; Schild *et al.*, 2001) y, en consecuencia, el agua de lluvia y deshielo escurre rápidamente. Si el agua no se almacena, las plantas no tienen un reservorio disponible del que puedan extraerla según sea requerida, en especial durante los períodos de sequía. Además, aunque la roca madre inalterada contiene elementos como P, Ca, Mg y K que son esenciales para la vida, estos no están fácilmente disponibles para los organismos porque están ligados a estructuras minerales cristalinas.

Una vez que la roca dura se altera, desarrolla una abundante porosidad, primero como lecho rocoso friable y luego, cuando este lecho rocoso alterado se edafiza, como suelo. El desarrollo de una porosidad extensa es el proceso clave para convertir la roca de un material biológicamente inerte a un medio del cual la biota puede obtener nutrientes, agua almacenada y un vasto espacio de hábitat subterráneo para desarrollar el sistema subterráneo de raíces, bulbos y rizomas (Graham *et al.*, 2010).

Varias propiedades físicas y químicas de la roca madre podrían actuar como reguladores de la distribución de la vegetación, a través de: (i) las concentraciones de elementos tóxicos, que podrían inhibir el crecimiento; (ii) las concentraciones de minerales de rápida meteorización, que podrían influir en la generación de porosidad en el regolito; (iii) las concentraciones de minerales primarios formadores de arcilla, que podrían afectar la retención de agua y nutrientes disponibles para las plantas; (iv) las concentraciones de nutrientes, que podrían limitar el crecimiento de las plantas; y (v) la densidad de fracturas, que podría regir el acceso al agua, los nutrientes y los puntos de anclaje de las raíces. Estas propiedades influyen en la hidrología o la química (o ambas) del regolito y, por lo tanto, pueden potencialmente contribuir a la regulación litológica de la vegetación suprayacente (Kataeva *et al.*, 2004; Hahm *et al.*, 2014).

En general, en los afloramientos rocosos se pueden encontrar plantas creciendo en tres tipos de microhábitats asociados a la meteorización diferencial que se produce en su estructura: a) fisuras (que incluye a todo tipo de fracturas, con inclinaciones variables, y que se definen como grietas o hendiduras menores de 5 cm, rellenas generalmente de regolito), b) cavidades (espacios abiertos formados por disolución o arrastre mecánico y acumulación del regolito) y c) depósitos, (donde el regolito ha su-

frido mezcla o aporte con sedimentos arrastrados por agua o viento, son litosoles o suelos incipientes en su formación) (Figura 8).

Las plantas que crecen en los afloramientos rocosos han desarrollado algunas características adaptativas como raíces engrosadas, rizomas, bulbos y tubérculos y poseen generalmente semillas diminutas. Se ha generado una terminología específica para estas plantas (ver recuadro), de acuerdo a los tipos de microhábitats ocupados (Cantero *et al.*, 2017)

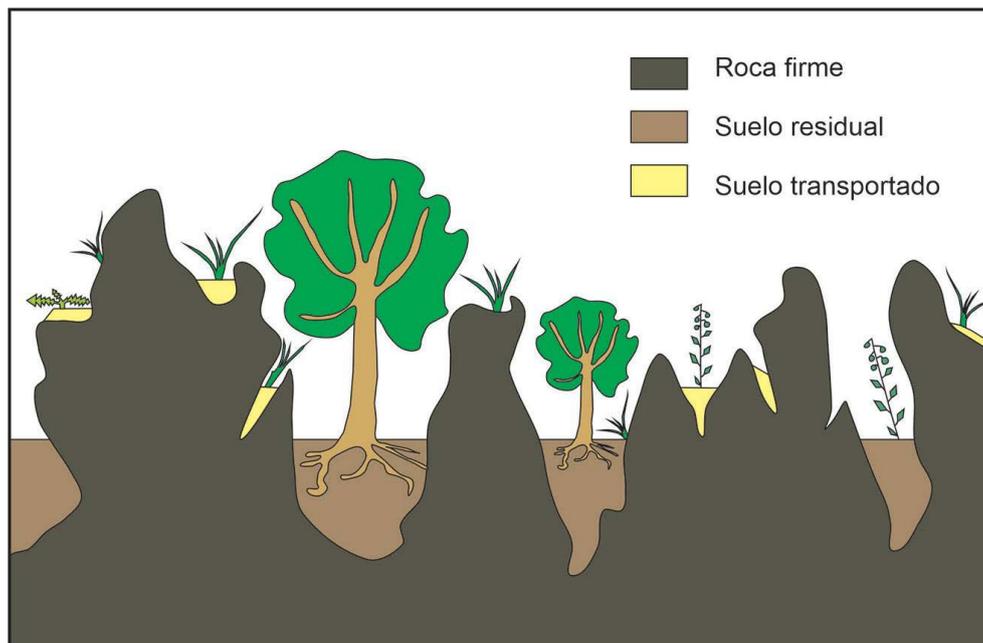


Figura 8. Ejemplo de diferentes microhábitats en un afloramiento rocoso: fisuras, cavidades y depósitos.

Clasificación según el hábitat rocoso donde viven las plantas (Cantero *et al.*, 2017)

Casmófita o *Fisurícola*: Planta que crece sobre la roca hincando sus raíces dentro de fisuras o grietas muy finas.

Comófita: Planta que vive sobre la roca merced al anclaje y desarrollo de sus raíces dentro de fisuras, grietas o diaclasas más o menos anchas con acumulación de material suelto.

Casmo-Comófita: *Comófita* que vive aprovechando pequeñas acumulaciones de tierra que rellenan grietas o resquebrajaduras de la roca con ambos tipos de anclaje, en fisuras y grietas pequeñas a medianas.

Glareícola o *Glerícola*: Planta que vive sobre sustratos pedregosos sueltos (canchales, pedreras, gleras).

Litófito o *Epilítico*: Planta que crece en o sobre la superficie de las rocas (básicamente los musgos y líquenes, más raramente algunas plantas vasculares, Helechos, Claveles del aire, Bromeliáceas y Orquídeas que son litófitas).

Orófila u *Oreófito* o *Montano*: Planta de montaña, que prefiere vivir en sitios o localidades elevadas.

Petrófita: Planta que crece en la superficie de las rocas o entre bloques rocosos en forma permanente. Incluye a las litófitas y casmófitas.

Rupícola: Del latín *rupes*, -is 'roca' y -cola, adjetivo, que se cría en las rocas. En esta revisión se usa el término *rupícola* para designar a la planta o comunidad que vive sobre o entre las rocas.

Saxícola: Que crece entre rocas o peñas, en los pedregales, canchales, etcétera.

Curiosidades taxonómicas

Muchos de los términos usados para clasificar las plantas, según el hábitat en el que crecen en los ambientes rocosos y montañas, han sido además utilizados con frecuencia por los botánicos para acuñar los nombres latinos de taxones de diferentes categorías, intentando con ello marcar las especificidades de ocupación del hábitat. Se presentan a continuación algunos ejemplos para ilustrarlo.

- Nombres de géneros

- *que referencian al hábitat rocoso donde crecen sus especies:*

Lithodora, del griego “lithos” piedra y “dorea” regalo, sugiriendo la contribución que hace el hábitat rocoso: *Lithodora fruticosa* (Boraginaceae).

Lithophila, del griego “lithos” piedra y “phila” amor o afinidad, en relación a la preferencia del hábitat: *Lithophila radicata* (Amaranthaceae).

Lithophragma, del griego “lithos” piedra y “phragma” en referencia a un hábitat rocoso: *Lithophragma affine* (Saxifragaceae).

Lithops, del griego “lithops” que recuerda a piedras: *Lithops bella* (Aizoaceae).

Petrocosmea, del griego “petros”, roca y “kosmo”, ornamental, en referencia a su belleza y hábitat preferido: *Petrocosmea barbata* (Gesneriaceae).

Rupicola, del latín “rupes, rupis” roca y “colere” habitante, en referencia a que habita en las rocas: *Rupicola apiculata* (Ericaceae).

Saxicolella, del latín “saxum” roca, piedra y “cola” habitante o residente, en referencia en donde crecen: *Saxicolella amicorum* (Podostemaceae).

- *que referencian elementos químicos de las rocas*

Callicola, en referencia a la preferencia que tienen las especies involucradas, dentro del género, con el calcio del sustrato donde viven: *Callicola parvifolia* (Malpighiaceae).

Gypsophila, indicando la preferencia por sitios ricos en yeso: *Gypsophila elegans* (Caryophyllaceae).

El término “petros” del griego roca, ha sido empleado para constituir nombres de géneros en varias familias de plantas con flores. A continuación, algunos ejemplos:

Apiaceae: **Petroselinum**; Asparagaceae: **Petronymphe**; Asteraceae: **Petrobium**; Brassicaceae: **Petrocallis**; Caryophyllaceae: **Petrocoptis**; Convolvulaceae: **Petrogenia**; Crassulaceae: **Petrosedum**; Gesneriaceae: **Petrocodon**; Petrosaviaceae: **Petrosavia**; Proteaceae: **Petrophile**; Rosaceae: **Petrophytum**;

Saxifraga, del latín “saxum” piedra, roca y “frango” quebrar, deshacer, porque las raíces de algunas especies penetran en las grietas de las rocas provocando su ruptura: *Saxifraga magellanica* (Saxifragaceae).

Empetrum, del griego: “em” en y “petrum” piedra, porque crece entre las rocas: *Empetrum rubrum* (Ericaceae).

Epipetrum, del griego “epi” sobre y “petro” piedra, sobre piedras: *Dioscorea hieronymi* (Dioscoreaceae).

- *que referencian a las montañas como hábitat donde crecen sus especies:*

Los términos “oreos”, “oros” del griego montaña, ha sido empleados para constituir los nombres de géneros en varias familias:

Amaranthaceae: **Oreobliton**; Apiaceae: **Oreocomopsis**, **Oreonana**; Apocynaceae: **Oreosparte**; Araliaceae: **Oreopanax**; Asteraceae: **Oreochrysum**, **Oriastrum**; Brassicaceae: **Oreophyton**; Cactaceae: **Oreocereus**; Cyperaceae: **Oreobolus**; Gentianaceae: **Oreonesion**; Juglandaceae: **Oreomunnea**; Orchidaceae: **Oreorchis**; Poaceae: **Oreobambos**, **Oreochloa**, **Oropetium**, **Oreopoa**; Proteaceae: **Oreocallis**; **Orites**; Rubiaceae: **Oreopolus**.

- *Nombres de epítetos específicos que denotan características del hábitat singular donde crecen las especies:*

- *que referencian las características del hábitat rocoso*

-*lithophilus, lithophila, lithophilum*, que crecen en un hábitat rocoso:

Astragalus lithophilus (Fabaceae), *Delphinium lithophilum* (Ranunculaceae), *Atriplex lithophila* (Amaranthaceae).

- *petraeus, petraea, petraeum, petrophila*, asociado a sitios rocosos:

Agave petrophila (Asparagaceae), *Quercus petraea* (Fagaceae), *Astragalus petraeus* (Fabaceae), *Agave petrophila* (Asparagaceae), *Origanum petraeum* (Lamiaceae).

- *rupestris, rupestre, rupícola*, de sitios rocosos: *Ephedra rupestris* (Ephedraceae), *Allium rupicola* (Amaryllidaceae), *Allium rupestre* (Amaryllidaceae).

- *saxorum, saxosus, saxicola, saxatilis*, que vive en hábitats rocosos: *Juniperus saxicola* (Cupressaceae), *Berberis saxorum* (Berberidaceae), *Lupinus saxosus* (Fabaceae), *Cycas saxatilis* (Cycadaceae).

- *que referencian las características del hábitat de montaña donde crecen*

Mangifera orophila (Anacardiaceae), *Atriplex oreophila* (Amaranthaceae), *Daucus montanus* (Apiaceae).

- *que referencian especificidad con la tipología de roca*

Epacris granitcola (Ericaceae), *Asparagus graniticus* (Asparagaceae), *Senecio serpentincola* (Asteraceae), *Karpatiosorbus dolomiticola* (Rosaceae), *Petrophile latericola* (Proteaceae).

- *que referencian preferencias por elementos químicos del sustrato*

Narcissus calcicola (Amaryllidaceae), *Alternanthera calcicola* (Amaranthaceae).

Sugerencia: se puede explorar de manera exhaustiva, por búsqueda de otros taxones, en POWO (2021) [POWO. 2021. Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <http://www.plantsoftheworldonline.org/Retrieved 19 September 2021>].

Estas plantas enfrentan condiciones difíciles debido al espacio reducido para las raíces, la alta exposición a la radiación solar y la sequía extrema (Chytrý, 2009). En su mayoría son s-estrategas (tolerantes al estrés) y, por lo tanto, se espera que sean competidores débiles (Grime, 1977). Se ha postulado, además, a manera de hipótesis, que es posible que estas plantas rupícolas hayan encontrado refugio en afloramientos rocosos durante períodos de sequía extrema (Baskin y Baskin, 1988) y podrían haber evolucionado hasta convertirse en especialistas de estos ambientes extremos (Zwieniecki y Newton, 1995). A pesar del estrés múltiple que enfrentan, su dinámica poblacional suele ser estable (Dostalek *et al.*, 2014).

La vida vegetal en sustratos especiales. II. Suelos someros derivados de rocas superficiales sedimentarias, ultramáficas y carbonáticas.

Los suelos originados a partir de determinados tipos de rocas (dolomías, serpentinitas, yesos) provocan síndromes adaptativos en las plantas que van ligados a ellos. De esta manera es frecuente observar una convergencia adaptativa muy llamativa en dolo-mitófitos (especies que crecen en suelos derivados de dolomías) y serpentínófitos (especies que crecen en suelos derivados de serpentinitas), que se traduce en una modificación de sus biotipos (estenofilia, pubescencia, hábito postrado, enanismo; Kruckeberg, 1984). Además, a estos tipos de afloramiento va ligada una flora especial, que suele contar con un elevado porcentaje de endemismos (Mota *et al.*, 1993a), así, por ejemplo, en California (USA), el 35% de las 1742 especies de plantas raras de ese estado se encuentran en sustratos especiales (Skinner y Pavlik, 1994).

Se han utilizado diferentes términos para referirse a las especies constantes y exclusivas de un determinado tipo de suelo. Así, por ejemplo, Rivas Goday empleó el término *edafismo* como una contracción de *endemismo edáfico* (Rivas Goday, 1969). Este concepto fue definido en forma más amplia por Font Quer (Font Quer, 1977) en su diccionario de Botánica, no sólo para referirse a las especies, sino que lo utiliza para describir el ‘conjunto de fenómenos geobotánicos dependientes de la naturaleza del suelo’. Rivas Goday (1969) usó el término “edafismo” para aludir a plantas estrechamente vinculadas a un sustrato específico, es decir, en un sentido que difiere del mencionado anteriormente (Geoecología) y muy relacionado con el nuevo concepto de endemismo, el endemismo-edafismo propuesto por Kruckeberg y Rabinowitz (1985). Dicha vegetación aún llama la atención de la comuni-

dad botánica (Mota *et al.*, 1993a-b; Loidi y Fernández-González 1994; Loidi y Costa 1997; Boira *et al.*, 2002) y, además, el interés se ha ampliado a otras cuestiones ecológicas, fisiológicas y evolutivas (por ejemplo, Dana y Mota 2006; Merlo *et al.*, 2009; Salmerón-Sánchez *et al.*, 2014) que intentan explicar las causas de esta particularidad.

Todos estos tipos de vegetación poseen algunas características que los hacen reconocibles (Mota *et al.*, 2017):

- a) Florísticamente, albergan múltiples especies características, muchas de ellas endémicas y que viven únicamente en este tipo de sustratos.
- b) Presentan discontinuidades agudas y obvias con la vegetación circundante.
- c) Este tipo de comunidades son, casi siempre, fácilmente identificables debido a sus características fisionómicas y las adaptaciones mostradas por las plantas que las componen. Esas adaptaciones son consecuencia de un proceso de convergencia adaptativa.
- d) Estas comunidades generalmente muestran bajas tasas de productividad en comparación con la vegetación circundante.
- e) Con frecuencia, su distribución biogeográfica disyunta (como islas ecológicas) hace que estas comunidades sean adecuadas para ser estudiadas con un enfoque de biogeografía ecológica y de islas.

Respuestas generales de las plantas que crecen en sustratos especiales

El crecimiento de la vegetación sobre un determinado tipo de sustrato va a estar determinado tanto por las características físicas como por la composición química del mismo (ambientes ‘físicos’ y ambientes ‘químicos’; Mota *et al.*, 2017). En los ambientes físicos, son las características físicas del sustrato (suelo/roca) las que condicionan principalmente el crecimiento de las plantas. Es lo que ocurre en las comunidades de roquedales (vegetación rupícola, saxícola o litófila). Sin embargo, sobre este tipo de comunidades también influyen otros factores físicos como la orientación (solana o umbría) y la pendiente, que determinan la economía hídrica de las plantas, la iluminación que reciben y su evapotranspiración. También son importantes la gravedad y el microrrelieve debido a que generan micrositios en los que están disponibles los nutrientes.

De la naturaleza química del sustrato (suelo/roca-re-

golito) dependen, aunque condicionados por los factores ambientales (temperatura, disponibilidad de agua, etc.), tanto el pH como la presencia, exceso o deficiencia de elementos minerales (nutrientes) en el suelo, dos de los factores que más influyen sobre la distribución de la vegetación en todo el planeta. A partir de ellos se puede diferenciar la vegetación en basófila y acidófila. La vegetación basófila se desarrolla sobre rocas de naturaleza calcárea, por lo que podría denominarse también calcífila (amante del calcio) o calcícola (capaz de vivir sobre sustratos con calcio) (Mota *et al.*, 2017).

Las plantas en estos hábitats especiales a menudo tienen rasgos asociados con la tolerancia a la sequía y la limitación de nutrientes (ej. estatura pequeña, área foliar específica baja, alta asignación de recursos a las raíces en relación con la parte aérea) porque la disponibilidad de nutrientes es limitada, el agua puede ser escasa y los suelos pueden tener químicas adicionales inusuales (por ejemplo, presencia de metales pesados o pH particularmente ácido o básico). Por otro lado, debido a que estas plantas ya tienen adaptaciones para la tolerancia al estrés, pueden ser particularmente adecuadas para resistir los cambios climáticos. Estas características también pueden crear retroalimentaciones únicas con otros procesos como el fuego, la herbivoría y la deposición de nutrientes.

Se ha propuesto incluso la existencia de familias botánicas con 'preadaptación' para colonizar suelos químicamente anormales (Duvigneaud y Denae- yer-De Smet, 1966). Las adaptaciones podrían consistir en tolerar bajas concentraciones de nutrientes, en la existencia de ecotipos distintos para cada sustrato, en la fabricación por parte de la planta de compuestos orgánicos secundarios sulfurados, altos requerimientos de azufre, etc.

Hay especies capaces de vivir en hábitats especiales en principio muy diferentes entre sí, como serpentinitas y dolomías, dolomías y yesos, o yesos y suelos salinos. Muchas de las adaptaciones que presentan las especies que viven sobre estos hábitats, son de tipo xeromórfico, es decir similares a las que se producen en respuesta al estrés hídrico (Rajakaruna *et al.*, 2014; Mota *et al.*, 2017). En estos ambientes tan especiales no siempre se pueden diferenciar síndromes adaptativos específicos de forma clara. Tampoco resulta fácil separar la influencia que tiene el sustrato (por sus características físicoquímicas) sobre el crecimiento y desarrollo de las plantas, de la que ejercen la temperatura y disponibilidad de agua. Aunque las dolomías tienen características especiales, la mayor parte de las adaptaciones que presen-

tan las especies que viven sobre ellas recuerdan a las que aparecen en plantas sometidas a otros tipos de estrés, principalmente estrés hídrico. En general, las plantas de dolomías son plantas rastreras (nanocaméfitos), con crecimiento horizontal que forman espesas alfombras, pulviniformes, pueden presentar un denso indumento blanco, a veces seríceo, hojas brillantes, etc. (Mota *et al.*, 2017).

Una mirada histórica. I. Rocas y vegetación asociada

La flora y la vegetación de los hábitats rocosos e, inclusive, sus relaciones con diferentes tipos de rocas, han llamado la atención a los botánicos desde hace mucho tiempo (Kruckeberg, 2004). Así, Teofrasto, unos 2000 años atrás, realizó una de las primeras observaciones geobotánicas documentadas (Kruckeberg, 2004) respecto a la relación entre vegetación y sustratos rocosos al indicar la predilección de un tipo fisonómico de vegetación conocido como *Phrygana* (phryganae: del griego “φρύγανον phrýganon” leña seca, referido al ambiente donde crecen estas plantas), por las yacencias calcíticas de Creta, Grecia (actualmente este tipo de vegetación es conocido como: Friganas cretenses o Euphorbio-verbascion, matorral bajo con vegetación calcícola dispersa entre suelo desnudo).

En 1538, en referencia a *Alyssum bertolonii* (Brassicaceae), una especie que en la actualidad es reconocida por su capacidad para acumular níquel (Brooks y Radford, 1978; Küpper *et al.*, 2001), Andrea Cesalpino registró a esta especie dentro de los endemismos que crecían en los afloramientos de serpentinitas, en el alto valle de la Toscana italiana.

Franz Unger, nacido en Austria en 1800, exploró y describió formalmente las relaciones entre tipologías de rocas y la vegetación del nordeste de la región del Tyrol en Kitzbuhel (Unger, 1836). La terminología empleada en su libro fue rápidamente aceptada en los trabajos botánicos de esa época. Unger dividió a las plantas de ese distrito geográfico de acuerdo a su ocurrencia en los distintos tipos de sustratos, en: (1) aquellas que crecían sólo en calizas; (2) aquellas que preferían crecer en calizas pero que también podían crecer sobre otros sustratos; (3) aquellas que sólo podían crecer en cuerpos graníticos; y (4) aquellas que, aunque preferían cuerpos graníticos, también crecían sobre otras litologías. Como resultado de sus estudios, propuso la *teoría química del suelo* (Braun-Blanquet 1932). Según esta teoría, los constituyentes inorgánicos derivados de la roca madre son los que provocan la

respuesta de las plantas y por lo tanto su distribución sobre sustratos específicos.

Anton Kerner von Marilaun (1831-1898), fue un botánico que durante su estadía como profesor en Hungría coleccionó y estudió la flora en una región poco conocida del este de ese país y Transilvania y publicó *Das Pflanzenleben der Danauländer* (1863). Este libro ha sido reconocido como el antecesor directo de los trabajos posteriores sobre ecología vegetal. En su trabajo enciclopédico sobre La Historia Natural de las Plantas (Kerner von Marilaun, 1902), adhirió a las ideas de Unger y realizó diferentes experimentos para explicar las variaciones observadas entre especies calcícolas y calcifugas de esa región. De sus experimentos concluyó que los trasplantes recíprocos entre sustratos calcáreos y silícicos no alteraban los fenotipos evaluados y que los dos sustratos eran a su vez tóxicos para las respectivas poblaciones no-nativas.

En el siglo XX, nace la Geoecología (Schimper, 1903) cuyo objeto es estudiar el fenómeno geoedáfico o edafismo que explica las interacciones recíprocas entre la topografía, geomorfología, litología y suelos con la flora y la vegetación (Krukkeberg, 1984).

Hacia el inicio de la primera mitad del siglo XIX diferentes botánicos del Reino Unido, al explicar los patrones florísticos regionales de las islas, dieron cuenta de la estrecha asociación entre los diferentes tipos subyacentes de rocas y la vegetación. Entre ellos se destacan varios aportes redactados en el Magazine of Natural History de Londres (Murray y Aberdeen, 1833; Watson, 1833) (Fig. 3). Hewett Cottrell Watson fue un botánico inglés que exploró y describió la distribución de la flora de las Islas Británicas como nadie lo había hecho hasta ese momento. En el volumen IV de su obra más importante, *Cybele Britannica* (1859), Watson sintetiza conclusiones de todos sus trabajos, en especial sobre las asociaciones entre la distribución de las especies y los factores ambientales, dando una particular atención a la influencia de los tipos de sustratos rocosos y las floras relacionadas de las islas, empleando la categoría de *Rupestrial* (Watson, 1859), para referenciar a ese grupo singular de especies. Posteriormente, sus trabajos fueron utilizados por Darwin en su obra cumbre sobre el origen de las especies (Darwin 1859:48).

H. C. Watson (1833), haciendo referencia a la importancia de las rocas en las distribuciones de las especies de la flora británica, realizó una serie de observaciones que probablemente sean el primer aporte a la visión fundacional del principio holocenótico,

sosteniendo que la distribución de las especies vegetales está asociada a: (1) temperatura, (2) humedad, (3) exposición, (4) propiedades físico-químicas del suelo y (5) propiedades mecánicas y químicas de las rocas subyacentes. Según Watson (1833), es el efecto combinado de todos estos factores actuando en conjunto lo que efectivamente explica la variación florística observada. Respecto a las rocas, sostuvo que: (1) la mayoría de las especies de plantas se pueden presentar creciendo en diferentes tipos de roca, pero con vigor diferente en cada una de ellas, (2) algunas especies están limitadas a un único tipo de roca y (3) varias especies tienen afinidad por un cierto rango de tipologías de rocas y raramente crecen en otras.

En su trabajo publicado también en el Magazine of Natural History, Murray y Aberdeen (1833) sostuvieron que: las plantas pueden estar influenciadas por la naturaleza de un sustrato mineral cuando: (i) las raíces entran en contacto con ese estrato y (ii) cuando el suelo está derivado en gran medida por los productos de la meteorización de la roca subyacente.

Jules Thurmann fue un geólogo y botánico nacido en Francia en 1804 que estudió las asociaciones entre la vegetación y las rocas subyacentes de diferentes paisajes del Jura. Es considerado uno de los pioneros del campo de la fitosociología. En 1849 publicó un Ensayo donde sostuvo que eran las diferencias texturales (tamaño de partículas, porosidad) y las susceptibilidades a la meteorización, más que las diferencias químicas entre las rocas como sostenía Unger, las que influenciaban la distribución de las plantas. Esta controversia de causalidad químico/física duró hasta bien entrado el siglo XX cuando el descubrimiento de la fracción coloidal y su importancia en el intercambio catiónico las terminó de disipar.

Charles Darwin en su *Journal of Researches* (1839), presentó sus observaciones sobre las asociaciones estrechas entre la litología y la vegetación en sus viajes por el interior de Australia, cuando en el trayecto entre Sydney y Bathurst se desplazó de rocas sedimentarias a granitos con un correspondiente cambio abrupto en la estructura de la vegetación.

La geoecología continuó su desarrollo con grandes ecólogos como Cowles, Clements y Braun Blanquet (Burel y Baudry, 2002). Para este último, era evidente la existencia de comunidades vegetales diferentes en función de las características del suelo (p.ej. vegetación calcícola, vegetación serpentínicola, vegetación dolomíticola, etc.) e incluso nombró espe-

cies vinculadas de manera exclusiva o preferente a un tipo concreto de sustrato (Braun-Blanquet, 1932, 1979).

Henry Chandler Cowles (1901) distinguió las variaciones florísticas asociadas a la naturaleza de las rocas subyacentes en la región de Los Grandes Lagos (USA), y concedió especial importancia al papel fundamental del control litológico sobre la vegetación de las calizas y serpentinitas de esa región.

Arthur R. Kruckeberg es, sin dudas, quien ha realizado los aportes más importantes en los últimos años sobre las relaciones entre la geología, la geomorfología y la vegetación. Arthur Kruckeberg, actualmente Profesor Emérito de Botánica de la Universidad de Washington (USA), ha generado una amplia producción científica sobre las relaciones entre las rocas y la vegetación (Kruckeberg 1951, 1969a-b, 1984, 1986, 1991, 1993, 2002, 2006; Kruckeberg y Rabinowitz, 1985). En su trabajo "La Geología y Vida Vegetal: los efectos de las geoformas y tipos de rocas sobre las plantas" (Kruckeberg, 2002), sintetiza información y conocimientos botánicos generados durante más de cincuenta años sobre la influencia de las formas de relieve, la litología y la historia geológica sobre las plantas. Kruckeberg explora la conexión fundamental entre las plantas y la geología, incluyendo las raíces históricas de la Geobotánica. Los ambientes de montaña son discutidos en su doble papel, tanto como barreras biogeográficas como por constituir hábitats en sí mismos, con sus complejas variaciones internas causadas por las precipitaciones, altitud y la exposición, entre muchos otros fenómenos montanos. Trata las relaciones recíprocas entre la geología y otras influencias ambientales, la geomorfología y su conexión con la vida vegetal, la litología como un agente potente y selectivo para las plantas, y las influencias físicas y biológicas de los suelos. Explora y ejemplifica las variaciones florísticas a escala planetaria de diferentes litologías como calizas, dolomitas, granitos, basaltos y serpentinitas. Considera, además, aspectos biogeográficos, evolutivos y endemismos ligados al sustrato geológico y enfatiza permanentemente la rica historia natural generada por la interacción entre las plantas, el clima y la geología.

Erika Pignatti y Sandro Pignatti (2014) dieron a conocer una síntesis de más de cincuenta años de sus investigaciones en dolomías europeas, especialmente de los Alpes, y describen cómo 1/5 de la flora de toda Europa se ensambla en 106 comunidades vegetales típicas de estas rocas (Fig. 8). Estos autores exploran y explican las variaciones de la flora dolomítica a lo largo de gradientes de altitud y de

perturbaciones y demuestran a través de modelos conceptuales las asociaciones específicas y complejas entre estos grupos particulares de especies y el sustrato rico en Mg y Ca. Finalmente, ponen atención en los riesgos de extinción a la que está sometida esta vegetación singular europea.

Una mirada histórica. II. Plantas rupícolas y sus micro-hábitats

El estudio científico y sistemático de las relaciones entre la flora y los tipos subyacentes de rocas datan, como se expresó, de fines del 1900. En ese sentido, se destacan sin dudas las obras escritas por Schimper (1903) y Warming (1909) quienes propusieron y emplearon una terminología particular para designar a las especies de plantas que crecían en estos paisajes rocosos.

Un tratamiento particular es el que debe darse a Johannes Eugenius Bülow Warming, (o Eugen Warming), botánico danés, considerado el fundador de la ecología. Warming escribe el primer texto (1895) -en danés- sobre ecología vegetal, y el texto es posteriormente ampliado y traducido al alemán, polaco, ruso e inglés (Warming, 1909). Warming reconoció plenamente la significancia de la diversidad edáfica (Schimper había acuñado en 1898 el término edáfico para hacer referencia a los suelos) en la organización del ensamble de comunidades vegetales; diferenció muy bien taxones asociados a suelos con excesos de zinc, a especies endémicas de calcáreos, dolomías y serpentinitas y dio particular tratamiento a las asociaciones entre los suelos rocosos (litosoles) y los tipos de vegetación. Una de las características más singulares de los ambientes montañosos estudiados por Warming era, según sus propias observaciones, la gran heterogeneidad de las superficies rocosas y litologías y por ello la ocurrencia de composiciones florísticas variadas que en ellos se podían encontrar. Warming reconoció, además, la importancia de la exposición, la pendiente, las diferentes litologías y, especialmente, a la arquitectura de los microhábitats presentes en las superficies rocosas como promotores de la diversidad local de esos ambientes.

En la sección VIII de la "Ecología Vegetal" de Warming se hace especial referencia a la vegetación que crece en ambientes exclusivamente rocosos, donde se distinguen dos formaciones: Litófitas y Casmófitas, términos que habían sido ya acuñados por Schimper.

Warming, además, reprodujo en su obra la propuesta hecha por otro botánico, Max Ötli (1905). El aporte de Ötli fue trascendente: designó a las plantas que crecían en las rocas como petrófitas y las definió como aquellas capaces de crecer en superficies o entre bloques rocosos y colonizarlas en forma permanente mostrando, además, en su distribución, una dependencia más o menos pronunciada respecto a la roca como sustrato. En esa definición Ötli incluía tanto a las litófitas como a las casmófitas. Warming, sin embargo, consideró que no era un 'esquema natural' incluir en un mismo grupo a litófitas y casmófitas para referirse a este complejo y sugirió el término comófitas para designar a las especies que crecían entre grietas (Warming, 1909). Ötli (1905) propuso un esquema jerárquico (Fig. 9) para presentar las diferentes categorías reconocidas dentro de las petrófitas: litófitas, comófitas y casmo-comófitas, reservando la categoría de exocomófitas para designar a las especies con proveniencia de los hábitats circundantes al rocoso.

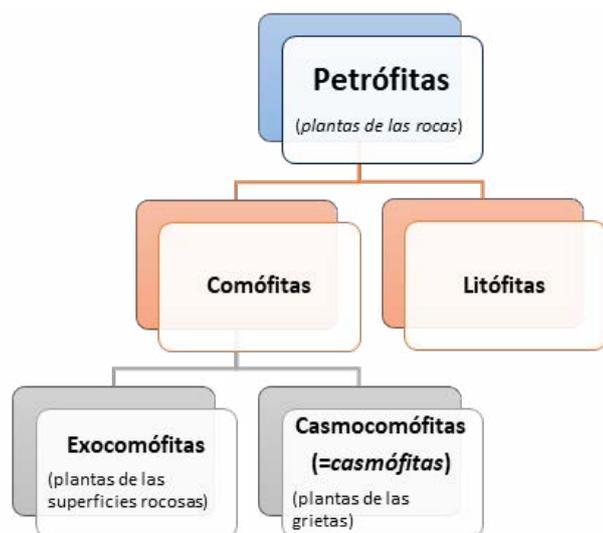


Figura 9. Esquema de las diferentes categorías de plantas petrófitas, todo según Ötli (1905).

Los paisajes estudiados: Sierras Pampeanas Orientales (Argentina) su geología y vegetación

La provincia de Córdoba cubre una superficie de 165.321 km² en el centro de la República Argentina, a lo largo de casi 6° de latitud entre los 29° 30' y 35° 00' Sur y 4° de longitud, entre los 61° 46' y 65° 46' Oeste. El territorio de Córdoba comprende dos grandes unidades geomorfológicas: las Sierras y las Planicies (Carignano *et al.*, 2014).

Las planicies forman parte de la gran provincia geomorfológica de la Llanura Chaco-Pampeana y com-

prenden cuatro ambientes principales: la Depresión tectónica de la laguna de Ansenzuza (Mar Chiquita), la Planicie fluvioeólica central, la Planicie arenosa eólica austral y los Ambientes pedemontanos; estos ambientes ocupan la mayor parte del territorio provincial y muestran un suave modelado que se opone a los perfiles netos de las sierras.

La provincia geológica de las Sierras Pampeanas está conformada por una serie de alineaciones orográficas de dirección N-S ubicadas en el centro y noroeste de la República Argentina. Representan bloques de basamento metamórfico-plutónico, generalmente levantados a favor de fallas inversas durante el acortamiento andino (Neógeno-Cuaternario). Estas sierras se dividen en dos subprovincias con características diferentes, las Sierras Pampeanas Orientales (SPO) y las Sierras Pampeanas Occidentales (SPOC) (Caminos, 1979).

Las Sierras Pampeanas Orientales (o Sierras de Córdoba) se componen de varios cordones meridianos que se extienden desde los 29° hasta los 33° 30' de latitud sur (aproximadamente 500 km), separados por valles longitudinales que mantienen la misma dirección (Gordillo y Lencinas, 1979). Están conformadas por cuatro cordones mayores (de oeste a este Sierras de Guasapampa, Pocho y Altautina; Sierra Grande y de Comechingones; Sierra Chica y de las Peñas; Elevación Pampeana) y dos menores (Sierra de Ciénaga del Coro y del Tigre) (Martino, 2003).

Desde el punto de vista geológico (Fig. 10), las SPO están formadas en su mayor parte por rocas metamórficas de alto grado y en menor proporción por rocas de grado medio a bajo y cuerpos intrusivos. Las rocas predominantes en el complejo metamórfico son las migmatitas, tanto diatexitas cordieríticas como metatexitas, y los gneises tonalíticos biotíticos, generalmente con granate y menos frecuentemente con sillimanita (Guereschi y Martino, 2014) de edad Cámbrica inferior. En menor proporción afloran esquistos cuarzo-micáceos, mármoles cálcicos y dolomíticos y anfibolitas, con metacuarcitas, ortogneises, rocas máficas y ultramáficas (mayormente serpentinitas) subordinadas. Las migmatitas forman macizos de composición tonalítica y en partes granítica, de aspecto desde bandeado a homogéneo. Existen también pequeños afloramientos de filitas, que están restringidos al borde occidental de las sierras (Gordillo y Lencinas, 1979; Bonalumi *et al.*, 1999a). En este contexto se reconocen, dentro de las rocas metamórficas, importantes fajas de deformación dúctil que dan lugar a la formación de milonitas (Martino, 2003)

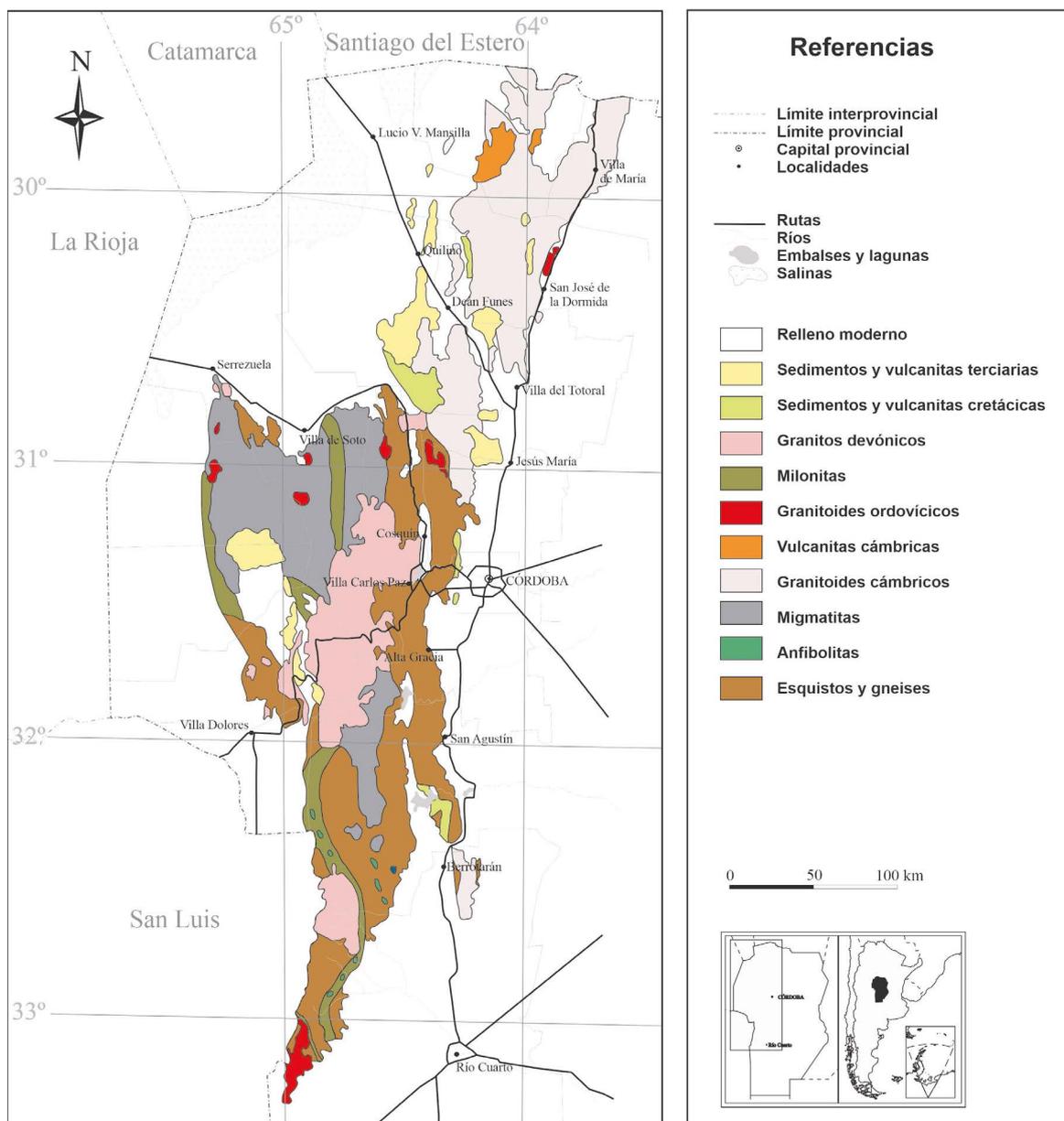


Figura 10. Sierras de Córdoba: mapa litológico simplificado

La actividad intrusiva en las SPO presenta diversas etapas de emplazamiento de magmas con diferentes afinidades químicas, desde el Cámbrico Inferior hasta el Devónico-Carbonífero. En términos generales se diferencia una etapa magmática de arco compuesto por granitoides calcoalcalinos (Lira *et al.*, 1996; Lira *et al.*, 2014) de edad Cámbrica inferior, aflorantes en el borde oriental de las Sierras de Córdoba (Sierras Chicas y Sierra Norte de Córdoba). Durante el Ordovícico inferior se intruyeron pequeños cuerpos de trondhjemitas, tonalitas y granodioritas (grupo “TTG”), (Rapela *et al.*, 1998; Bonalumi y Baldo, 2003; D’Eramo *et al.*, 2014 y bibliografía allí citada).

En el lapso Devónico-Carbonífero se emplazan en las SPO grandes unidades batolíticas de composición granítica rica en K y F: los batolitos de Achala, (Rapela, 1982; Lira y Sfragulla, 2014 y bibliografía allí citada) y Alpa Corral-Cerro Áspero (Pinotti *et al.*, 2002, 2014).

Durante el Carbonífero medio–superior se produce la depositación de conglomerados, areniscas y pelitas de origen continental (Hünicken y Pensa, 1980; Astini y del Papa 2014a) en el borde occidental de las SPO, más precisamente en la base oeste de la Sierra de Pocho. Estos afloramientos de reducidas dimensiones pertenecen a la gran cuenca de Paganzo que en esa época se hallaba al oeste de esta región.

En el Cretácico superior-Terciario inferior, y como respuesta a fenómenos distensivos que afectaron a toda la placa Sudamericana, se produjo, esencialmente en el sector oriental de las SPO, un magmatismo de mediana importancia areal compuesto por rocas basálticas alcalinas asociadas a depósitos sedimentarios continentales que afloran en Los Cóndores, El Pungo, Piedras Moras y Despeñaderos, y como grandes unidades de estratos rojos en las sierras de Pajarillo, Copacabana y Masa (Gordillo y Lencinas, 1967, 1979; Lagorio *et al.*, 2014 y biblio-

grafía allí citada). A fines del Cretácico y principios del Terciario se produjo un pequeño pulso volcánico de naturaleza basáltica representado por pequeños cerros en la región de Chaján (López y Sola 1981; Lagorio *et al.*, 2014).

En el lapso Mioceno-Plioceno, en la región centro oeste de las SPO se produjo un magmatismo compuesto por vulcanitas y rocas piroclásticas ricas en potasio y con tendencia shoshonítica (Complejo Volcánico de Pocho, Gordillo y Lencinas 1979; Arno-sio *et al.*, 2014). En La Argentina y La Playa existen bancos de travertino de edad Pliocena que serían los eventos póstumos de la actividad volcánica. Este evento está asociado al bajo ángulo de subducción de la placa de Nazca por debajo de la placa Sudamericana (Kay y Gordillo 1990, 1994), el que también es el responsable de la estructuración actual de las sierras en bloques basculados mayoritariamente al este (Jordan y Allmendinger 1986).

Tanto la posición geográfica de la provincia de Córdoba, como el sistema serrano, determinan las características climáticas imperantes en su territorio, con condiciones templado cálidas en las sierras y en el sector austral de la provincia, a subtropicales

en el norte y oeste del territorio. La orografía es el factor determinante de las tres unidades climáticas fundamentales de la provincia: el Dominio semi-húmedo de la montaña y del extremo oriental de la llanura (con exceso de agua), el Dominio semi-seco con tendencia al semi-humedo de las planicies centrales (con déficit de agua) y el Dominio semi-de-sértico de las planicies del noroeste (con excesivo déficit de agua).

La variabilidad geomorfológica y climática de la provincia de Córdoba se refleja en los patrones espaciales de su vegetación, que varía desde los bosques xerófilos estacionales de las planicies, los roquedales de pastizales y arbustos hasta los prados y pastizales de altura serranos, pasando por los bosques y matorrales xerófilos de las sierras bajas y la vegetación halófila de los bolsones y depresiones de las cuencas salinas (Figura 11). El clima puede reconocerse como el factor más influyente en la distribución de la vegetación y en el desarrollo de las distintas fisonomías encontradas en la provincia, pero las perturbaciones de naturaleza antrópica también han modificado notablemente los patrones espaciales de la vegetación.

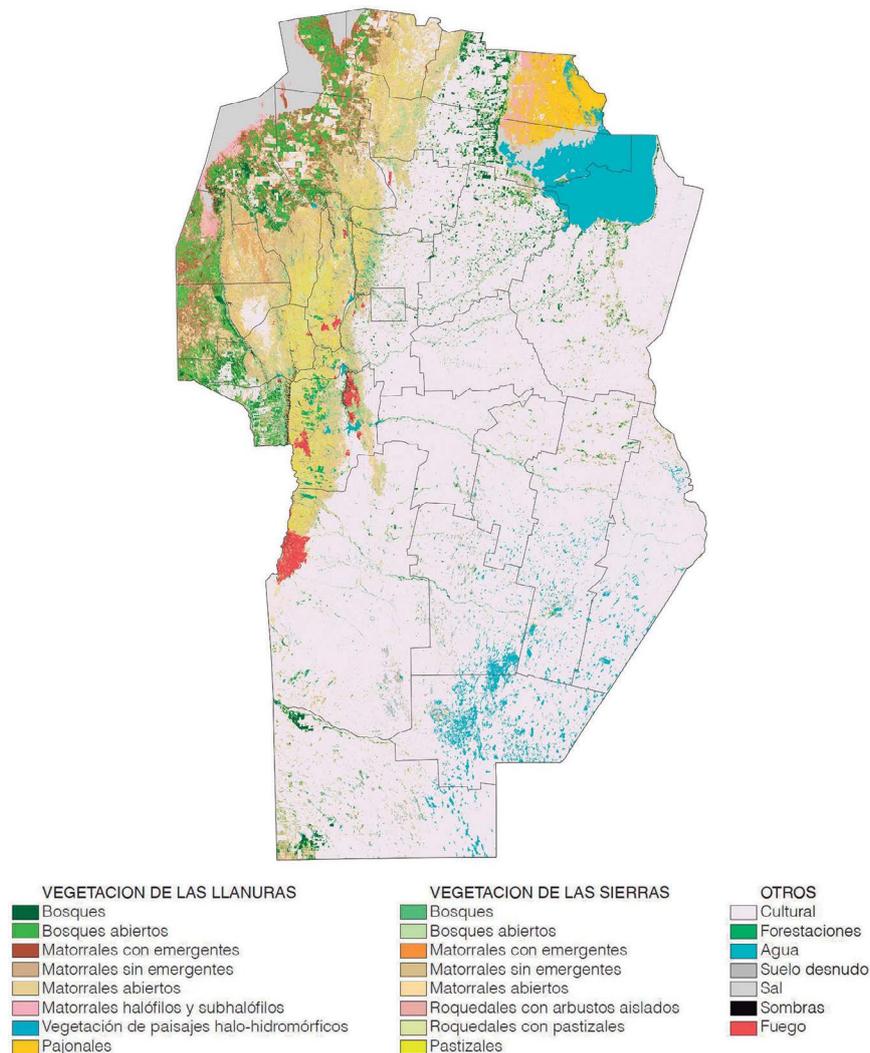


Figura 11. Mapa de cobertura de la vegetación de la provincia de Córdoba (Tomado de Zak *et al.*, 2019)

Desde el punto de vista biogeográfico, la flora de las Sierras de Córdoba pertenece al Distrito Chaqueño Serrano, Provincia del Chaco, Subregión Chaqueña, con dominancia fisonómica de bosques xerófilos abiertos, mosaicos de bosques xerófilos y arbustales y de pastizales. La cobertura de la vegetación de las Sierras de Córdoba es de 2.007.591 ha (12.14% de la superficie de la provincia), y los afloramientos rocosos suman 217.977 ha (10.85% de la vegetación de las Sierras).

Se reconocen tres pisos altitudinales de vegetación para las Sierras de Córdoba: el bosque serrano, entre 500 y 1300 msnm; el arbustal serrano, entre 1300 y 1700 m.s.m. y finalmente los pastizales y bosques de altura por encima de los 1700 m.s.m. El piso superior de vegetación es florísticamente diferente respecto a los otros dos y muestra afinidades con elementos florísticos andinos y patagónicos con endemismos restringidos a ese piso de vegetación. La endemoflora de las sierras de Córdoba y San Luis se destaca por la presencia de 89 taxones, la mayoría de carácter neoendémico y con filogenias que divergen entre 7 a 1,8 Ma. En las Sierras de Córdoba, en particular, crecen 32 de esos taxones endémicos (Figura 12). La altitud es un determinante principal de la composición de las comunidades de las Sierras de Córdoba en la escala regional, pero en la escala local factores geomorfológicos, geológicos y edáficos son los determinantes más importantes de la variación en la composición florística observada (Cantero *et al.*, 2021).

La flora vascular del sur de América del Sur (Argentina, sur de Brasil -estados de Paraná, Santa Catarina y Rio Grande do Sul-, Chile, Paraguay y Uruguay), área también conocida como Cono Sur, equivalente a 4.708.617 km² y representando el 26% del total de la superficie de América del Sur, comprende 289 familias, 2813 géneros, 18931 especies (de las cuales 7713 son endémicas del Cono Sur, 9892 nativas y 1326 introducidas), con 1713 taxones de rango infraespecífico. En el Cono Sur, el mayor número de familias, géneros y especies se encuentra en la Argentina (2133 géneros y 10221 especies). La flora de la provincia de Córdoba está integrada por ca. 2300 taxones y la de sus sistemas montañosos por ca. 1400 taxones (Figura 13) (Cantero *et al.*, 2011).

La urbanización creciente en el piso inferior de vegetación, y el pastoreo, tala, fuego y minería en los dos pisos superiores, son las perturbaciones más frecuentes que ocurren en este sistema serrano y que afectan severamente a la vegetación. En el Distrito del Chaco Serrano, la unidad fitogeográfica dominante de estos paisajes geomorfológicos, la fragmentación de la vegetación ha alcanzado valores dramáticos afectando la reproducción y regeneración de varias especies y promoviendo la amenaza de extinciones locales de muchas de ellas (Figura 14).



Figura 12. *Isostigma cordobense* (Asteraceae), especie endémica de Córdoba, casmófita y calcícola, rara en calcretes (San Francisco del Chañar, Córdoba).



Figura 13. *Monnina dictyocarpa* (Polygalaceae), casmófita calcícola, frecuente en afloramientos carbonáticos de Córdoba (Ongamira, Córdoba).



Figura 14. *Hedeoma multiflorum*, 'tomillo' (Lamiaceae), especie amenazada, casmófita y calcícola en afloramientos carbonáticos de Córdoba (Valle Hermoso, Córdoba).

Rocas carbonáticas aflorantes en las Sierras de Córdoba: los hábitats singulares de una flora especializada.

Los mármoles son rocas metamórficas de grano variable, compuestas principalmente por calcita y/o dolomita recristalizadas, acompañadas generalmente por minerales accesorios silicatados. En Córdoba afloran asociados con las rocas del basamento metamórfico, especialmente gneises, anatexitas, anfíbolitas y en algunos casos rocas ultramáficas.

Por lo general yacen en bancos tabulares y/o lenticulares frecuentemente deformados, ya que han evolucionado en conjunto con el basamento cristalino Proterozoico-Paleozoico Inferior de las Sierras de Córdoba (Bonalumi *et al.*, 1999).

Sfragulla *et al.*, (1999) clasifican como mármoles con tendencia calcítica aquellos que tienen entre 30%-52% de OCa y entre 0% y 11% de OMg, como mármoles con tendencia dolomítica los que poseen entre 30%-35% de OCa y entre 13%-21% de OMg,

dejando una estrecha franja composicional para los mármoles con tendencia mixta y que tienen entre 30%-35% de OCa y entre el 11%-13% de OMg.

Tomando a las Sierras de Córdoba en su conjunto, D'Aloia (1959) y Sfragulla *et al.*, (1999) delimitan tres grandes grupos regionales con orientación submeridional denominados Cordón Oriental (que coincide geográficamente con la Sierra Chica), Cordón Central (Sierra Grande y de Comechingones) y Cordón Occidental (Sierras de Guasapampa, Pocho y Altautina). La cantidad de afloramientos disminuye de este a oeste; la composición calcítica es muy abundante en el norte de los cordones Oriental y Central. La tendencia dolomítica predomina en el sector sur de los tres cordones.

Los travertinos son calizas sedimentarias de ambiente continental, formadas generalmente por la precipitación de carbonatos (esencialmente de calcio) a partir de aguas termales mineralizadas. Usualmente son rocas porosas y bandeadas, de colores amarillentos o parduzcos. En las sierras de Pocho afloran los travertinos de la Formación La Playa (Olsacher 1960) en las localidades de La Playa y Mesa La Argentina. La composición química de estos travertinos ligados al vulcanismo cenozoico de Pocho es mayoritariamente cálcica. El travertino de La Playa constituye una meseta que se destaca claramente en el paisaje, con forma alargada y contornos irregulares, escasa elevación y leve inclinación hacia el este (Olsacher, 1960). La secuencia carbonática descansa en forma discordante sobre el basamento cristalino y presenta fósiles con una edad comprendida entre el Mioceno tardío y el Plioceno temprano. La Mesa La Argentina es una geoforma mesetiforme de entre 3,5 y 4 km de diámetro, con un fuerte adelgazamiento en su extremo norte. El banco calcáreo, al igual que el de La Playa, se apoya sobre el basamento metamórfico, tiene espesores variables, y está cubierto por una delgada capa de suelo.

Los calcretes son acumulaciones de carbonato de calcio formadas generalmente cerca de la superficie como resultado de los movimientos del carbonato de calcio en el perfil del suelo, sedimentos y superficies rocosas, utilizando como vehículo a las aguas vadasas o freáticas saturadas en carbonato de calcio (Schivano *et al.*, 2014). Se presentan como bancos horizontales que yacen en discordancia ero-

siva sobre basamento o cubierta sedimentaria. Su color varía desde el blanco y pardo claro, hasta rosáceo y amarillento, según el grado de alteración y proporciones de ópalo o calcedonia y de óxido de hierro. La textura es variable siendo a veces densa o compacta, algo estratificada y otras veces porosa, conteniendo en su masa rodados o fragmentos de cuarzo y frecuentemente nódulos de calcedonia. Químicamente se destaca el bajo contenido de OMg y elevado porcentaje de insolubles del 13 al 37%.

En las Sierras de Córdoba se desarrollan sobre rocas del basamento ígneo-metamórfico, y han sido reconocidos en Sierra de Las Peñas y Alpa Corral (Schivano *et al.*, 2014), Avellaneda (Candiani *et al.* 2008, Astini y Oviedo 2014b) y diversos sectores de la Sierra Norte (Jaime Peter, San Gregorio, El Camarón, Orcosuni, Ea. El Galgo, Ea. La Rufinita) donde fueron descritos como travertinos (Methol 1958; Bianchi 1947) y posteriormente reconocidos como calcretes por Carignano *et al.*, (1996). En los alrededores de San Francisco del Chañar, Andrade *et al.*, (1976) describen como travertinos a extensos bancos subhorizontales de calcretes desarrollados sobre los granitoides del sector. Astini y Oviedo (2014) adjudican a la Formación Los Llanos a los afloramientos de calcretes del norte de Córdoba. Esta unidad se habría desarrollado en un marco tectónico de tranquilidad relativa y un clima de relativa aridez con fluctuaciones estacionales. En Córdoba, este intervalo quedaría acotado entre el Paleógeno y el Neógeno, previo a la fragmentación del zócalo cristalino de las Sierras Pampeanas.

Las rocas carbonáticas ricas en calcio de las Sierras de Córdoba han sido estudiadas (Cantero *et al.*, 2011, 2014, 2021) y se ha encontrado creciendo en ellas a una flora particular, que se destaca por sus especies endémicas y raras, distintas a la flora circundante. Esta singularidad, de una relación estrecha entre el sustrato y las plantas que allí viven han motivado presentar, a manera de un catálogo ilustrado, a un grupo selecto (94) de las principales especies de plantas con flores, nativas de Argentina, que integran la flora rupícola de los afloramientos con rocas ricas en calcio (**MATERIAL SUPLEMENTARIO**): mármoles, travertinos, calcretes y algunas rocas sedimentarias con cemento calcáreo de las Sierras de Córdoba (Argentina) (Figuras, 15, 16, 17, 18). **LINK AL ARCHIVO FOTOGRÁFICO**



Figura 15. Roca sedimentaria (Arenisca, Los Tártagos, Córdoba), *Gutierrezia isernii* en primer plano.

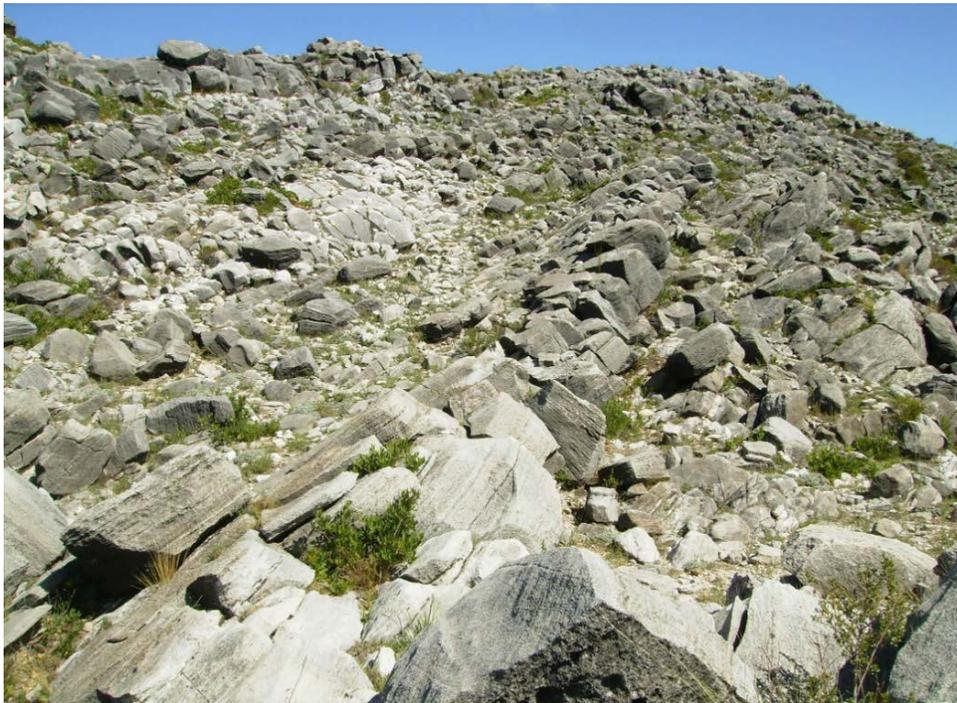


Figura 16. Mármol aflorante (Ambul, Córdoba), *Apurimacia dolichocarpa* la especie dominante.



Figura 17. Travertino aflorante (Mesa la Argentina, Córdoba), *Trichocline plicata* como la especie más importante.



Figura 18. Calcrete (Cacapiche, Córdoba) aflorante como una isla en la matriz circundante con palma (*Trithrinax campestris*)

Este catálogo es una contribución que revela solo una muestra pequeña de la flora de estos roquedales y busca revalorizar el valor estratégico de estos sitios como promotores de la diversidad regional y llamar la atención sobre la necesidad de incorporarlos a la agenda de conservación ambiental de la provincia de Córdoba. Al mismo tiempo, pretende ser un aporte a la educación ambiental y al mejoramiento de la cultura ambiental de la sociedad.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alahuhta, J., Toivanen, M., Hjort, J. (2020). Geodiversity-biodiversity relationship needs more empirical evidence. [En línea]. *Nature Ecology, Evolution*. 4 (2-3). Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1051-7>.
- Albano, C.M. (2015). Identification of geophysically diverse locations that may facilitate species' persistence and adaptation to climate change in the southwestern United States. *Landscape Ecology*. 30: 1023-1037.
- Alves, R. & Kolbe, J. (1994). Plant-species endemism in savanna vegetation on table mountains (campo-rupestre) in Brazil. *Vegetatio* 113 (2): 125-139.
- Anacker, B.L. (2014). The nature of serpentine endemism. *American Journal Botany*. 101: 219-224.
- Anderson R.C., Fralish, J.S., Baskin, J.M. (1999). Introduction. En Anderson, R.C., Fralish, J. S., Baskin, J.M., editores. *Savannas, barrens, and rock outcrop plant communities of North America*, pp.1-4. Cambridge University Press.
- Andrade, M., Bianchi, A., Afazzani de Juárez, M., D'Aloia, M., Díaz, G., Torres, B. Vottero, O. (1976). Programa de prospección y exploración de yacimientos de manganeso en áreas del Departamento Sobremonte, provincia de Córdoba. *Prospección geológica al detalle*. Dirección Provincial de Minería. (inéd.).
- Antonelli, A., Kissling, W.D., Flantua, S.G.A., Bermúdez, M.A., Mulch, A., Muellner-Riehl, A.N., Kreft, H., Linder, H.P., Badgley, C., Fjeldså, J., Fritz, S.A., Rahbek, C., Herman, F., Hooghiemstra, H., Hoorn, C. (2018). Geological and climatic influences on mountain biodiversity. *Nature Geoscience* 11, 718-725.
- Arnosio, M., Popridkin, C., Báez W., Bustos, E. (2014). El volcanismo terciario: Complejo Volcánico Pocho. En: Martino, R.D. y Guerreschi, A.B., editores. *Geología y Recursos Naturales de la Provincia de Córdoba, Relatorio del 19º Congreso Geológico Argentino*. I: 623-648.
- Astini R.A. y Del Papa, C.E. (2014a). Cubierta sedimentaria paleozoica superior. En: Martino, R.D. y Guerreschi, A.B., editores. *Geología y Recursos Naturales de la Provincia de Córdoba, Relatorio del 19º Congreso Geológico Argentino*, I: 393-421.
- Astini, R.A. y Oviedo, N. (2014b). La posición estratigráfica de la formación Los Llanos (calcretes-silcretes y sustratos pedogenizados) y significado geológico en el ámbito de las Sierras Pampeanas. *Actas XIX Congreso Geológico Argentino*. T1-6.
- Badgley, C., Smiley, T.M., Terry, R., Davis, E. B., DeSantis, L., Fox, D.L., Hopkins, S., Jezkova, T., Mato-cq, M., Matzke, N., McGuire, J., Mulch, A., Riddle, B., Roth, V., Samuels, J., Strömberg, C., Yanites, B. (2017). Biodiversity and Topographic Complexity: Modern and Geohistorical Perspectives. *Trends in Ecology, Evolution*. 32 (3): 211-226.
- Bailey, J.J., Boyd, D.S., Field, R. (2018). Models of upland species distributions are improved by accounting for geodiversity [en línea]. *Landscape Ecology*. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0723-z>.
- Bailey, J.J., Boyd, D.S., Hjort, H., Lavers, C.P. y Field, R. (2017). Modelling native and alien vascular plant species richness: At which scales is geodiversity most relevant? *Global Ecology and Biogeography*. 26:763-776.
- Barthlott, W. & Porembski, S. (2000). Vascular plants on inselbergs: systematic overview. En Porembski, S. & Barthlott W., editores. *Inselbergs –biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*, pp. 103-116. *Ecological Studies*. Springer-Verlag, Berlín.
- Baskin, J.M. & Baskin, C.C. (1988). Endemism in rock outcrop plant communities of unglaciated eastern United States: an evaluation of the roles of the edaphic, genetic and light factors. *Journal of Biogeography*. 15: 829-840.
- Beier, P., Hunter, M.L., Anderson, M. (2015b). Special section: Conserving nature's stage. *Conservation Biology*. 29: 613-617.
- Beier, P., Sutcliffe, P., Hjort, J., Faith, D.P., Pressey, R.L., Albuquerque, F.S. (2015a). A review of selection-based tests of abiotic surrogates for species representation. *Conservation Biology*. 29, 668-679.
- Bétard, F. (2013). Patch-Scale relationships between geodiversity and biodiversity in hard rock quarries: case study from a disused quartzite quarry in NW France. *Geoderma* 117: 59-71.

- Bianchi, A. A. (1947). Estudio de los bancos travertínicos de la provincia de Córdoba. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de Córdoba (inédita).
- Boira, H., Costa, M., Batlle, J., Soriano, P., Loidi, J., Samo, A. (2002). Numerical revision of syntaxonomy and ecological characteristics of vegetation on gypsum substrates in Spain (C. and SE.). *Ecología Mediterránea*. 28:39–53
- Bonalumi, A. y Baldo, E. (2003). Ordovician Magmatism in the Sierras Pampeanas of Córdoba. En: *Aspects of the Ordovician System in Argentina*, Aceñolaza, F. G., editores. Serie Correlación Geológica. 16:243-256.
- Bonalumi, A., Escayola, M., Kraemer, P., Baldo, E., Martino, R. (1999a). Precámbrico, Paleozoico Inferior de la Sierra de Córdoba. En: R. Caminos, editores. *Geología Argentina*. Instituto de Geología y Recursos Minerales. SEGEMAR. Anales. 29-6, 136-140. Buenos Aires.
- Bonalumi, A.A., Martino, R.D., Sfragulla, J.A., Baldo, E.G., Zarco, J., Carignano, C., Tauber, A., Kraemer, P., Escayola, M., Cabanillas, A., Juri, E., Torres, B. (1999b). Hoja Geológica 3166-IV. Villa Dolores. (Memoria y Mapa Geológico). Boletín 250. SEGEMAR. Buenos Aires.
- Braun-Blanquet, J. (1932). *Plant sociology. The study of plant communities*. McGraw-Hill: New York, 439 p.
- Brilha, J., Gray, M., Pereira, D.I., Pereira, P. (2018). Geodiversity: An integrative review as a contribution to the sustainable management of the whole of nature. *Environmental Science Policy*. 86:19-28.
- Brković, D.L., Tomović, G.M., Niketić, M.S. et al. (2015). Diversity analysis of serpentine and non-serpentine flora - or, is serpentinite inhabited by a smaller number of species compared to different rock types? [en línea] *Biologia*. 70, 61–74.
- Brooks, R. R. & Radford, C. C. (1978). Nickel accumulation by European species of the genus *Alyssum*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Containing Papers of a Biological Character*. 200: 217–224.
- Brooks, R.R. (1987). *Serpentine and its Vegetation: A Multidisciplinary Approach*. Dioscorides Press, Portland, OR.
- Buira, A., Cabezas, F., Aedo, C. (2020). Disentangling ecological traits related to plant endemism, rarity and conservation status in the Iberian Peninsula. *Biodiversity and Conservation*. 29: 1937-1958.
- Burel F. & Baudry, J. (2002) *Ecología del Paisaje*. Mundiprensa. Madrid, España. 353 p.
- Burgess, J.L., Lev, S., Swan, C.M., Szlavecz, K. (2009). Geologic and Edaphic Controls on a Serpentine Forest Community. *Northeastern Naturalist*. 16, 366–384.
- Burke, A. (2002a). Island-matrix relationships in Nama Karoo inselberg landscapes Part I: Do inselbergs provide a refuge for matrix species? *Plant Ecology*. 160: 79-90.
- Burke, A. (2002b). Island-matrix relationships in Nama Karoo inselberg landscapes Part II: Are some inselbergs better sources than others? *Plant Ecology*. 158: 41-48.
- Burke, A., Esler, K. J., Pienaar, E., Barnard, P. (2003). Species richness and floristic relationships between mesas and their surroundings in southern African Nama Karoo. *Diversity and Distributions*. 9: 43–53.
- Cáceres, D.M., Silveti, F., Díaz, S. (2016). The rocky path from policy-relevant science to policy implementation a case study from the South American Chaco. *Current Opinion in Environmental Sustainability*. 19: 57-66.
- Caminos, R. (1979). Sierras Pampeanas Noroccidentales. Segundo Simposio de Geología Regional Argentina, Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, Argentina, 1:225-291.
- Candiani, J.C., Gaido, F., Miro, R., Carignano, C., López, H. (2008). Hoja geológica 3163-I Jesús María, provincia de Córdoba. Instituto de Geología y Recursos Minerales, SEGEMAR. Boletín 314. Buenos Aires.
- Cantero, J.J., Mulko, J., Núñez, C., Zeballos, S., Sfragulla, J., Amuchastegui, A., Barboza, G., Chiarini, F., Ariza Espinar, L., Bonalumi, A., Brandolin, P., Cabido, M. (2017). Heterogeneidad de la vegetación en ambientes basálticos del centro de Argentina. *Boletín Sociedad Argentina Botánica*. 52 (1): 153-183.
- Cantero, J.J., Núñez, C., Mulko, J.M, Brandolin, P., Amuchastegui, A., Sfragulla, J., Bonalumi, A., Martínez, A., Zeballos, S., Cabido, M., Barboza, G., Chiarini, F., Ariza Espinar, L. (2016). Vegetación y flora de afloramientos basálticos del centro de Argentina. *Arnaldoa*. 23 (1): 185-218.
- Cantero, J.J., Núñez, C.O., Zeballos, S.R., Sfragulla, J., Amuchástegui, A., Brandolin, P., Bonalumi, A., Cabido, M. (2021). Vegetation and flora of marble outcrops and their nearby matrices in mountains of central Argentina. Rock chemistry also matters. *Flo-*

- ra: Morphology, Distribution [en línea], Functional Ecology of Plants. 274, 151757. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151757>
- Cantero, J.J., Sfragulla, J.A., Núñez, C., Bonalumi, A., Mulko, J., Amuchastegui, A., Chiarini, F., Barboza, G.E., Ariza Espinar, L. (2011). Flora de los afloramientos de mármoles y serpentinitas de las Sierras de Córdoba (Argentina). *Kurtziana* 36 (2): 11-45.
- Cantero, J.J., Sfragulla, J.A., Núñez, C., Mulko, J., Bonalumi, A., Amuchastegui, A., Barboza, G.E., Chiarini, F., Ariza Espinar, L. (2014). Vegetación de afloramientos carbonáticos de montañas del centro de Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. 49 (4):559-580.
- Carella, D.S.G., Speziale, K., Lambertucci, S. (2019). Estado del conocimiento en ecología y conservación de los roquedales de la Argentina: Una revisión. *Ecología Austral*. 29 (3), 315-328.
- Carignano, C., Dargam, M. y Bertolino, S. (1996). Caracterización y probable origen de los calcretes del sector sudoriental de las Salinas Grandes de Córdoba (Argentina). *Actas XIII Congreso Geológico Argentino*: 43-44. Buenos Aires.
- Carignano, C., Kröhling, D., Degiovanni, S., Cioccale, M. (2014). Geomorfología. En: Martino, R. y Guerreschi, A., editores. *Relatorio XIX Congreso Geológico Argentino: Geología y Recursos Naturales de la Provincia de Córdoba*. Córdoba: Asociación Geológica Argentina, pp. 747-822.
- Chytrý M. (Editor) (2009). *Vegetace České republiky 2. Ruderální, plevelová, skalní a suťová vegetace. Vegetation of the Czech Republic 2. Ruderal, weed, rock and scree vegetation*. Academia, Praha, 520 p.
- Clarke, P.J. (2002). Habitat islands in fire-prone vegetation: do landscape features influence community composition? *Journal of Biogeography*. 29, 677–684.
- Covelo, F., Sales, F., Silva, M., Garcia, C.A. (2017). Vegetation on limestone versus phyllite soils: A case study in the west Iberian Peninsula. *Flora Mediterránea*. 27, 159–173.
- Cowles, H.C. (1901). The influence of underlying rocks on the character of the vegetation. *American Bureau of Geography Bulletin*. 2:163–176, 376–388.
- Craw, D., Upton, P., Burridge, Ch., Wallis, G.P., Waters, J. M. (2016). Rapid biological speciation driven by tectonic evolution in New Zealand. *Nature Geoscience*. 9: 140-144.
- D'Aloia, M. (1959). Las calizas y calcáreos de Córdoba. Dirección Provincial de Minería. Córdoba.
- D'Eramo, F.J., Pinotti, L.P., Bonalumi, A., Sfragulla, J., Demartis, M., Coniglio, J., Baldo, E.G. (2014). El magmatismo ordovícico en las Sierras Pampeanas de Córdoba. En: Martino, R.D. y Guerreschi, A.B., editores. *Geología y Recursos Naturales de la Provincia de Córdoba, Relatorio del XIX Congreso Geológico Argentino*. I: 233-254.
- Dana E. & Mota, J.F. (2006). Vegetation and soil recovery on gypsum outcrops in semi-arid Spain. *Journal Arid Environment*. 65:444–459.
- Darwin, C. (1839). *Journal of Researches into the Geology and Natural History of the Various Countries Visited by H.M.S. Beagle*. [Chapter XX] [Brussels: Editions Culture et Civilisation, 1969] EPUB file.
- Darwin, Ch. (1859). On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London, UK. 502p.
- Desmet, P. & Cowling, R. (1999). Biodiversity, habitat and range-size aspects of a flora from a winter-rainfall desert in north-western Namaqualand, South Africa. *Plant Ecology*. 142, 23–33.
- Díaz, S., Pascual, U., Stenseke, M. Martín-López, B., Watson, R.T., Molnár, Z., Hill, R., Chan, K., Baste, I., Brauman, K., Polasky, S., Church, A. Lonsdale, M., Larigauderie, A., Leadley, P., van Oudenhoven, A., van der Plaats, F., Schröter, M., Lavorel, S., Thomas, Y., Bukvareva, E., Davies, K., Demissew, S., Erpul, G., Failler, P., Guerra, C., Hewitt, Ch., Keune, H., Lindley, S., Shirayama, Y. (2018). Assessing nature's contributions to people. *Science*. 359 (6373):270-272.
- Ditzler, C., K. Scheffe, H.C. Monger, editores. (2017). *USDA Handbook 18. Government Printing Office, Washington, D.C. Soil Science Division Staff. Soil survey manual*.
- Djordjević, V. & Tsiftsis, S. (2019). Patterns of orchid species richness and composition in relation to geological substrates. *Wulfenia* 26, 1–21.
- Dobrowski, S.Z. (2011). A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate. *Global Change Biology*. 17:1022-1035.
- Dostalek T., Muenzbergova, Z., Plackova, I. (2014). High genetic diversity in isolated populations of *Thesium ebracteatum* at the edge of its distribution range. *Conservation Genetics*. 15, 75-86.
- Dufour, A., Gadallah, F., Wagner, H. H., Guisan, A., Buttler. (2006). Plant species richness and environmental heterogeneity in a mountain landscape: effects of variability and spatial configuration. *Ecography* 29: 573-584.

- Duvigneaud, P. & Denaeyer-de smet, S. (1966). Accumulation du soufre dans quelques espèces Gypsophiles d'Espagne. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique / Bulletin van de Koninklijke Belgische Botanische Vereniging*. 99 (2): 263-269.
- Eronen, J. T., Janis, C. M., Chamberlain, C. P., Mulch, A. (2015). Mountain uplift explains differences in Palaeogene patterns of mammalian evolution and extinction between North America and Europe [en línea]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 282: 20150136. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.0136>.
- Escudero, A., Palacio, S., Maestre, F.T., Luzuriaga, A. (2015). Plant life on gypsum: a review of its multiple facets. *Biological Review*. 90:1-18.
- Esgario, C.P., Fontana, A.P., Silva, A.G. (2009). A flora vascular sobre rocha no Alto Misterioso, uma área prioritária para a conservação da Mata Atlântica no Espírito Santo, Sudeste do Brasil. *Natureza*. 7 (2): 80-91.
- Favre, A., Päckert, M., Pauls, S., Jähmig, S., Uhl, D., Michalak, I., Muellner-Riehl, A. (2015). The role of the uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau for the evolution of Tibetan biotas. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 90: 236-253.
- Fjeldså, J., Bowie, R.C.K., Rahbek, C. (2012). The Role of Mountain Ranges in the Diversification of Birds. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. 43(1):249-265.
- Font Quer, P. (2009). *Diccionario de Botánica*. Ed. Península, Madrid, España. 1244p.
- Galey, M.L., van der Ent, A., Iqbal, M.C.M., Rajakaruna, N. (2017). Ultramafic geocology of South and Southeast Asia. *Botanical Studies*. 58: 18. [En línea] Disponible en: <https://doi.org/10.1186/s40529-017-0167-9>.
- Giulietti, A.M., Pirani, J., Harley, R.M. (1997). Espinhaço range region, eastern Brazil. En Davis, S.D., Heywood, V.H., Herrera-MacBryde, O., Villa-Lobos, J. y Hamilton, A. C., editores. *Centres of Plant Diversity: A Guide and Strategy for their Conservation*, pp. 397-404. IUCN Publication Unity, v.3, Cambridge.
- Goldin, A., Nimlos, T.J. (1977). Vegetation patterns on limestone and acid parent materials in the Garnet Mountains of western Montana. *Northwest Science*. 51, 149-160.
- Gordillo, C. E. y Lencinas, A. (1967). Geología y petrología del extremo norte de la Sierra de Los Cóncores, Córdoba. *Boletín Academia Nacional de Ciencias*. 46(1): 73-108. Córdoba.
- Gordillo, C. y Lencinas, A. (1979). Sierras Pampeanas de Córdoba y San Luis. En Turner, J.C., editor. *Segundo Simposio de Geología Regional Argentina*. Academia Nacional de Ciencias. Vol. I (2): 577-650, Córdoba.
- Graham, R., Ann, M., Kenneth, R. (2010). Rock to regolith conversion: producing hospitable substrates for terrestrial ecosystems. *GSA Today*. 20, 4-9.
- Gray, M. (2004). *Geodiversity. Valuing and conserving abiotic nature*. John Wiley, Sons, Sussex, 434p.
- Gray, M. (2013). *Geodiversity. Valuing and Conserving Abiotic Nature*, (Wiley, London), 2da. edición. 512p.
- Grime J.P. (1977). Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist*. Vol. 111 (982) 1169-1194.
- Guereschi, A.B. y Martino, R.D. (2014). Las migmatitas de las Sierras de Córdoba. En: Martino, R. D. y Guerreschi, A. B. (editores). *Geología y Recursos Naturales de la Provincia de Córdoba, Relatorio del 19º Congreso Geológico Argentino*, I: 67-94.
- Hahm, W.J., Riebe, C.S., Lukens, C.E., Araki, S. (2014). Bedrock composition regulates mountain ecosystems and landscape evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 111: 3338-3343.
- Harrison, S. & Noss, R. (2017). Endemism hotspots are linked to stable climatic refugia. *Annals of Botany*. 119:207-214.
- Harrison, S. & Rajakaruna, N., editores. (2011). *Serpentine: the evolution and ecology of a model system*. Davis, California: University of California Press. 464p.
- Harrison, S. & Inouye, B.D. (2002). High β diversity in the flora of Californian serpentine' islands. *Biodiversity Conservation*. 11, 1869-1876.
- Harrison, S., Safford, H.D., Grace, J.B., Viers, J.H., Davies, K.F. (2006). Regional and local species richness in an insular environment: serpentine plants in California. *Ecological Monograph*. 76, 41-56.
- Harrison, S., Viers, J.H., Thorne, J.H., Grace, J.B. (2008). Favorable environments and the persistence of naturally rare species. *Conservation Letters*. 1, 65-74.
- Hjort, J. & Luoto, M. (2010). Geodiversity of high-latitude landscapes in northern Finland. *Geomorphology*. 115:109-116.

- Hjort, J., Gordon, J.E., Gray, M., Hunter, M.L. (2015). Why geodiversity matters in valuing nature's stage. *Conservation Biology*. 29: 630-639.
- Hjort, J., Heikkinen, R.K., M. Luoto. (2012). Inclusion of explicit measures of geodiversity improve biodiversity models in a boreal landscape. *Biodiversity and Conservation*. 21: 3487-3506.
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., Ter Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., Antonelli, A. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*. 330 (6006): 927-931.
- Hünicken, M.A. y Pensa, M.V. (1980). Estratigrafía y tectónica de las sedimen. neopaleozoicas (Fm. Chancaní) y de las filitas (Fm. La Mermela) del borde occidental de las Sierras de Pocho y Guasapampa. Academia Nacional de Ciencias, Actas Tomo 53 (entregas 1a.-4ta.): 255-286. Córdoba. J.C., editores. Segundo Simposio de Geología Regional Argentina. Academia Nacional de Ciencias. Vol. I (2): 577-650, Córdoba.
- Hunter, J.T. (2003). Persistence in inselbergs: the role of obligate seeders and resprouters. *Journal of Biogeography*. 30, 497-510.
- Jačková, K. & Romportl, D. (2008). The relationship between geodiversity and habitat richness in Šumava National Park and Křivoklátsko Pla (Czech Republic): a quantitative analysis approach. *Journal of Landscape Ecology*. 1, 23-38.
- Jacobi, C.M., Carmo, F., Vincent, R., Stehmann, J.R. (2007). Plant communities on ironstone outcrops: a diverse and endangered Brazilian ecosystem. *Biodiversity and Conservation*. 16: 2185-2200.
- Jain, S.K. & A.D. Bradshaw. (1966). Evolutionary divergence among adjacent plant populations I. the evidence and its theoretical analysis. *Heredity*. 21, 407-441.
- Jordan, T. E. & Allmendinger, R.O. (1986). The Sierras Pampeanas of Argentina, a modern analogue to the Rocky Mountain foreland deformation. *American Journal of Science*. 286:737-768.
- Karger, D. N., Wüest, R.O., König, C., Sarmiento Cabral, J., Weigelt, P., Zimmermann, N.E., Linder, H.P. (2020). Disentangling the drivers of local species richness using probabilistic species pools. *Journal of Biogeography*. 47: 879-889.
- Kataeva, M.N., Alexeeva-Popova, N.V., Drozdova, I.V., Beljaeva, A. I. (2004). Chemical composition of soils and plant species in the Polar Urals as influenced by rock type. *Geoderma*. 122: 257- 268.
- Kauhanen, H.O. (2013). Mountains of Kilpisjärvi host an abundance of threatened plants in Finnish Lapland. *Botanica Pacifica. Journal of Plant Science and Conservation*, 2, 43-52.
- Kay, S. M. y Gordillo, C. E. (1990). Pocho volcanic rocks in the Sierra de Cordoba - Melting of depleted continental lithosphere above a shallow subduction zone. X Congreso Geológico Argentino I: 60-63. San Juan.
- Kay, S. M. y Gordillo, C. E. (1994). Pocho volcanic rocks and the melting of depleted continental lithosphere above shallowly dipping subduction zone in the central Andes. *Contributions to Mineralogy and Petrology*. 117: 25-44.
- Kerner von Marilaün, A. (1896). The natural history of plants: their forms, growth, reproduction and distribution. F. W. Oliver, translation and revision. Blackie, London, UK.
- Knudson, C., Kay, K., S. Fisher. (2018). Appraising geodiversity and cultural diversity approaches to building resilience through conservation. *Nature Climate Change*. 8: 678-685.
- Konečná, V., Yant, L., F. Kolár. (2020). The Evolutionary Genomics of Serpentine Adaptation [en línea]. *Frontiers in Plant Science*. 16, 11:574616. Disponible en: <http://doi: 10.3389/fpls.2020.574616>.
- Kruckeberg, A.R. (2004). *Geology and plant life: the effects of landforms and rock types on plants*. University of Washington, Seattle. USA.
- Kruckeberg, A.R. (1969a). Soil diversity and the distribution of plants, with examples from western North America. *Madrono*. 20:129-154.
- Kruckeberg, A.R. (1969b.) Plant life on serpentinite and other ferromagnesian rocks in northwestern North America. *Syesis*. 2:15-114.
- Kruckeberg, A.R. (1984). *California Serpentes: Flora, Vegetation, Geology, Soils, and Management Problems*. University of California Publications in Botany, Berkeley, Los Angeles, London. 196p.
- Kruckeberg, A.R. (1986). An essay: The stimulus of unusual geologies for plant speciation. *Systematic Botany*. 11: 455-463.
- Kruckeberg, A.R. (1991). An essay: Geoedaphics and island biogeography for vascular plants. *Aliso*. 13:225-238.
- Kruckeberg, A.R. (1993). Serpentine biota of western North America. En *The Vegetation: of ultrama-*

- fic (Serpentine) Soils. Baker, A. J. M., Proctor J. y Reeves R. D., editores. Andover, UK: Intercept. 19-23.
- Kruckeberg, A.R. (2002). *Geology and Plant Life*. University of Washington Press. 304 p.
- Kruckeberg, A.R. (2006). *Introduction to California Soils and Plants: Serpentine, Vernal Pools, and Other Geobotanical Wonders (California Natural History Guides)*. University of California Publications. In the University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London. 296 p.
- Kruckeberg, A.R. (1951). Intraspecific variability in response of certain native plant species to serpentine soil. *American Journal Botany*. 38:408-419.
- Kruckeberg, A.R. & Rabinowitz, D. (1985). Biological aspects of rarity in higher plants. *Annual Review of Ecology Systematic*. 16: 447-479.
- Küpper, H., Lombi, E., Zhao, F., Wieshammer, G., Mcgrath, S.P. (2001). Cellular compartmentation of nickel in the hyperaccumulators *Alyssum lesbiacum*, *Alyssum bertolonii* and *Thlaspi goesingense*. *Journal Experimental Botany*. 52: 2291–2300.
- Lagorio, S.L., Vizán, H., Geuna, S.E. (2014). El volcanismo alcalino cretácico. En Martino, R.D. y Guerreschi, A.B., editores. *Relatorio del XIX Congreso Geológico Argentino. Geología y recursos naturales de la Provincia de Córdoba*, I: 473-512.
- Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*. 73 (6): 1943-1967.
- Lira, R., Millone, H.A., Kirschbaum, A.M., Moreno, R.S. (1996). Calc-alkaline arc granitoid activity in the Sierra Norte-Ambargasta Ranges, central Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*. 10: 157-177.
- Lira, R. y Sfragulla, J. (2014a). El magmatismo devónico-carbonífero: El Batolito de Achala y los plutones menores al norte del cerro Champaquí. En Martino, R. D. y Guerreschi, A. B., editores. *Geología y Recursos Naturales de la Provincia de Córdoba, Relatorio del XIX Congreso Geológico Argentino*, I: 293-348.
- Lira, R., Poklepovic, M.F., O'Leary, M.S. (2014b). El magmatismo cámbrico en el batolito de Sierra Norte-Ambargasta. En: R. Martino y A. Guerreschi, editores. *Geología y Recursos Naturales de la Provincia de Córdoba. Relatorio del 19º Congreso Geológico Argentino*, I: 183-216.
- Liu, C.Q. (2009). *Biogeochemical processes and cycling of nutrients in the earth's surface: Cycling of nutrients in soil-plant systems of karstic environments, Southwest China*. Beijing, China: Science Press. 618p.
- Loidi J. y Costa M. (1997). Sintaxonomía de los matorrales gipsícolas españoles. *Fitosociologia*. 32:221–227
- Loidi J. & Fernández-González, F. (1994). The gypsumophilous scrub communities of the Ebro Valley. *Phytocoenologia*. 24:383–399
- López, M.G. y Sola, P. (1981). Manifestaciones volcánicas alcalinas de los alrededores de Las Chacras y de la región de Villa Mercedes-Chaján, provincias de San Luis y Córdoba. 8º Congreso Geológico Argentino, Actas 4: 967–978.
- Major, J. (1988). Endemism: a botanical perspective. En Myers, A.A. y Giller, P.S., editores. *Analytical biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. London: Chapman y Hall, pp. 117–146.
- Martino, R.D. (2003). Las fajas de deformación dúctil de las Sierras Pampeanas de Córdoba: una reseña general. *Revista Asociación Geológica Argentina*. 58 (4). 549-571.
- Masehela, T.S., Potgieter, M.J., Veldtman, R. (2017). Comparisons in floristic Composition and Plant Species Diversity amongst Granite Outcrops of the Mambolo Mountain Bushveld, South Africa. *Forest Research*. 1, 32–41.
- Médail, F. & Verlaque, R. (1997). Ecological characteristics and rarity of endemic plants from southeast France and Corsica: implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation*. 80:269-271.
- Merlo, M.E., Gil de Carrasco, C., Sola Gómez, A.J, Jiménez Sánchez, M.L, Rodríguez Tamayo, M.L., Mota, J.F. (2009). ¿Can gypsumophytes distinguish different types of gypsum habitats? *Acta Botanica Gallica*. 156(1):63–78
- Methol, E.J. (1958). *Descripción Geológica de la Hoja 18 i, Dean Funes*. Tulumba (Córdoba). Escala 1:200.000. *Carta Geológico-Económica de la República Argentina*. Boletín 88, 86 p. Buenos Aires, Dirección Nacional de Geología y Minería.
- Michelangeli, F.A. (2000). Species composition and species-area relationships in vegetation isolates on summit of a sandstone mountain in southern Venezuela. *Journal of Tropical Ecology*. 16: 69-82.
- Morford, S. L., Houlton, B. Z., Dahlgren, R. A. (2011). Increased forest ecosystem carbon and nitrogen storage from nitrogen rich bedrock. *Nature*. 477, 78-81.
- Moser, D., Dullinger, S., Englisch, T., Niklfeld, H., Plutzer, CH., Sauberer, N., Zechmeister, H.G., Grabherr, G. (2005). Environmental determinants of vascular

- plant species richness in the Austrian Alps. *Journal of Biogeography*. 32: 1117-1127.
- Mota, J., Valle, F., Cabello, J. (1993a). Dolomitic vegetation of South Spain. *Vegetatio*. 109: 29-45.
- Mota, J.F, Alvarado, J.J., Gómez, F., Valle, F, Cabello, J. (1993b). Vegetación gipsícola y conservación de la naturaleza. *Colloques Phytosociologiques*. 21:677–688.
- Mota, J.F., Garrido-Becerra, J.A., Merlo, M.E., Medina-Cazorla, J.M., Sánchez-Gómez, P. (2017). The Edaphism: Gypsum, Dolomite and Serpentine Flora and Vegetation. En Loidi, J., editor. *The Vegetation of the Iberian Peninsula*. Springer, Cham. 277-354.
- Murray, A. Aberdeen. A.M. (1833). Observations on the supposed connection of rocks with plants. *Magazine of Natural History*. 6 (34): 335-344.
- Murray, A. & Aberdeen. (1833). Observations on the supposed connection of rocks with plants. *Loudon's Magazine of Natural History* VI. P. 335. H. C. Watson. Observations on the affinities between plants and subyacent soil, loco citato 424.
- Murray, G., Gordon J. E., Brown J. E. (2013). Geodiversity and the ecosystem approach: the contribution of geoscience in delivering integrated environmental management. *Proceedings of the Geologists' Association*. Volume 124, (4): 659-673
- Mutke, J. & Barthlott, W. (2005). Patterns of vascular plant diversity at continental to global scales. *Biologische Skrifter*. 55:521-37.
- Najwer, A., Borysiak, J., Gudowicz, J., Mazurek, M., Zwoliński, Z. (2016). Geodiversity and biodiversity of the postglacial landscape (Dębnica River catchment, Poland). *Quaestiones Geographicae*. 35, 5–28.
- Naqinezhad, A. & A. Esmailpoor. (2017). Flora and vegetation of rocky outcrops/cliffs near the Hyrcanian forest timberline in the Mazandaran mountains, northern Iran. *Nordic Journal of Botany*. 35(4): 449-466.
- Nichols, W.F., Killingbeck, K.T., August. P.V. (1998). The influence of Geomorphological Heterogeneity on Biodiversity: II, A landscape perspective. *Conservation Biology*. 12: 371-379.
- Nie, Y., Ding, Y., Zhang, H., Chen, H. (2019). Comparison of woody species composition between rocky outcrops and nearby matrix vegetation on degraded karst hillslopes of Southwest China. *Journal Forest Research*. 30: 911–920.
- Nowak, A., Nowak, S., Nobis, M., A. Nobis. (2014). Vegetation of rock clefts and ledges in the Pamir Alai Mts, Tajikistan (Middle Asia). *Central European Journal of Biological*. 9 (4): 444-460.
- O'Dell, R. E. & Rajakaruna, N. (2011). Intraspecific variation, adaptation, and evolution. En *Serpentine: Evolution and ecology of a model system*. Harrison, S. y Rajakaruna, N., editors. Berkeley: Univ. of California Press. 97-137.
- Olsacher, J. (1960). Descripción geológica de la Hoja 20h - Los Gigantes, Provincia de Córdoba. Dirección Nacional de Geología y Minería, Anales XII. Buenos Aires.
- Ötli, M. (1905). *Beitrage zur Okologie der Felsflora*. Dissert., Zurich. Schroter, Botanische Exkursionen, Heft iii. Zurich.
- Parmentier, I. (2003). Study of the vegetation composition in three inselbergs from Continental Equatorial Guinea: Effects of site, soil factor and positive relative to forest fringe. *Belgian Journal Botany*. 136: 63–72.
- Parmentier, I., Stévant, T., Hardy, O. (2005). The inselberg flora of Atlantic Central Africa. I. Determinants of species Assemblages. *Journal of Biogeography*. 32: 685–696.
- Pärtel, M. (2002). Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. *Ecology*. 83: 2361-2366.
- Pignatti, E. & Pignatti, S. (2014). *Plant Life of the Dolomites. Vegetation Structure and Ecology*. Springer. [Publication of the Museum of Nature South Tyrol 8]. XXXVII-769 p, Springer, Heidelberg.
- Pinotti, L., Coniglio, J., D'eraimo, F., Demartis, M., Otamendi, J., Fagiano, M., Zambroni, N. (2014). El magmatismo devónico: Geología del batolito de Cerro Áspero. En Martino, R. D. y Guereschi, A. B., editores. *Geología y Recursos Naturales de la Provincia de Córdoba, Relatorio del 19º Congreso Geológico Argentino*, I: 255-276.
- Pinotti, L.P., Coniglio, J.E., Esparza, A.M., D'Eramo, F.J., Llambías, E.J. (2002). Nearly circular plutons emplaced by stoping at shallow crustal levels, Cerro Áspero batholith, Sierras Pampeanas de Córdoba, Argentina. *Journal of South America Earth Sciences*. 15(2): 251–265.
- Pope, N., Harris, T.B., Rajakaruna, N. (2010). Vascular Plants of Adjacent Serpentine and Granite Outcrops on the Deer Isles, Maine, U.S.A. *Rhodora*. 112(950):105-141.
- Porembski, S. & Barthlott, W. (2000). Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of diversity for desiccation-tolerant vascular plants. *Plant Ecology*. 151: 19-28.

- Porembski, S., Martinelli, G., Ohlemüller, R., Barthlott, W. (1998). Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. *Diversity and Distributions*. 4: 107–119.
- Porembski, S., Szarzynski, J., Mund, J.P., Barthlott, W. (1996). Biodiversity and vegetation of small-sized inselbergs in a West African rain forest (Taï, Ivory Coast). *Journal of Biogeography*. 23: 47–55.
- Porembski, S., Barthlott, W., Dörrstock, S., Biedinger, N. (1994). Vegetation of rock outcrops in Guinea: granite inselbergs, sandstone table mountains and ferricretes – remarks on species numbers and endemism. *Flora*. 189: 315–326.
- Rahbek, C., Borregaard, M.K., Antonelli, A., Colwell, R., Holt, B.G., Nogues-Bravo, D., Rasmussen, Ch., Richardson, K., Rosing, M.T., Whittaker, R.J., J. Fjeldså. (2020). Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes [en línea]. *Science*. 365 (6458). Disponible en <https://doi.org/10.1126/science.aax0151>
- Rajakaruna, N., Boyd, R.S., Harris, T.B. (2014). Synthesis and future directions: What have harsh environments taught us about ecology, evolution, conservation and restoration? En: Rajakaruna, N., Boyd, R.S. y Harris, T.B., editors. *Plant ecology and evolution in harsh environments*. Environmental Research Advances. Hauppauge, NY: Nova Science, pp. 393–409.
- Rajakaruna, N., Boyd, R.S., Harris, T.B., editores. (2011). *Plant ecology and evolution in harsh environments*. Nova Publishers, Hauppauge, NY, USA. 440 p.
- Rangel, T., Edwards, N. R., Holden, P.B., Diniz-Filho, J. A., Gosling, W.D., Coelho, M. T.P., Cassemiro, F.A S., Rahbek, C., Colwell, R. (2018). Modeling the ecology and evolution of biodiversity: Biogeographical cradles, museums, and graves [en línea]. *Science* 361 (6399). Disponible en: <https://doi.org/10.1126/science.aar5452>.
- Rapela, C.W. (1982). Aspectos geoquímicos y petrológicos del batolito de Achala, provincia de Córdoba. *Revista Asociación Geológica Argentina*. 37(3):313–330.
- Rapela, C.W., Pankhurst, R. J., Casquet, C., Baldo, E., Saavedra, J., Galindo, C. (1998). Early evolution of the Proto-Andean margin of South America. *Geology*. 26 (8):707–710.
- Rebelo, A.G., Boucher, C., Helme, N.A., Mucina, L., Rutherford, M.C. (2006). Fynbos biome. En Mucina, L. y Rutherford, M.C., editors. *The Vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland*. Strelitzia. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, pp. 53–219.
- Rey Benayas, J.M., Scheiner, S.M. (2002). Plant diversity, biogeography and environment in Iberia: Patterns and possible causal factors. *Journal of Vegetation Science*. 13: 245–258.
- Rivas Goday, S. (1969). Flora serpentínica española. Nota primera (Edafismos endémicos del Reino de Granada). *Anales de la Real Academia de Farmacia*. 30: 297–304, Madrid.
- Roberts, B. A. & Proctor, J., editores. (1992). *The ecology of areas with serpentinized rocks: A world view*. Geobotany 17. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic. 424 p.
- Rogers G. & Walker, S. (2002). Taxonomic and ecological profiles of rarity in the New Zealand vascular flora. *New Zealand Journal of Botany*. 40: 73–93.
- Rosenzweig, M. (1995). *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press. 436 p.
- Rundle, H.D. & Nosil, P. (2005). Ecological speciation. *Ecological Letters*. 8: 336–352.
- Sadler, K.D. & G.E. Bradfield. (2010). Ecological facets of plant species rarity in rock outcrop ecosystems of the Gulf Islands, British Columbia. *Botany*. 88: 429–434
- Salmerón-Sánchez E., Merlo, M.E, Medina-Cazorla, J.M, Pérez-García, F.J., Martínez-Hernández F., Garrido-Becerra, J.A., Mendoza-Fernández, A.J., Valle, F., Mota, J.F. (2014). Variability, genetic structure and phylogeography of the dolomitophilous species *Convolvulus boissieri* (Convolvulaceae) in the Baetic ranges, inferred from AFLPs, plastid DNA and ITS sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 176:505–523
- Sarthou, C. & Villiers, J. (1998). Epilithic plant communities on inselbergs in French Guiana. *Journal Vegetation Science*. 9: 847– 860.
- Savolainen, O., Lascoux, M., Merilä, J. (2013). Ecological genomics: genes in ecology and evolution in genes. *Nature Reviews Genetics*. 14, 807–820.
- Sawada, Y., Aiba, S., Takyu, M., Repin, R., Nais, J., Kitayama, K. (2015). Community dynamics over 14 years along gradients of geological substrate and topography in tropical montane forests on Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Tropical Ecology*. 31: 117–128.
- Schiavo, H.F., Becker, A.R., Grumelli, M., Cantú, M.P. (2014). Calcretas del Suroeste de Córdoba. En: Sue-

- los con acumulaciones calcáreas y yesíferas de Argentina, Imbellone, P., editor. Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires. 1-24.
- Schild, M., Siegesmund, S., Vollbrecht, A., Mazurek, M. (2001). Characterization of granite matrix porosity and pore-space geometry by in situ and laboratory methods. *Geophysical Journal International*. v. 146, p. 111–125.
- Schimper, A.F.W. (1903). *Plant geography upon a physiological basis*. Fisher, W. R. translator. Groom, P. & Balfour, I. B., editores. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Schrodt, F., Bailey, J.J., Kissling, W.D., Rijdsdijk, K.F., Seijmonsbergen, A.C., van Reed, D., Hjort, J., Lawley, R.S., Williams, Ch. N., Anderson, M.G., Beier, P., van Beukering, P., Boyd, D.S., Brilha, J., Carcavilla, L., Dahlin, K.M., Gill, J.C., Gordon, J.E., Gray, M., Grundy, M., Hunter, M.L., Lawler, J.J., Monge-Ganuzas, M., Royse, K.R., Stewart, I., Record, S., Turner, W., Zarnetske, P.L., Field, R. (2019). To advance sustainable stewardship, we must document not only biodiversity but geodiversity. *PNAS*. 116 (33): -16158.
- Sfragulla, J.A.: Jerez, D.G. y Bonalumi, A. (1999). Mármoles y otras rocas carbonáticas de Córdoba, En Zappettini, E.O., editor. Recursos Minerales de la República Argentina, Anales del Instituto de Geología y Recursos Minerales SEGEMAR, Buenos Aires, 35, 271–295.
- Silver, W.L. et al. (2000). Effects of soil texture on belowground carbon and nutrient storage in a lowland Amazonian forest ecosystem. *Ecosystems*. 3, 193-209.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*. 19, 605-611.
- Skinner, M.W. & Pavlik, B.M., editores. (1994). *Inventory of rare and endangered vascular plants of California*. CNPS Special Publication No. 1 (Fifth Edition). Sacramento. CA. vi + 338 pp.
- Smith, J.M.B. & Cleef, A.M. (1988). Composition and origins of the world's tropicalpine floras. *Journal Biogeography*. 15: 631-645.
- Smyčka, J., Roquet, C., Renaud, J., Thuiller, W., Zimmerman, N.E., Lavergne, S. (2017). Disentangling drivers of plant endemism and diversification in the European Alps. A phylogenetic and spatially explicit approach. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 28:19-27.
- Speziale, K.L. & Ezcurra, C. (2015). Rock outcrops as potential biodiversity refugia under climate change in North Patagonia. *Plant Ecology & Diversity*. 8, 353–361.
- Stein, A., Gerstner, K., Kreft H (2014) Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecological Letters*. 17:866–880.
- Toivanen, M., Hjort, J., Heino, J., Tukiainen, H., Aroviita, J., J. Alahuhta. (2019). Is catchment geodiversity a useful surrogate of aquatic plant species richness? *Journal of Biogeography*. 46 (8): 1711-1722.
- Torres-Ribeiro, K., Opazo-Medina, B.M., Rubio-Scarano, F. (2007) Species composition and biogeographic relations of the rock outcrop flora on the high plateau of Itatiaia, SE-Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*. 30, 623–639.
- Tukiainen, H., Bailey, J.J., Field, R., Kangas, K., Hjort, J. (2016). Combining geodiversity with climate and topography to account for threatened species richness [en línea]. *Conservation Biology*. Disponible en <https://doi.org/10.1111/cobi.12799>.
- Unger, F. (1836). Über den Einfluß des Bodens auf die Vertheilung der Gewächse, nachgewiesen in der Vegetation des nordöstlichen Tirols[en línea]. Rohrmann u. Schweiger, Wien. Disponible en: https://scholar.google.com.ar/scholar?hl=es,as_sdt=0%-2C5,as_vis=1,q=Unger+et+al.+1836,btnG=
- Vergara-Gómez, D., Williams-Linera, G., Casanoves, F. (2019). Leaf functional traits vary within and across tree species in tropical cloud forest on rock outcrop versus volcanic soil [en línea]. *Journal of Vegetation Science*. 31. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/jvs.12826>.
- von Wettberg, E.J.B., Ray-Mukherjee, J, D'Adesky, N., Nesbeth, D., Sistla, S. (2014). The evolutionary ecology and genetics of stress resistance syndrome (SRS) traits: Revisiting Chapin, Autumn and Pugnaire (1993). En Rajakaruna, N., Boyd, R.S. y Harris, T.B., editores. *Environmental Research Advances*. Hauppauge, NY: Nova Science. 201-226.
- Wardle, P. (1991). *Vegetation of New Zealand*. Cambridge University Press. 672 p.
- Warming, E. (1895). *Oecology of Plants, an introduction to the study of plant communities*. Clarendon Press, Oxford. 422p.
- Warming, J. E. B., assisted by M. Vahl. (1909). *Oecology of plants: an introduction to the study of plant communities*. P. Groom and I. B. Balfour, translators. Clarendon Press, Oxford UK. 1977. Arno Press, New York, New York, USA
- Watson, H. C. (1847-1859). *Cybele Britannica, or British plants, and their geographical relations*. Cuatro volúmenes. Longman, London, UK. 472 p.

Watson, H.C. (1833). Observations on the affinities between plants and subjacent rocks.

Magazine of Natural History. 6:424-427.

Wentworth, T.R. (1981). Vegetation on Limestone and Granite in the Mule Mountains. Arizona. Ecology. 62(2), 469–482.

Whittaker, R.H. & Niering, W.A. (1968). Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: IV. limestone and acid soils. Journal of Ecology. 56, 523–544.

Willis, K.J. & Whittaker, R.J. (2002). Species diversity - Scale matters. Science. 295: 1245-1246.

Wiser, S. K. & Buxton, R. P. (2008). Context matters: Matrix vegetation influences native and exotic species composition on habitat islands. Ecology. 89: 380–391.

Wiser, S. K. & Buxton, R. P. (2009). Montane outcrop vegetation of Banks Peninsula, South Island, New Zealand. New Zealand Journal Ecology. 33 (2): 164-176.

Wiser, S.K., Peet, R. K., White, P.S. (1996). High-elevation rock outcrop vegetation of the Southern Appalachian Mountains. Journal of Vegetation Science. 7: 703-722.

Wohlgemuth, T. (1998). Modelling floristic species richness on a regional scale: a case study in Switzerland. Biodiversity and Conservation. 7: 159–177.

Zak, M.R., Cantero, J.J., Hoyos, L., Núñez, C. y Cabido, M. (2019) Vegetación. En Giayetto, O. y Zak, M.R., editores. Hacia el Ordenamiento territorial de la provincia de Córdoba: bases ambientales. Córdoba, Argentina: Báez Ediciones, pp. 55–91.

Zhao, J. (1998). Rock mass hydraulic conductivity of the Bukit Timah granite, Singapore. Engineering Geology. 50 (1-2): 211-216.

Zwieniecki M. & Newton, M. (1995). Roots growing in rock fissures: their morphological adaptation [en línea]. Plant Soil 172:181187. Disponible en <https://doi.org/10.1007/BF0001>