



FLUJO GÉNICO RESTRINGIDO ENTRE POBLACIONES DE *PARAPIPTADENIA RIGIDA* (LEGUMINOSAE) DEL BOSQUE ATLÁNTICO DEL ALTO PARANÁ

RESTRICTED GENE FLOW AMONG POPULATIONS OF *PARAPIPTADENIA RIGIDA* (LEGUMINOSAE) OF THE UPPER PARANA ATLANTIC FOREST

Macarena Navarro¹, María E. Barrandeguy^{1,2,3}, Alejandra L. Goncalves^{1,2,3*}
& María V. García^{1,2,3}

1. Laboratorio de Genética de Poblaciones y del Paisaje, Facultad de Ciencias Exactas, Químicas y Naturales, Universidad Nacional de Misiones, Posadas, Argentina

2. Instituto de Biología Subtropical (UNaM – CONICET), Posadas, Argentina

3. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina

*alejandragoncalves@fceqyn.unam.edu.ar

Citar este artículo

NAVARRO, M., M. E. BARRANDEGUY, A. L. GONCALVES & M. V. GARCÍA. 2026. Flujo génico restringido entre poblaciones de *Parapiptadenia rigida* (Leguminosae) del Bosque Atlántico del Alto Paraná. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 61: 23-37.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v61.n1.50063>

org/10.31055/1851.2372.v61.n1.50063

Recibido: 15 Sep 2025

Aceptado: 15 Dic 2025

Publicado en línea: 31 Mar 2026

Publicado impreso: 31 Mar 2026

Editora: Gisela M. Vía Do Pico

ISSN versión impresa 0373-580X

ISSN versión on-line 1851-2372

SUMMARY

Background and aims: The Province of Misiones contains one of the largest remaining continuous areas of the Upper Paraná Atlantic Forest, where *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan, a canopy tree species, is found. This study evaluated the role of gene flow in shaping the amount and distribution of neutral genetic variability in natural populations of this species in Misiones.

M&M: Individuals from four populations were genotyped using four species-specific nuclear microsatellite *loci*. Genetic diversity was assessed, population genetic structure was determined, the inbreeding coefficient was estimated, the representativeness of nuclear genetic variability was analyzed, and both historical and recent gene flow levels were estimated.

Results: High genetic diversity, population genetic structure, and inbreeding were detected. The Cuña Pirú population was the most representative of overall genetic diversity, while Barra Machado showed the greatest genetic differentiation from the other populations. Historical gene flow levels were higher than recent levels.

Conclusions: The high genetic diversity may be attributed to the species' mating system, longevity, and broad distribution. Inbreeding suggests cross-pollination among spatially clustered related individuals. Population genetic structure is consistent with higher historical than recent gene flow, likely as a consequence of landscape fragmentation.

KEY WORDS

Anchico colorado, gene flow, landscape fragmentation, microsatellites, population genetic structure, Upper Paraná Atlantic Forest.

RESUMEN

Introducción y objetivos: La provincia de Misiones resguarda una de las mayores áreas continuas remanentes del Bosque Atlántico del Alto Paraná donde se distribuye *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan, especie arbórea característica del estrato superior. Se determinó el rol del flujo génico sobre la cantidad y distribución de la variabilidad genética neutral en poblaciones naturales de esta especie en Misiones.

M&M: Se genotipificaron individuos provenientes de cuatro poblaciones mediante cuatro *loci* microsatélites nucleares específicos. Se caracterizó la diversidad genética, se determinó la estructura genética poblacional, se estimó el coeficiente de endogamia, se analizó la representatividad de la variabilidad genética nuclear y se estimaron los niveles de flujo génico histórico y reciente.

Resultados: Se detectó elevada diversidad genética, estructura genética poblacional y endogamia. La población Cuña Pirú resultó la más representativa de la diversidad genética, mientras que Barra Machado presentó la mayor diferenciación genética con respecto al complemento. Se evidenciaron niveles de flujo génico histórico mayores al reciente.

Conclusiones: La elevada diversidad genética resultaría del sistema de fecundación, longevidad y amplia distribución de la especie, la endogamia sugiere fecundación cruzada entre individuos emparentados espacialmente agrupados, mientras que la estructura genética poblacional indicaría niveles de flujo génico histórico mayores al reciente, como consecuencia de la fragmentación del paisaje.

PALABRAS CLAVE

Anchico colorado, Bosque Atlántico del Alto Paraná, estructura genética poblacional, fragmentación del paisaje, microsatélites.

INTRODUCCIÓN

Las poblaciones de especies arbóreas constituyen reservorios fundamentales de biodiversidad. Se estima que los bosques representan alrededor del 32 % de la superficie terrestre mundial, de los cuales un 92 % corresponde a bosques naturales y un 8 % a bosques implantados (FAO, 2025). Los bosques, tanto naturales como implantados, brindan servicios ecosistémicos claves, proporcionan el hábitat de numerosas especies, constituyen reservorios de carbono, median la reducción de la erosión del suelo y regulan el impacto sobre las cuencas hidrográficas (Ledig, 2004; Amaral *et al.*, 2007).

Los cambios en el uso de la cobertura terrestre pueden llevar a degradación ambiental y deterioro progresivo de la calidad de los ecosistemas remanentes, influyendo sobre la forma, el tamaño y el rearrreglo espacial de los hábitats disponibles (Gibbs, 2001; Tabarelli *et al.*, 2004). Esta transformación del paisaje puede tener como consecuencias una reducción en la cantidad y diversidad disponible de hábitat para las especies, afectando la persistencia y la distribución de la variabilidad genética de sus poblaciones (Gibbs, 2001; Morera *et al.*, 2007). La fragmentación, particularmente en plantas, puede influir sobre procesos ecológicos claves como la polinización, la dispersión de semillas y la colonización, afectando a las tasas de flujo génico y el tamaño poblacional (Gibbs, 2001; Pütz *et al.*, 2011).

La diversidad genética permite que las poblaciones persistan, evolucionen y respondan a los cambios ambientales a través del tiempo, influyendo sobre el estado sanitario y la vitalidad de los ecosistemas boscosos, constituyendo una de las bases para el desarrollo de programas de uso sustentable, mejoramiento y domesticación (Amaral *et al.*, 2007; FAO, 2014). Los patrones de distribución de la variabilidad genética entre poblaciones son consecuencia de la acción de los procesos microevolutivos: mutación, migración, flujo génico, selección natural y deriva genética (Hartl & Clark, 2007). La estructura genética poblacional hace referencia a la distribución de la variabilidad genética tanto espacial como temporalmente (Hartl & Clark, 2007). Estos patrones de distribución son el resultado de la acción conjunta de procesos microevolutivos, eventos demográfico-históricos y del sistema de

fecundación (Templeton, 2006). Considerando *loci* selectivamente neutros, el balance entre los efectos opuestos de la deriva genética y el flujo génico es el principal determinante de la estructura genética poblacional, la cual puede ser cuantificada mediante el índice de fijación F_{ST} (Wright, 1921).

El Bosque Atlántico es considerado uno de los ecosistemas con mayor diversidad biológica, conteniendo alrededor del 7 % de las especies de la Tierra (Di Bitetti *et al.*, 2003). En la provincia de Misiones se encuentra la porción sudoeste de esta ecorregión, denominada Bosque Atlántico del Alto Paraná (BAAP), la cual es considerada uno de los “puntos calientes” de biodiversidad dada su elevada riqueza específica y endemismos (Myers *et al.*, 2000). En Argentina, el BAAP se localiza en la provincia fitogeográfica Paranaense del Dominio Amazónico (Cabrera, 1976) que consiste fundamentalmente en selvas subtropicales multiestratificadas, selvas marginales o de ribera y ‘campos’, dividiéndose en el distrito de las Selvas Mixtas y el distrito de los Campos (Fig. 1). En el distrito de las Selvas Mixtas, dentro de la unidad fisonómico-florística Selva pluvial semicaducifolia (Oyarzabal *et al.*, 2018), se encuentran representadas las comunidades ribereñas a lo largo de los ríos Paraná y Uruguay (Martínez Crovetto, 1963). Las selvas marginales comprenden la vegetación de estas riberas y sus afluentes, constituyendo una faja angosta que forma una selva en galería a lo largo de los ríos e incluye árboles de la selva climácica misionera (Rodríguez *et al.*, 2005). Una especie frecuente del estrato superior del BAAP es *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan localmente conocida como anchico colorado perteneciente a la familia Leguminosae, subfamilia Caesalpinioideae (LPWG, 2017). La distribución y hábitat de esta especie comprende principalmente el noreste de Argentina, sudeste de Paraguay y sur de Brasil (Cialdella, 2000) (Fig. 1). En Argentina *P. rigida* está presente en la subregión del Bosque Interior, en las subunidades denominadas Selva con *Nectandra* spp., *Ocotea* spp. y *Balfourodendron riedelianum* y en la Selva con *Myracrodruon balansae* (Oyarzabal *et al.*, 2018). Su presencia se extiende a Corrientes y Formosa a lo largo de la cuenca del Paraná-Paraguay con frecuencia en sitios altos de buen drenaje. Estas comunidades donde ocurre *P. rigida* están incluidas dentro del Núcleo Misiones de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (Prado, 2000; DRYFLOR, 2016).

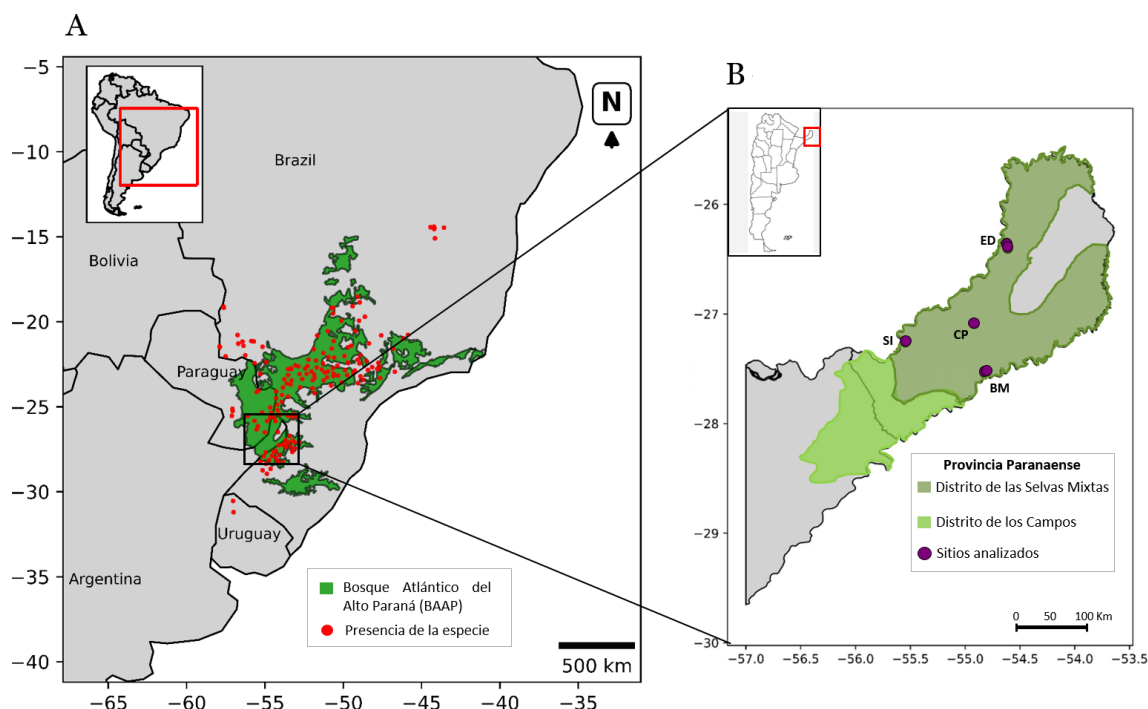


Fig. 1. A: Distribución geográfica de *Parapiptadenia rigida* en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. **B:** Distritos de la provincia fitogeográfica Paranaense en Argentina (Cabrera, 1971) y localización geográfica de los sitios de muestreo. Abreviaturas= SI: San Ignacio; ED: Eldorado; CP: Cuña Pirú; BM: Barra Machado.

Parapiptadenia rigida es una especie arbórea secundaria temprana, alógama y monoica que presenta autoincompatibilidad y polinización mediada por abejas (Ribas, 1999). Sus árboles son longevos, de hasta 35 metros de altura y presentan una corteza de color castaño rojizo (López, 2002). Su madera es dura y homogénea, de textura fina, con aplicaciones en construcciones rurales y carpintería (Tortorelli, 2009), siendo una de las principales especies nativas de las cuales se extraen rollos en Misiones (SACVeFor, 2024). Asimismo, es una especie frecuentemente empleada en programas de reforestación de bosques riparios debido a su tolerancia al estrés hídrico por inundaciones (Silva *et al.*, 2010). Presenta una copa aplanada, poco densa, con hojas bipinnadas verde oscuras de hasta 15 cm de largo que contienen de tres a ocho pares de pinnas y folíolos falcados caedizos. Sus inflorescencias son espigas cilíndricas, axilares, generalmente solitarias, las cuales reúnen numerosas flores sésiles que son perfectas, diminutas, de aspecto

tubular y de color amarillo-verdoso (Ciadella, 2000). El fruto es una legumbre de color negro-rojizo, de superficie rugosa, ligeramente reticulada, lustrosa, que presenta dehiscencia longitudinal doble y que contiene de 9-12 lóculos. Las semillas son comprimidas, livianas, de 8-11 mm de diámetro y rodeadas por un ala angosta, dispersadas por anemocoria y que presentan una tasa de germinación elevada sin tratamientos pregerminativos (Ciadella, 2000; Eibl *et al.*, 2022) (Fig. 2).

Los bosques nativos de Misiones donde se encuentran las poblaciones de *P. rigida* presentan diferentes grados de fragmentación, los cuales pueden influir sobre los niveles de diversidad y estructura genética poblacional. Por ello, considerando la biología reproductiva de *P. rigida* y su presencia como especie frecuente del estrato arbóreo del BAAP, en el presente trabajo se determinó el rol del flujo génico sobre la cantidad y distribución de la variabilidad genética neutral en poblaciones naturales de esta especie.

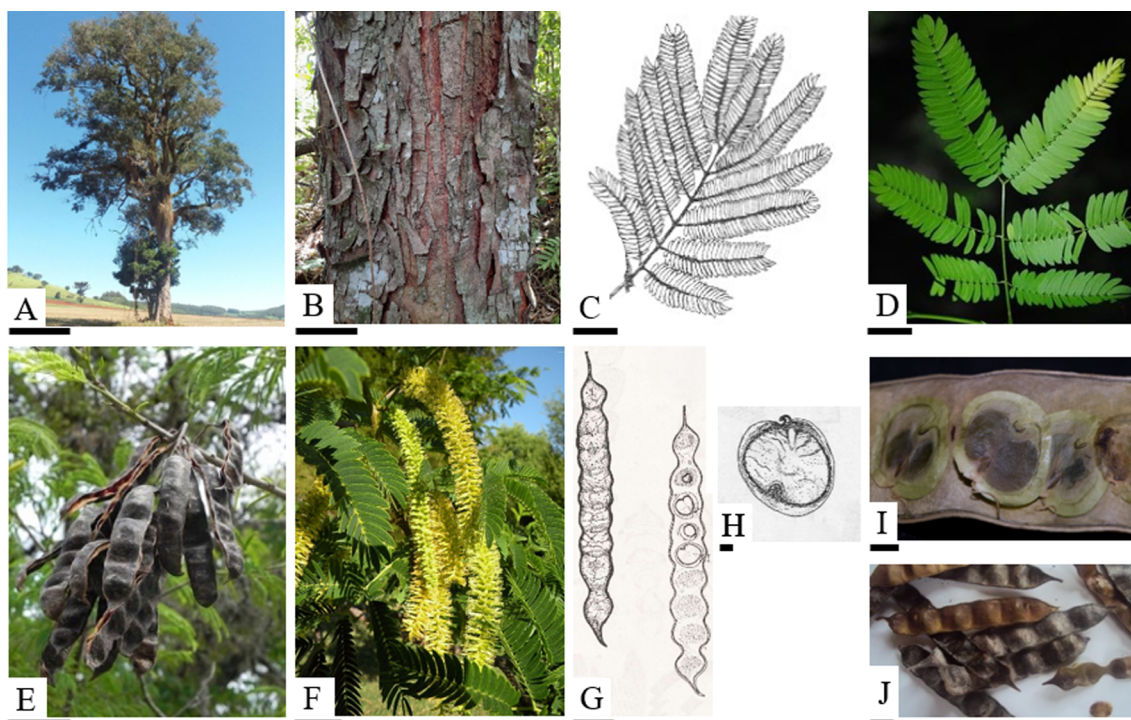


Fig. 2. Características morfológicas de *Parapiptadenia rigida*. **A:** Individuo adulto. **B:** Detalles de la corteza. **C-D:** Hojas. **E, G, J:** Fruto. **F:** Inflorescencias. **H-I:** Semillas. Escalas= A: 6 m; B: 10 cm; C: 2,5 cm; D: 4,5 cm; E: 3 cm; F: 2 cm; G: 3 cm; H: 0,4 cm; I: 2 cm y J: 1,5 cm. Imágenes de propia autoría (B) y tomadas de la página web de Flora Londrina (A), de Gartland *et al.* (1995) (C, G, H), de la página web del gobierno de la ciudad de Buenos Aires (2017) (J), de Dos Santos Machado (2019) (E) y de la página web del Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca de Uruguay (D, F, I).

MATERIALES Y MÉTODOS

Sistema de estudio

Se analizaron individuos de remanentes boscosos ubicados en las zonas Norte, Centro y Sur de la provincia de Misiones, en las localidades de San Ignacio, Eldorado, Barra Machado y Cuña Pirú, de manera que el área de estudio se situó en la Provincia Biogeográfica Paranaense del dominio Amazónico (Cabrera, 1971), en el Bosque Atlántico del Alto Paraná. Se consideró un total de 37 individuos adultos, localizados a una distancia de separación superior a 20 m de radio. Los individuos fueron geo-referenciados mediante el sistema de posicionamiento global (GPS) y se tomaron muestras de hojas jóvenes de cada individuo, las cuales se conservaron en bolsas herméticas rotuladas conteniendo cloruro

de sodio hasta su posterior procesamiento en el laboratorio (Tabla 1; Tabla S1 en Material Suplementario).

Extracción de ADN genómico total y genotipificación

Se extrajo ADN genómico total de individuos adultos empleando el protocolo de extracción CTAB descrito por Doyle (1991). A partir de hojas deshidratadas, se realizó una molienda con nitrógeno líquido de manera mecánica y se tomaron 30 mg del molido. La calidad del ADN extraído se verificó en geles de agarosa al 1 %. Los individuos adultos fueron genotipificados empleando cuatro *loci* microsatélites (SSRs) específicos: *Prig. 21*, *Prig. 33*, *Prig. 62* y *Prig. 87*, desarrollados por Costa *et al.* (2012). Las reacciones de amplificación se realizaron en un volumen final de 14 µl empleando 2 µl de ADN genómico; 1X de *buffer* TE (tris-

Tabla 1. Localización geográfica de las poblaciones de *Parapiptadenia rigida* analizadas.

Poblaciones	N	Latitud	Longitud	Altitud (m s.n.m)
San Ignacio	7	27° 15' 27,11" S	55° 32' 44,30" O	158
Eldorado	10	26° 21' 39,67" S	54° 37' 34,01" O	137
Cuña Pirú	10	27° 05' 5,54" S	54° 55' 4,29" O	463
Barra Machado	10	27° 31' 59,09" S	54° 49' 17,02" O	128

EDTA); entre 2,5-3,0 mM de Cl_2Mg en función del locus analizado; 0,2 mM de cada dNTP; 1U de *Taq* polimerasa; 0,8 μM de cebador M13-*forward*, 0,8 μM del cebador *reverse*, 0,8 μM de cebador universal M13 marcado con un fluoróforo (FAM o HEX) en su extremo 5' y agua destilada estéril hasta completar volumen.

Las reacciones de amplificación fueron realizadas en un termociclador Biometra *TProfessional Standard* (Tabla 2). Los productos de amplificación fueron corroborados mediante electroforesis en geles de agarosa al 1,5 % utilizando *buffer* TBE al 1X y *loading buffer* teñido con Gel Red al 1 %, empleando como referencia un marcador de peso molecular de 100 pb.

La genotipificación de los individuos se realizó mediante el método de los tres cebadores propuesto por Schuelke (2000) modificado por Goncalves *et al.* (2013) por medio de electroforesis capilar en un secuenciador analizador de fragmentos de tecnología

capilar Mega BACE serie 1000 (IGEVEV, La Plata, Argentina). La identificación de los diferentes alelos en base al tamaño de los fragmentos se realizó mediante el análisis de electroferogramas empleando el programa Osiris 2.16 (*Open Source Independent Review and Interpretation System* - NCBI). A partir de la combinación de los alelos obtenidos para los diferentes *loci* se definieron los genotipos multilocus correspondientes.

Caracterización y cuantificación de la diversidad genética poblacional

Se identificaron posibles errores de genotipificación que puedan llevar a una sobrestimación de la homocigosis como consecuencia de alelos no amplificados o alelos nulos, picos resultantes del tartamudeo de la polimerasa y dominancia de alelos cortos (Van Oosterhout *et al.*, 2004) mediante la comparación de los genotipos observados en cada población con los genotipos esperados obtenidos mediante la aleatorización de los alelos observados para cada locus. Para ello se empleó el programa Microchecker versión 2.2.3 (Van Oosterhout *et al.*, 2004). Se testó el equilibrio de Hardy-Weinberg por locus para cada población mediante pruebas chi-cuadrado empleando el programa Genalex versión 6.5 (Peakall & Smouse, 2012). Además, se testó el desequilibrio de ligamiento para todos los pares de *loci* en cada población empleando el algoritmo de Montecarlo basado en Cadenas de Markov (MCMC) con los siguientes valores: 1000 iteraciones por lote; 100 lotes y 1000 dememorizaciones. Para ello se empleó el programa Genepop versión 4.7.5 (Raymond & Rousset, 1995).

Se caracterizó la diversidad genética mediante la estimación de los siguientes parámetros: número promedio de alelos por locus (N_A), número efectivo de alelos por locus (N_E), número promedio de alelos únicos (N_{AU}) expresado en porcentaje a partir de la siguiente ecuación $\%N_{AU} = (N_{AU} / N_A) \times 100$. Por otro lado, la diversidad genética se cuantificó utilizando los siguientes parámetros: heterocigosis observada (H_o); heterocigosis esperada (H_e) y riqueza alélica (R). Estas estimaciones se realizaron empleando el programa GenAlEx versión 6.5 (Peakall & Smouse, 2012), mientras que la riqueza alélica fue estimada empleando el programa FSTAT (Goudet, 1995).

Tabla 2. Condiciones de ciclado de los cuatro *loci* SSRs empleados. Se indica con T_A : Temperaturas de hibridación específica de cada cebador (Prig. 21 y Prig. 33= 56 °C; Prig. 62= 57 °C y Prig. 87= 59 °C).

	Temperatura (°C)	Tiempo (min)	Número de ciclos
Desnaturalización inicial	94	2:00	1
Desnaturalización	94	0:45	27
Hibridación	T_A	1:00	
Extensión	72	1:00	
Desnaturalización	94	0:45	8
Hibridación M13- F	53	1:00	
Extensión	72	1:00	
Extensión Final	72	15:00	1

Análisis de la distribución de la variabilidad genética poblacional

Para la determinación de la estructura genética poblacional se realizó un análisis mediante inferencia Bayesiana empleando un modelo de tipo *admixture*, en el cual los individuos fueron asignados a un número de K clusters ($K= 1-8$) en base a datos genotípicos multilocus (Pritchard *et al.*, 2000). El valor real de K fue estimado empleando el método de Evanno *et al.* (2005) el cual se basa en la tasa de cambio de segundo orden de la función de probabilidad (ΔK) con respecto a K . Estos análisis fueron realizados empleando el programa STRUCTURE (Pritchard *et al.*, 2000) y STRUCTURE HARVESTER (Earl & von Holdt, 2012). Además, se determinó la partición de la variación genética en los diferentes niveles jerárquicos considerados y se estimó el índice de fijación F_{ST} para medir el grado de estructuración genética mediante un análisis de la varianza molecular (AMOVA). Se implementaron dos modelos de AMOVA, Modelo 1 y 2, considerando dos niveles jerárquicos (entre poblaciones y dentro de poblaciones) y tres niveles jerárquicos (entre poblaciones, dentro de poblaciones y dentro de individuos), respectivamente. En el Modelo 1 se establecieron dos criterios para la definición de los niveles: poblaciones y clusters. Por su parte, el Modelo 2 del AMOVA permitió estimar el coeficiente de endogamia F_{IS} calculado como $F_{IS} = \sigma_b^2 / (\sigma_b^2 + \sigma_c^2)$, donde σ_c^2 y σ_b^2 son componentes de co- varianza debido a diferencias entre los haplotipos dentro de una población (σ_c^2) y entre haplotipos en diferentes poblaciones dentro de grupos (σ_b^2) (Excoffier & Lischer, 2010). Estos análisis se realizaron empleando el programa Arlequín 3.5 (Excoffier & Lischer, 2010). La significancia estadística entre los coeficientes F_{IS} poblacionales se analizó a nivel global mediante el test de Kruskal-Wallis (Kruskal & Wallis, 1952) y de a pares empleando el test de Wilcoxon (Wilcoxon, 1945). La representatividad de la diversidad genética nuclear fue estimada a partir de la diferencia entre la composición genética de cada población con relación a la composición genética de su complemento mediante la estimación del índice de diferenciación genética de Gregorius D_j (Gregorius, 1984). Esta medida toma valores entre 0 y 1, donde $D_j= 0$ indica que la subpoblación y su complemento son genéticamente idénticos y $D_j= 1$ indica que son completamente diferentes (Gregorius & Roberds, 1986; Gillet, 2010). Además, se estimó el índice de diferenciación subpoblacional δ para representar el

nivel medio de diferenciación entre poblaciones. Esta medida alcanza su valor máximo de 1 cuando todas las subpoblaciones son completamente diferentes (Gregorius & Roberds, 1986). La estimación de los índices D_j y δ se realizó considerando como niveles de análisis: acervo génico, es decir el conjunto de alelos presente en cada población; y genotipos, es decir el conjunto de genotipos multilocus presente en cada población. Este análisis se realizó empleando el programa GSED versión 3.0 (Gillet, 2010).

Cuantificación indirecta del flujo génico

La estimación del flujo génico o el número efectivo de migrantes ($N_e m$) considerando las poblaciones se realizó de manera indirecta tanto a partir del estadístico F_{ST} global y de a pares como mediante el método de alelos raros (Slatkin, 1985b). Estas estimaciones se realizaron empleando el programa GenAlEx versión 6.5 (Peakall & Smouse, 2012) y GenePop v 2.4 (Rousset, 2008), respectivamente.

RESULTADOS

Se obtuvo ADN genómico en calidad y cantidad óptimas a concentraciones entre 10 y 25 ng/μl. La amplificación de fragmentos resultó en la obtención de amplicones de tamaños comprendidos en un rango de 172-224 pb para el locus *Prig.* 21, 202-207 pb para el locus *Prig.* 33, 242-257 pb para el locus *Prig.* 62 y 194-211 pb para el locus *Prig.* 87. Para los cuatro loci SSRs empleados se detectó un total de 40 alelos con una media de 5,13 alelos por locus. Mediante la prueba de chi cuadrado se detectó que las poblaciones analizadas se encuentran en equilibrio Hardy-Weinberg para los loci considerados a excepción de: San Ignacio para el locus *Prig.* 87; Cuña Pirú para los loci *Prig.* 62 y *Prig.* 87 y Barra Machado para el locus *Prig.* 62 (Tabla 3). Se identificaron 15 alelos únicos, cinco en Barra Machado, cinco en Cuña Pirú, dos en Eldorado y tres en San Ignacio. Las poblaciones presentaron valores de N_e menores a los valores de N_A , siendo San Ignacio la población que presentó la mayor uniformidad en las frecuencias alélicas. La diversidad genética fue elevada y no se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre las poblaciones considerando las medianas de los parámetros de diversidad genética estimados (Tablas S2-S3 en Material Suplementario).

Tabla 3. Prueba de equilibrio de Hardy-Weinberg por locus y caracterización de la diversidad genética de las poblaciones analizadas de *P. rigida*. Abreviaturas= N : tamaño de la población, N_A : número promedio de alelos por locus, N_E : número efectivo de alelos por locus, H_E : heterocigosis esperada, H_O : heterocigosis observada, R : riqueza alélica, N_{AU} : número promedio de alelos únicos, % N_{AU} : número promedio de alelos únicos expresado como porcentaje, (ns): estadísticamente no significativo; (*): $p < 0,05$; (**): $p < 0,01$; (***) : $p < 0,001$; #: F_{IS} global.

Poblaciones	Estadístico χ^2				N	N_A	N_E	H_E	H_O	R	N_{AU}	% N_{AU}	F_{IS}
	Prig. 21	Prig. 33	Prig. 62	Prig. 87									
San Ignacio	22,00 (ns)	16, 53 (ns)	7 (ns)	14 (**)	7,00	5,00	3,71	0,70	0,89	4,82	0,75	15,00	0,00
Eldorado	28,41 (ns)	10,40 (ns)	6,90 (ns)	7,99 (ns)	10,00	5,25	3,17	0,64	0,55	4,35	0,50	9,52	0,19
Cuña Pirú	41,07 (ns)	8,62 (ns)	32,25 (**)	40,63	10,00	6,00	4,09	0,73	0,41	5,05	1,25	20,83	0,46
Barra Machado	21,24 (ns)	0,03 (ns)	20,58 (*)	11,13 (ns)	9,00	4,25	2,10	0,46	0,50	3,41	1,25	29,41	0,00
Total					5,13	3,27	0,63	0,59	4,41	0,94	18,69	0,15	#

El análisis de la estructura genética poblacional resultó en la asignación de los individuos a dos *clusters* genéticos ($K= 2$). Los individuos pertenecientes a Eldorado y San Ignacio fueron asignados a un mismo

cluster genético mientras que aquellos pertenecientes a Barra Machado fueron asignados al otro. Por su parte, los individuos pertenecientes a Cuña Pirú fueron asignados a ambos *clusters* genéticos (Fig. 3).

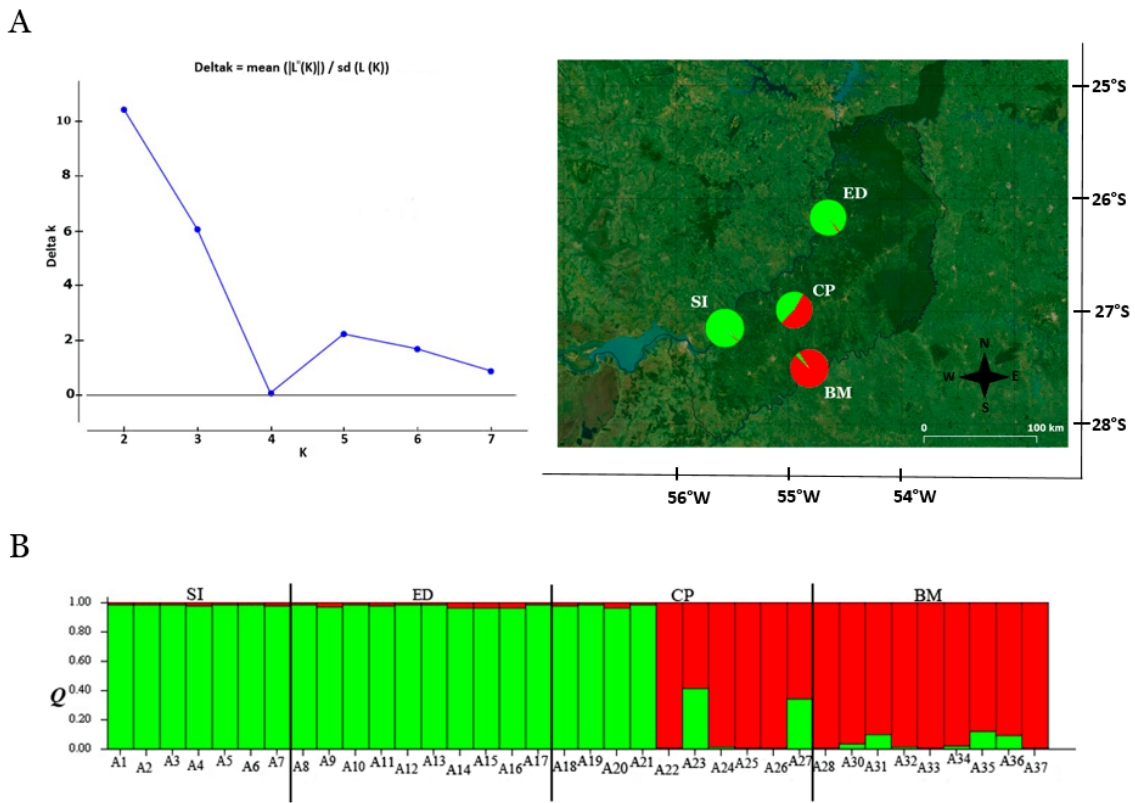


Fig. 3. A: Número más probable de *clusters* genéticos y localización en la provincia de Misiones. **B:** Estructura genética poblacional y asignación de individuos a dos *clusters* genéticos. Abreviaturas= SI: San Ignacio; ED: Eldorado; CP: Cuña Pirú; BM: Barra Machado.

El mayor porcentaje de la variación genética total estuvo contenido en el nivel dentro de poblaciones (79 %) y dentro de *clusters* (66 %), mientras que entre poblaciones estuvo contenido un 21 % de la variación genética y entre *clusters* un 34 % de la variación genética. Se detectó estructura genética poblacional elevada a nivel de poblaciones ($F_{ST}= 0,21$) y a nivel de *clusters* ($F_{ST}= 0,34$). A partir del análisis del índice F_{ST} de a pares se detectó marcada estructura genética entre la población Barra Machado con respecto a las poblaciones San Ignacio y Eldorado ($F_{ST}= 0,37$ y $0,36$ respectivamente) en tanto que la estructura genética fue baja tanto entre San Ignacio y Eldorado como entre Cuña Pirú y Barra Machado ($F_{ST}= 0,08$ en ambos casos) (Tabla 4).

El índice F_{IS} global presentó un valor de $0,15$ ($p < 0,05$). La población Cuña Pirú presentó diferencias estadísticamente significativas con las poblaciones San Ignacio y Barra Machado ($p= 0,03$), siendo Cuña Pirú la población que presentó el mayor valor del coeficiente de endogamia ($F_{IS}= 0,46$; $p < 0,05$).

La diferenciación genética a nivel de acervo génico de cada población estuvo comprendida en el rango $D_j= [0,38-0,67]$, mientras que la diferenciación genética media fue $\delta= 0,53$ (Tabla 5). La población que presentó mayor diferenciación genética con respecto al complemento fue Barra Machado, mientras que Cuña Pirú fue la población más representativa de la diversidad genética con respecto al complemento (Fig. 4). Por otra parte, a nivel genotípico, la diferenciación genética de cada población con respecto a su complemento estuvo

comprendida en el rango $D_j= [0,96-1]$, mientras que la diferenciación genética media fue $\delta= 0,98$. Por ello, si bien a nivel de acervo génico los sitios poseen ciertos alelos en común para los *loci* considerados, se detectó diferenciación máxima a nivel de las combinaciones genotípicas multilocus.

La estimación de $N_e m$ a partir del índice de fijación F_{ST} , considerando las poblaciones y los *clusters* fue $N_e m= 0,94$ y $N_e m= 0,49$, respectivamente. Al considerar los valores de F_{ST} tomados de a pares los valores de $N_e m$ estuvieron comprendidos en el rango $N_e m= [0,42-2,89]$ (Tabla 6). El flujo génico entre poblaciones estimado mediante el método de alelos raros aplicando una corrección de tamaño fue $N_e m= 2,29$.

DISCUSIÓN

En el presente trabajo se abordó el estudio del rol del flujo génico sobre la diversidad y estructura genética poblacional de *Parapiptadenia rigida* en el contexto de la fragmentación del BAAP. El empleo de marcadores moleculares codominantes selectivamente neutros permitió la identificación de genotipos multilocus para caracterizar la variabilidad genética poblacional contemporánea de esta especie nativa. Los cuatro *loci* SSRs analizados resultaron altamente polimórficos. Se detectó un total de 40 alelos en los 36 individuos de *P. rigida*, mientras que Costa *et al.* (2012) en tres poblaciones provenientes del bosque semidecidual de Brasil informaron 15 alelos en 45 individuos. La diversidad genética de las poblaciones analizadas en el presente trabajo

Tabla 4. Índice de fijación F_{ST} de a pares entre las poblaciones de *P. rigida*. Se indican valores de F_{ST} de a pares debajo de la diagonal y los valores de p arriba de la misma, respectivamente. Se señalan con * valores de $p < 0,05$.

Poblaciones	San Ignacio	Eldorado	Cuña Pirú	Barra Machado
San Ignacio	-	0,01*	0,04*	0,00*
Eldorado	0,08	-	0,00*	0,00*
Cuña Pirú	0,16	0,16	-	0,04*
Barra Machado	0,37	0,36	0,08	-

Tabla 5. Diferenciación genética de *Parapiptadenia rigida* por población. Abreviaturas= D_j : Diferenciación genética por población; δ : Índice de diferenciación subpoblacional.

Poblaciones	Acervo génico	Por genotipos
San Ignacio	0,59	0,96
Eldorado	0,53	0,96
Cuña Pirú	0,38	1,00
Barra Machado	0,67	1,00
δ	0,53	0,98

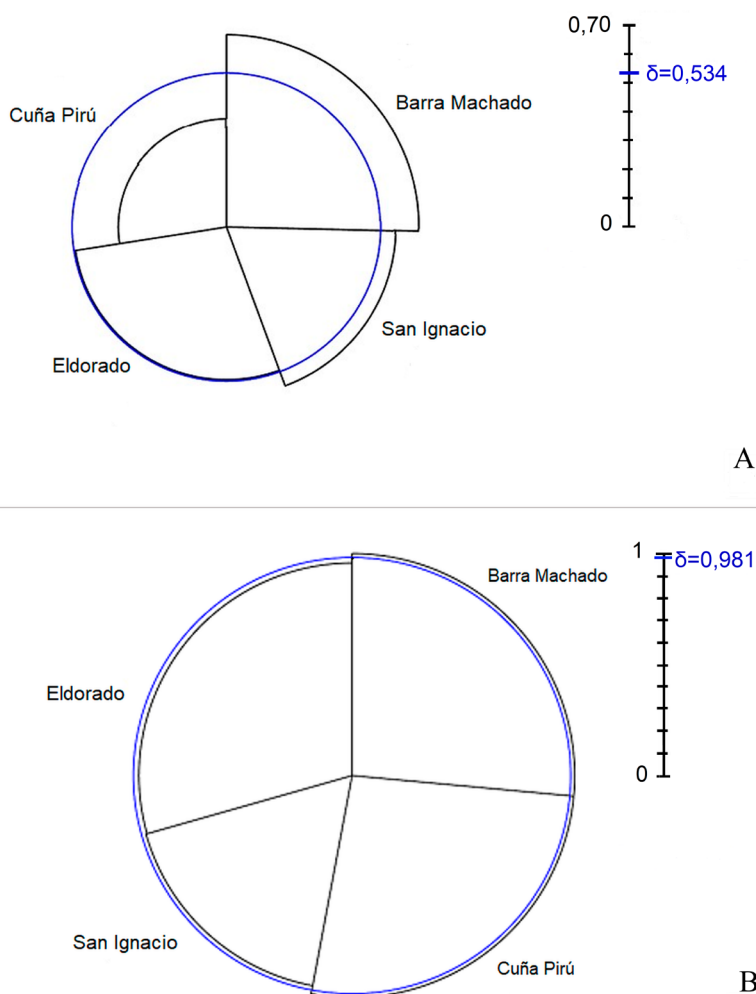


Fig. 4. Diferenciación genética (D_j) de las cuatro poblaciones analizadas a nivel de **A:** acervo génico y **B:** genotipos. La línea azul representa al índice de diferenciación subpoblacional (δ). Cada sección representa una población. El radio de cada sector indica la contribución de cada población a la diferenciación, mientras que el ángulo del sector es proporcional al peso (C_j) de esta población entre todas las poblaciones (o tamaño de la muestra).

fue elevada ($N_A = 5,13$), superando a la reportada empleando nueve *loci* SSRs ($N_A = 3,89$) (Costa *et al.*, 2012). Estas diferencias podrían deberse al menor poder de resolución del método de genotipificación mediante geles de poliacrilamida utilizado por Costa *et al.* (2012) respecto al método de genotipificación mediante electroforesis capilar utilizado en el presente trabajo. Considerando poblaciones de otras especies pertenecientes a la familia Leguminosae, el N_A estimado fue mayor al detectado empleando cinco *loci* SSRs

en poblaciones de *Enterolobium contortisiliquum* del Noreste argentino ($N_A = 3,9$) (Martinotto *et al.*, 2022) y menor al detectado empleando cinco *loci* SSRs en poblaciones de *Inga vera* del noreste de Brasil ($N_A = 8,3$) (Cruz Neto *et al.*, 2014). Por su parte, los valores inferiores de N_E en relación a N_A en todas las poblaciones de *P. rigida* analizadas pueden ser explicados por una distribución no uniforme de las frecuencias alélicas, ya que N_A y N_E toman valores equivalentes cuando los alelos presentan frecuencias alélicas similares

Tabla 6. Matriz de $N_e m$ de pares calculado a partir de F_{ST} y del método de alelos raros entre las poblaciones analizadas de *P. rigida*. Se indican valores del número efectivo de migrantes ($N_e m$) de pares calculado a partir de F_{ST} y del método de alelos raros por debajo y por encima de la diagonal, respectivamente. Se señalan con * valores de $p \leq 0,05$.

Poblaciones	San Ignacio	Eldorado	Cuña Pirú	Barra Machado
San Ignacio	-	1,05	0,54	0,30
Eldorado	2,90	-	0,48	0,26
Cuña Pirú	1,35	1,33	-	1,54
Barra Machado	0,43	0,44	2,79	-

(Barrandeguy & García, 2016). La población Barra Machado presentó menor uniformidad como consecuencia de la mayor proporción de alelos únicos a baja frecuencia (29,41 %), mientras que San Ignacio fue la población que presentó mayor uniformidad y baja proporción de alelos únicos (15%), dos de los cuales presentaron frecuencias moderadas (~0,2).

La estimación de la riqueza alélica presenta sensibilidad ante los efectos de la fragmentación reciente (Barrandeguy & García, 2021). En el presente trabajo, tanto las heterocigosis promedio (H_o y H_e) como la riqueza alélica fueron elevadas, indicando que las poblaciones analizadas de *P. rigida* presentan elevada diversidad genética. Por su parte, los valores de $H_o < H_e$ detectados indican un déficit de heterocigotas en las poblaciones Eldorado y Cuña Pirú que pueden ser consecuencia de endogamia.

La estructuración genética detectada fue elevada a nivel de poblaciones ($F_{ST} = 0,21$) y muy elevada a nivel de *clusters* ($F_{ST} = 0,34$) con la asignación de individuos a dos *clusters* genéticos diferenciados. Esto podría ser consecuencia de niveles reducidos de flujo génico entre las poblaciones analizadas que pueden conducir a aislamiento y fijación de alelos alternativos en las diferentes poblaciones por acción preponderante de la deriva genética. Este proceso microevolutivo aumenta los niveles de variación entre poblaciones y disminuye la variación genética en la población local respecto al total (Templeton, 2006).

Al analizar la conformación de cada *cluster* genético se observó que tanto los individuos de San Ignacio como los de Eldorado fueron asignados a un mismo *cluster*, lo cual podría explicarse por flujo génico entre las poblaciones. La asignación de la totalidad de individuos de Barra Machado a un *cluster* genético diferenciado sería resultado de aislamiento como consecuencia de flujo génico restringido, en tanto que los individuos de Cuña Pirú, asignados a ambos *clusters* presentaron una ascendencia mixta. Dado que Cuña Pirú se ubica en un punto intermedio entre las poblaciones analizadas en un área boscosa continua de alto valor de conservación en la comunidad de las selvas de laurel y guatambú, este resultado podría estar relacionado con un elevado flujo génico entre las poblaciones de esta especie en la provincia. Originalmente, la totalidad del área correspondiente a la ecorregión del BAAP estaba cubierta por bosque subtropical semi-deciduo continuo (Di Bitetti *et al.*, 2003; Placci & Di Bitetti, 2006) y, dentro de la provincia de Misiones, el distrito correspondiente a las Selvas mixtas ocupaba la mayor parte de la superficie de la provincia (Rodríguez *et al.*, 2005). Dentro de este distrito se distinguen cuatro comunidades (selva de laurel y guatambú, selva de laurel, guatambú y palo rosa, selva de laurel, guatambú y pino Paraná y selvas marginales) en las cuales se ha documentado la presencia de *P. rigida*.

Por su parte, las poblaciones de San Ignacio y Eldorado, cuyos individuos fueron asignados a un mismo *cluster*, se localizan en las selvas marginales de la ribera del Paraná (Distrito Fluvial, subdistrito Paranaense *sensu* Martínez Crovetto, 1963), mientras que Barra Machado, cuyos individuos fueron asignados a otro *cluster*, se localiza en las selvas marginales de la ribera del Uruguay (Distrito Fluvial, subdistrito Uruguayense *sensu* Martínez Crovetto, 1963). Adicionalmente, los valores de F_{ST} tomados de a pares evidenciaron diferenciación genética mayor entre las poblaciones San Ignacio y Eldorado con respecto a Barra Machado, de manera coincidente con la asignación de individuos a los *clusters* genéticos, con valores de $F_{ST} = 0,37$ y $0,36$, respectivamente, presentándose un posible patrón de diferenciación genética poblacional Noroeste-Sudeste en los remanentes boscosos de la provincia.

El incremento de homocigosis por endogamia detectado tanto en Cuña Pirú ($F_{IS} = 0,46$) como en Eldorado ($F_{IS} = 0,19$) puede ser explicado considerando la ubicación de estos sitios próximos a áreas protegidas como el Parque provincial Salto Encantado, la Reserva Valle del Cuña Pirú y la Reserva Privada Cerros del Tupí, en las cuales las poblaciones de especies arbóreas presentan elevada densidad de individuos. Las semillas de *P. rigida* se dispersan por anemocoria, autocoria o hidrocoria, y su polen es transportado por abejas pequeñas y medianas como *Tetragonisca angustula* y *Tetragonisca fiebrigii* las cuales presentan un rango de vuelo restringido, con distancias máximas de pecoreo de 600 m (Souza, 2013; Kaehler *et al.*, 2024). Así, la producción de semillas de las especies que presentan autoincompatibilidad, como *P. rigida*, resulta susceptible a los efectos de la fragmentación del hábitat que puede modificar la riqueza, composición, abundancia y/o comportamiento de los polinizadores (Aguilar *et al.*, 2006). De esta manera, una elevada proporción de individuos emparentados y espacialmente agrupados, sumado a la cercanía de estas poblaciones a áreas protegidas con presencia de individuos de *P. rigida*, puede implicar que los alelos dispersados vía polen sean idénticos por descendencia, lo cual aumenta la endogamia. Además, en las poblaciones de *P. rigida*, como consecuencia de los mecanismos de dispersión de semillas descriptos para esta especie, los individuos emparentados estarían localizados próximos en el espacio.

La estimación indirecta del flujo génico mediante el método de alelos raros, a diferencia del método basado en F_{ST} , permite indagar acerca de los niveles de flujo génico reciente entre poblaciones (Slatkin & Takahata, 1985). Según Slatkin (1985a) valores de $N_e m < 1$ indican que el flujo génico no contrarresta los efectos de la deriva genética mientras que valores de $N_e m > 1$ indican que el flujo génico contrarresta los efectos de la deriva genética. Al comparar los valores de $N_e m$ de a pares estimados con ambos métodos, los resultados evidenciaron niveles de flujo génico estimado a partir de F_{ST} mayores al flujo génico reciente, estimado mediante el método de alelos raros (Tabla 6). Esta disminución temporal del flujo génico podría explicarse como consecuencia de la fragmentación del paisaje. La región del BAAP se encuentra en una situación vulnerable debido a las

presiones de la deforestación y de la degradación forestal en las últimas décadas (Mohebalian *et al.*, 2022). Dado que la fragmentación puede afectar el sistema de fecundación de las poblaciones remanentes, este proceso promueve el aislamiento reproductivo como resultado de dispersión alélica restringida (Goncalves *et al.*, 2022).

Parapiptadenia rigida presenta amplia distribución geográfica en el BAAP y su elevada diversidad genética, en mayor medida distribuida en el nivel dentro de poblaciones, puede ser explicada por su longevidad y tasas elevadas de fecundación cruzada. Además, *P. rigida* es una especie ideal para la restauración de bosques nativos debido a que presenta características que no se hallan usualmente en una misma especie: rápido crecimiento, madera de alta densidad, frutos de fácil cosecha, semillas que no requieren tratamiento pre-germinativo, plántulas con tolerancia a la inundación y heladas (Eibl *et al.*, 1994; Silva *et al.*, 2010; Rorato *et al.*, 2018). En un contexto donde el incremento en la fragmentación del BAAP determina los niveles de flujo génico reciente de *P. rigida*, la identificación de sitios representativos de la diversidad genética resulta relevante en la definición de unidades de conservación de poblaciones de esta especie nativa en la provincia fitogeográfica Paranaense. Dado el estado de conservación del sitio Cuña Pirú, su pertenencia a un área protegida en bosques continuos, la elevada diversidad genética que resguarda, la asignación de individuos a los dos *clusters* genéticos detectados y teniendo en cuenta que constituye la población con mayor representatividad de la variabilidad genética total, se propone que este sitio sea considerado de importancia en programas de conservación. Sin embargo, debido al elevado coeficiente de endogamia detectado en Cuña Pirú se sugiere proceder con cautela en la identificación de árboles semilleros para programas de restauración de áreas degradadas.

Por su parte, considerando que Barra Machado resultó la población de mayor diferenciación genética respecto al complemento y que sus individuos fueron asignados a un *cluster* genético diferenciado, se propone ampliar el muestreo incorporando nuevos sitios en áreas localizadas en las Selvas marginales del subdistrito uruguayense para definir la relevancia de conservación genética de estos remanentes boscosos.

CONCLUSIONES

La estructuración genética detectada resulta en la conformación de dos *clusters* genéticos con un patrón espacial Noroeste-Sudeste asociado a las selvas marginales de la provincia fitogeográfica Paranaense. La endogamia detectada en Cuña Pirú y Eldorado podría ser consecuencia de fecundación cruzada entre individuos emparentados próximos en el espacio. Cuña Pirú constituye un sitio de importancia para ser considerado en programas de conservación dado que presenta la población con mayor representatividad de la variabilidad genética de *P. rigida*. Además, los niveles restringidos de flujo génico reciente en las poblaciones naturales de *P. rigida* podrían relacionarse con la fragmentación contemporánea del paisaje del Bosque Atlántico del Alto Paraná en la provincia de Misiones.

CONTRIBUCIÓN DE LAS AUTORAS

MN: Colecta del material, Metodología, Análisis de los datos, Redacción del manuscrito original, Redacción, revisión y edición del manuscrito final; MEB: Conceptualización, Colecta del material, Metodología, Análisis de los datos, Redacción, revisión y edición del manuscrito final; ALG: Conceptualización, Colecta del material, Metodología, Análisis de los datos, Redacción, revisión, edición y envío del manuscrito final; MVG: Conceptualización, Adquisición de fondos, Administración del proyecto, Redacción, revisión y edición del manuscrito final.

AGRADECIMIENTOS

Las autoras agradecen a la Dra. M. A. Maciel y al Lic. J. M. Boeris por su asistencia técnica. Se agradece además al Téc. D. L. Sánchez por su acompañamiento a sitios de muestreo y al Dr. G. Gaj-Merlera y Lic. H. A. Morano por su asistencia en la confección de los mapas incluidos en el presente trabajo.

DATOS PRIMARIOS DE INVESTIGACIÓN

Los datos primarios genético-poblacionales se encuentran disponibles en el repositorio Figshare: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.30471947.v1>

BIBLIOGRAFÍA

- AGUILAR, R., L. ASHWORTH, L. GALETTO & M. A. AIZEN. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecol. Lett.* 9: 968-980. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x>
- AMARAL, W., L. THOMSON & A. YANCHUK. 2007. Conservación de los Recursos Genéticos en su Ambiente Natural. En: BIOVERSITY INTERNATIONAL, F.A.O & FOREST AND LANDSCAPE (eds.), *Conservación y Manejo de los Recursos Genéticos Forestales: Visión General, Conceptos y algunos Métodos Sistemáticos*, pp. 1-4. Bioversity international, Roma.
- BARRANDEGUY, M. E. & M. V. GARCÍA. 2016. Microsatellites as a Tool for the Study of Microevolutionary Process in Native Forest Trees. En: ABDURAKHMONOV, I. (ed.), *Microsatellite Markers*, pp. 47-93. InTech, Londres. <https://doi.org/10.5772/65042>
- BARRANDEGUY, M. E. & M. V. GARCÍA. 2021. Richness Estimates for Analyzing Population Genetic Diversity. En: TRINDADE M. R. & M. ARAUJO CAMPOS (eds.), *Gen. Var.*, pp. 45-54. InTechopen Limited, Reino Unido. <https://doi.org/10.5772/intechopen.95585>
- CABRERA, A. L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 14: 1-42.
- CABRERA, A. L. 1976. *Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería: regiones fitogeográficas Argentinas*. Acme, Buenos Aires.
- CIALDELLA, A. M. 2000. *Flora Fanerogámica Argentina: Fabaceae Subfamilia Mimosoideae*, pp. 1-10. Proflora-CONICET, Córdoba.
- COSTA, B. F., L. A. RODRIGUES, E. A. RUAS, L. B. SOUZA, ... & P. M. RUAS. 2012. Characterization of nine microsatellite loci for the tree species *Parapiptadenia rigida* (Fabaceae-Mimosoideae) and their transferability. *Genet. Mol. Res.* 11: 2338-2342. <https://doi.org/10.4238/2012.August.13.7>
- CRUZ NETO, O., A. V. AGUIAR, A. D. TWYFORD, L. E. NEAVES, ... & A. V. LOPES. 2014. Genetic and ecological outcomes of *Inga vera* subsp. *affinis* (Leguminosae) tree plantations in a fragmented tropical landscape. *PLoS One*. 9: e99903. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099903>
- DI BITETTI, M. S., G. PLACCI & L. A. DIETZ. 2003. *Una Visión de Biodiversidad para la Ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná: Diseño de un*

- Paisaje para la Conservación de la Biodiversidad y prioridades para las acciones de conservación.* WWF, Washington D.C.
- DOS SANTOS MACHADO, P. F. 2019. *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan. En: GIEHL, E. L. H. (coord.), Flora digital do Rio Grande do Sul e de Santa Catarina. [online]. Disponible en: https://floradigital.ufsc.br/open_sp.php?img=19104. [Acceso: 26 Noviembre 2025].
- DOYLE, J. 1991. DNA (Cabrera, 1971 protocols for plants. En: HEWITT, G. M., A. W. B., JOHNSTON & J. P. W., YOUNG (eds.), *Molecular Techniques in Taxonomy*. NATO ASI Series, pp. 283- 293. Springer, Berlin. https://doi.org/10.1007/978-3-642-83962-7_18
- DRYFLOR. 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353: 1383-1387.
- EARL, D. A. & B. M. VONHOLDT. 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conserv. Genet. Resour.* 4: 359-361.
- EIBL, B. I., F. SILVA, A. CARVALLO, R. CZEREPAK & J. KEHL. 1994. Ensayos de germinación y análisis cuantitativos en semillas de especies forestales nativas de Misiones, RA. *Rev. For. Yvyretá* 5:33-48.
- EIBL, B. I., F. MONTAGNINI, L.N. LÓPEZ, H. F. ROMERO, ... & M. A. DE LA VEGA. 2022. Conservation and Registration of Seed Sources in Reserve Remnants in the Province of Misiones, Argentina. En: MONTAGNINI, F. (ed.), *Biodiversity Islands: Strategies for Conservation in Human-Dominated Environments*, pp. 157-181. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-92234-4_7
- EXCOFFIER, L. & H. E. L. LISCHER. 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Resour.* 10: 564-567.
- FAO. 2014. El estado de los recursos genéticos forestales en el mundo y el plan de acción mundial para la conservación, la utilización sostenible y el desarrollo de los recursos genéticos forestales. COFO/2014/5.5 Rev.1 [online]. Disponible en: <https://openknowledge.fao.org/items/f033de37-d81b-4cfa-b378-79f1c563c185>
- FAO. 2025. *Global Forest Resources Assessment*. Roma. FLORA LONDRINA. Actualización permanente. Muda de Gurucuia - *Parapiptadenia rigida*. [online]. Disponible en: <https://www.floralondrina.com.br/muda-de-gurucuia-parapiptadenia-rigida/>. [Acceso: 26 Noviembre 2025].
- GARTLAND, H. M., A. V. BOHREN, L. A. GRANCE, E. C. VOGEL, ... & A. SÁNCHEZ. 1995. Ficha técnica árboles de Misiones: *Parapiptadenia rigida* (Bentham) Brenan. *Rev. For. Yvyretá*. 6: 63- 72.
- GIBBS, J. P. 2001. Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild populations. *Biol. conserv.* 100: 15-20. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00203-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00203-2)
- GILLET, E. 2010. GSED Genetic Structures from Electrophoresis Version 3.0 Data User's Manual. Abt. Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, Universität Göttingen, Göttingen.
- GOBIERNO DE LA CIUDAD DE BUENOS AIRES. 2017. *Parapiptadenia rigida* la planta del Mes. Disponible en: <https://buenosaires.gob.ar/noticias/parapiptadenia-rigida>. [Acceso: 26 Noviembre 2025].
- GOUDET, J. F. 1995. FSTAT (version 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *J. Hered.* 86: 485-486. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a111627>
- GONCALVES, A. L., M. E. BARRANDEGUY & M. V. GARCÍA. 2013. Método económico de genotipificación por fluorescencia de SSRs en *Anadenanthera colubrina* var. *cebil*. *J. Basic. Appl. Genet.* 24 (Supl.): 107.
- GONCALVES, A. L., M. V. GARCÍA, M. E. BARRANDEGUY, S. C. GONZÁLEZ-MARTÍNEZ & M. HEUERTZ. 2022. Spatial genetic structure and mating system in forest tree populations from seasonally dry tropical forests: a review. *Tree. Genet. Genomes.* 18: 18. <https://doi.org/10.1007/s11295-022-01550-1>
- GREGORIUS, H. R. 1984. A unique genetic distance. *Biom. J.* 26: 13-18. <https://doi.org/10.1002/bimj.4710260103>
- GREGORIUS, H. R. & J. H. ROBERDS. 1986. Measurement of genetical differentiation among subpopulations. *Theor. Appl. Genet.* 71: 826-834. <https://doi.org/10.1007/BF00276425>
- HARTL, D. L. & A. G. CLARK. 2007. *Principles of population genetics*. Sinauer Associates, Sunderland.
- KAHLER, T. G., R. HALINSKI, F. A. CONTRERA, A. SILVEIRA & B. BLOCHTEIN. 2024. Flight distance and foraging of *Tetragonisca fiebrigi* (Apidae: Meliponini) in response to different concentrations of sugar in food resources and abiotic factors. *J. Apic. Res.* 63: 387-399. <https://doi.org/10.1080/00218839.2021.2005872>

- KRUSKAL, W. H. & W. A. WALLIS. 1952. Use of ranks in one-criterion variance analysis. *J. Am. Stat. Assoc.* 47: 583-621.
<https://doi.org/10.1080/01621459.1952.10483441>
- LEDIG, T. 2004. Conservación y Manejo de Recursos Genéticos Forestales. En: VARGAS H., J. J. V. BASILIO BERMEJO & F. T. LEDIG (eds.), *Manejo de Recursos Genéticos Forestales*, 2da ed., pp. 6-14. Colegio de Postgraduados, Montecillo, México y Comisión Nacional Forestal, Zapopan, Jalisco.
- LÓPEZ, J. A., E. LITTLE, G. RITZ, J. ROMBOLD & W. HAHN. 2002. *Árboles comunes del Paraguay: Nande yvyra mata kuera*, 2da. ed. Cuerpo de Paz, Asunción.
- LPWG. 2017. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* 66: 44-77.
<https://doi.org/10.12705/661.3>
- MARTÍNEZ CROVETTO, R. 1963. Esquema fitogeográfico de la provincia de Misiones (República Argentina). *Bonplandia* 1: 171-223. <https://doi.org/10.30972/bon.133941>
- MARTINOTTO, C. G., M. E. BARRANDEGUY, A. L. GONCALVES & M. V. GARCÍA. 2022. Variabilidad del acervo génico y parámetros germinativos en poblaciones naturales de *Enterolobium contortisiliquum* (Leguminosae) del Noreste Argentino. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 57: 1-10.
<https://doi.org/10.31055/1851.2372.v57.n4.38230>
- MINISTERIO DE GANADERÍA, AGRICULTURA Y PESCA. Actualización permanente. *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan. En: Centro de Germoplasma y Vivero Nacional Dr. Alejandro Gallinal, República Oriental del Uruguay [online]. Disponible en: https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/documentos/publicaciones/parapiptadenia_rigida_-_angico.pdf [Acceso: 26 Noviembre 2025].
- MOHEBALIAN, P. M., L. N. LÓPEZ, A. B. TISCHNER & F. X. AGUILAR. 2022. Deforestation in South America's tri-national Paraná Atlantic Forest: Trends and associational factors. *For. Pol. Econ.* 137: 102697.
<https://doi.org/10.1016/j.forpol.2022.102697>
- MORERA, C., J. PINTÓ & M. ROMERO. 2007. Paisaje, procesos de fragmentación y redes ecológicas: aproximación conceptual. En: PINTÓ, J. (ed.), *Corredores biológicos: acercamiento conceptual y experiencia en América*, pp. 11-47. Imprenta Nacional, San José.
- MYERS N., R. A. MITTERMEIER, C. G. MITTERMEIER, G. A. B. DA FONSECA & J. KENT. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 403: 853-858.
<https://doi.org/10.1038/35002501>
- OYARZABAL, M., J. CLAVIJO, L. OAKLEY, F. BIGANZOLI, ... & R. J. LEÓN. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecol. Austral.* 28: 40-63.
<https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>
- PEAKALL, P. E. & R. SMOUSE. 2012. GenA1Ex 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics* 28:2537-2539.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
- PLACCI G. & M. S. DI BITETTI. 2006. Situación Ambiental en la Ecoregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná (Selva Paranaense). En: BROWN, A., U. MARTINEZ ORTIZ, M. ACERBI & J. CORCUERA (eds.), *La Situación Ambiental Argentina 2005*, pp. 197-210. FVSA, Buenos Aires.
- PRADO, D. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystem to a new phytogeographic unit. *Edinb. J. Bot.* 57: 437-461.
- PRITCHARD, J. K., M. STEPHENS & P. DONELLY. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959.
<https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
- PÜTZ, S., J. GROENEVELD, L. F. ALVES, J. P. METZGER & A. HUTH. 2011. Fragmentation drives tropical forest fragments to early successional states: a modelling study for Brazilian Atlantic forests. *Ecol. Mod.* 222: 1986-1997.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.03.038>
- RAYMOND, M. & F. ROUSSET. 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J. Hered.* 86: 248-249.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a111573>
- RIBAS, L. A. 1999. *Variabilidade isoenzimática e sistema de cruzamento de Parapiptadenia rigida em um pomar de sementes*. Tesis presentada en la Universidade Federal de Viçosa, Brasil
- RODRIGUEZ, M. E., A. CARDOZO, M. RUIZ DIAZ & D. E. PRADO. 2005. Los bosques nativos misioneros: estado actual de su conocimiento y perspectivas. En: ARTURI, M., J. FRANGI & J. F. GOYA (eds.), *Ecología y Manejo de los bosques de Argentina*, pp. 3-33. Publisher: EDULP, La Plata.
- RORATO, D. G., M. M. ARAUJO, L. A. TABALDI, F. TURCHETTO, ... & F. M. BARBOSA. 2018. Tolerance and resilience of forest species to frost in

- restoration planting in southern Brazil. *Restor. Ecol.* 26: 537-542. <https://doi.org/10.1111/rec.12596>
- ROUSSET, F. 2008. Genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Mol. Ecol. Resour.* 8: 103-106. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x>
- SACVEFOR. 2024. *Provincia de Misiones - Extracción maderera en bosques nativos por departamento. Sistema de Administración, Control y Verificación Forestal*. Subsecretaría de Ambiente. Argentina. Disponible en: <https://www.argentina.gob.ar/ambiente/bosques/manejo-sostenible-de-bosques/reportes-de-extraccion-maderera-en-bosques-nativos-4>
- SCHUELKE, M. 2000. An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments. *Nat Biotechnol.* 18: 233-234. <https://doi.org/10.1038/72708>
- SILVA, D. C. G., M. C. C. G. CARVALHO, P. M. RUAS, C. F. RUAS & M. E. MEDRI. 2010. Evidence of ecotypic differentiation between populations of the tree species *Parapiptadenia rigida* due to flooding. *Genet. Mol. Res.* 9: 797-810.
- SLATKIN, M. 1985a. Gene flow in natural populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 393-430. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.002141>
- SLATKIN, M. 1985b. Rare alleles as indicators of gene flow. *Evol.* 39: 53-65. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb04079.x>
- SLATKIN, M. & N. TAKAHATA. 1985. The average frequency of private alleles in a partially isolated population. *Theor. Popul. Biol.* 28: 314-331. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(85\)90032-2](https://doi.org/10.1016/0040-5809(85)90032-2)
- SOUZA, L. B. D., E. A. RUAS, L. A. RODRIGUES, C. F. RUAS & P. M. RUAS. 2013. AFLP marker analysis revealing genetic structure of the tree *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan (Leguminosae-Mimosoideae) in the southern Brazilian Tropical Rainforest. *Genet. Mol. Biol.* 36: 533-539. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572013005000036>
- TABARELLI, M., J. M. CARDOSO DA SILVA & C. GASCON. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodivers. Conserv.* 13: 1419-1425. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000019398.36045.1b>
- TEMPLETON, A. 2006. *Population Genetics and Microevolutionary Theory*. John Wiley & Sons, Nueva Jersey.
- TORTORELLI, L. A. 2009. *Maderas y bosques argentinos*. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires.
- VAN OOSTERHOUT, C., W. F. HUTCHINSON, D. P. WILLS & P. SHIPLEY. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol. Ecol. Notes.* 4: 535-538. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>
- WILCOXON, F. 1945. Individual comparisons by ranking methods. *Biometrics. Bull.* 1: 80-83. <https://doi.org/10.2307/3001968>
- WRIGHT, S. 1921. Systems of mating. II. The effects of inbreeding on the genetic composition of a population. *Genetics.* 6: 124. <https://doi.org/10.1093/genetics/6.2.124>

