
¿CÓMO SE DISTRIBUYEN LAS RAÍCES EN LOS BOSQUES

INUNDABLES DE *Salix humboldtiana* Y *Tessaria integrifolia*

DEL BAJO PARANÁ?

Sylvina Lorena Casco y Juan José Neiff

RESUMEN

Los bosques inundables dominados por *Salix humboldtiana* Willd. y *Tessaria integrifolia* Ruiz et Pav. crecen en barras de arena y limo en las islas y en la planicie de inundación lateral del río Paraná. A diferencia de los ecosistemas terrestres, el suelo de las islas recientes se forma por la superposición de capas de sedimentos aportados por las riadas, con distinta granulometría según ingreso de materiales finos o gruesos, en crecientes de distinta magnitud. En estas islas, la diferencia de los horizontes del suelo representa los movimientos horizontales del agua del río. La abundancia de raíces de absorción en el perfil del suelo, en islas con distinto período de inundación (posición topográfica), fue estudiada para establecer posibles diferencias en la distribución vertical de las raíces. Las mues-

tras fueron tomadas con un extractor desde la superficie hasta 1,3m de profundidad, obteniendo las raíces por separación manual y secándolas en estufa a 105°C hasta peso seco constante. No se encontró una relación directa entre la profundidad de cada horizonte y la concentración de raíces de absorción. La granulometría de los materiales depende de la frecuencia e intensidad de las crecientes. Hubo baja correlación entre la concentración de raíces y la duración e intensidad de las inundaciones en cada sitio, posiblemente debido a que los árboles que crecen en estos bosques son muy tolerantes a las inundaciones y sequías, lo que justificaría el patrón poco definido de estratificación radicular.

SUMMARY

The riverine forests dominated by *Salix humboldtiana* Willd. and *Tessaria integrifolia* Ruiz et Pav. grow in silt and sand deposited in bars and the Paraná River floodplain. In contrast with terrestrial ecosystems, the soil of the recent islands is originated by the superposition of layers with different grain size, related with the magnitude of the each flood. In these islands, the difference between soil horizons represents the horizontal movements of the river flow. The abundance of absorption roots in soil profiles of islands with different flood period owing to the topographical location was studied to determine possible differences in the vertical distribution of the roots. The

samples were taken with a core sampler from the surface to 1.3m depth. The roots were extracted from the soil and dried off in furnace at 105°C until dry weight. There was no relationship found between the depth of each horizon and the concentration of absorption roots. The texture of soil horizons depends on the frequency and intensity of the floods in each site. There was a low correlation between the concentration of roots and the duration and intensity of the floods in each place, possibly because these trees are very tolerant to floods and droughts, a fact that could justify the poorly defined pattern of root stratification.

Introducción

Las poblaciones vegetales de los grandes ríos están reguladas por la dinámica de pulsos (Malvárez, 1997; Neiff, 1999; Casco, 2003), existiendo sincronización entre la ocurrencia de determinados procesos bióticos, tales como germinación, crecimiento, caída de hojas, floración, fructificación y dispersión de las semillas, y los eventos hidrológicos (Neiff y Poi de

Neiff, 1990; Brinson, 1993; Neiff, 2005).

Las inundaciones constituyen el mayor factor de cambio en la estructura biótica (Junk *et al.*, 1989) y, al igual que las sequías, condicionan la distribución y abundancia de animales y plantas en las planicies fluviales (Neiff, 1990; 1996).

La excesiva permanencia del agua sobre el suelo puede ocasionar stress en las plantas como consecuencia de hipoxia

o anoxia en las raíces (Whitlow y Harris, 1979; Kozłowski, 2002). Esta falta de oxígeno puede ser superada con adaptaciones especiales, como la reducción de la tasa metabólica, el desarrollo de neumatóforos y de raíces adventicias desarrolladas a partir de lenticelas en el tallo (Joly y Crawford, 1982; Neiff *et al.*, 1985; Tomlinson, 1986; Lugo *et al.*, 1990).

La frecuencia de las fases de aguas altas influye princi-

palmente en el crecimiento inicial de las plantas, de tal modo que inundaciones frecuentes podrían ocasionar que las plantas germinadas mueran al quedar completamente sumergidas. Las sequías periódicas, a su vez, interferirían en el almacenaje de agua en el suelo, provocando la muerte de las plantas por stress hídrico (Neiff, 1996).

La distribución y abundancia de la vegetación en las planicies fluviales tienen patrones

PAALABRAS CLAVE / Bosques Ribereños / Raíces / Régimen de Pulsos / Río Paraná / Suelo /

Recibido: 02/11/2005. Modificado: 14/07/2006. Aceptado: 17/07/2006.

Sylvina Lorena Casco. Doctora en Biología, Universidad Nacional del Nordeste (UNN), Argentina. Becaria Post-Doctoral del Consejo Nacional de Investigacio-

nes Científicas y Tecnológicas (CONICET) en el Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL), Argentina. e-mail: sylvina@arnet.com.ar

Juan José Neiff. Doctor en Biología, UNN, Argentina. Investigador Principal, CONICET, Argentina. Director, CECOAL, Argentina. Dirección: Ruta 5,

km 2,5, CC 291 (3400) Corrientes, Argentina. e-mail: jj@neiff.com.ar

As florestas inundáveis dominadas por *Salix humboldtiana* Willd. or *Tessaria integrifolia* Ruiz et Pav. encontram-se em barras de areia e limo nas ilhas do curso do rio e na planície lateral. Diferente do que acontece nas florestas não alagáveis, o solo das ilhas recém formadas está constituído pela sobreposição de camadas de sedimento de diferente granulometria, dependendo da entrada de materiais finos ou grossos em função da magnitude das enchentes. Em estes solos a diferença dos horizontes no perfil representa os movimentos horizontais da água do rio. Procurando estabelecer possíveis diferenças na distribuição vertical das raízes, foi analisada a quantidade de raízes de absorção em cada horizonte do solo, em florestas lo-

calizadas em barras de distinta posição topográfica. As raízes foram extraídas de amostras obtidas com um amostrador tipo core desde a superfície até 1,3m de profundidade e foram secadas a 105°C até obtenção de peso seco constante. Não encontrou-se relação direta entre a profundidade de cada horizonte e a concentração de raízes de absorção. A granulometria dos materiais depende da frequência e intensidade das enchentes e a concentração de raízes está diretamente relacionada com a duração e intensidade das inundações em cada área. As árvores que crescem nestas florestas são muito tolerantes as inundações e secas e, possivelmente este seja outro motivo da falta de um padrão bem definido de estratificação radicular.

diferentes en distintos sectores del río, como consecuencia de la acción preponderante de factores físicos, tales como variabilidad hidrológica y características del suelo (Morello, 1949; Franceschi y Lewis, 1979; Neiff, 1986; Reboratti y Neiff, 1987; Rosales, 1996; Malvárez, 1997; Casco, 2003).

Hay escasos antecedentes que expliquen la distribución de las raíces en los bosques inundables de grandes ríos sudamericanos y su relación con los factores físicos. Neiff y de Orellana (1972) describieron la relación entre la distribución de la vegetación de la planicie inundable del río Paraná y distintos tipos de suelos, aunque no hicieron referencia a la relación entre las características del suelo y la distribución vertical de las raíces. Álvarez-López (1990) afirmó que el patrón de distribución de las raíces de *Pterocarpus officinalis*, en bosques de Puerto Rico, está influenciada por la estacionalidad de la inundación, por el estrato orgánico en el suelo y por la entrada de agua subterránea en los bosques de esta especie. Para el río Tana (Kenia), Hughes (1990) mencionó la importancia del tipo de suelo, nutrientes, capacidad de retención de humedad, pastoreo y actividades antrópicas en la distribución de la vegetación en las planicies de inundación, aunque sin jerarquizar los mismos.

Las raíces finas, si bien comprenden generalmente una pequeña proporción de la biomasa total de raíces en un ecosistema, constituyen un buen indicador de la sensibili-

dad de las plantas al ambiente, siendo importantes en el ciclo de nutrientes (Berish, 1982; Medina y Cuevas, 1989) y como indicadores de cambios rápidos debidos a perturbaciones. En los árboles tropicales existen adaptaciones fisiológicas al stress hídrico en el período seco (Medina, 1983), aunque no se encuentran antecedentes similares referidos a la sequía prolongada en planicies inundables.

Tadaieski Arruda y Ribeiro Calbo (2004) estudiaron adaptaciones de las raíces de algunas especies de palmeras que forman pneumatóforos después de la inundación del suelo (*Mauritia vitinifera*), raíces adventicias próximas a la superficie del agua de inundación (*Euterpe precatoria*) o que aumentan la porosidad de sus raíces (*Copernicia prunifera*).

Las implicancias ecológicas de la distribución de las raíces en bosques fluviales han sido destacadas por García Nájera, 1962; Neiff *et al.*, 1985 y Depettris *et al.*, 1992, acentuando su importancia en la fijación de los taludes colonizados por plantas pioneras dando cohesión al suelo. Este anclaje radicular favorece la instalación y persistencia de la vegetación que disminuye los efectos erosivos de las crecidas, frenando el flujo de escurrimiento, protegiendo el suelo con el aporte de materia orgánica, incrementando la velocidad de infiltración, y capturando sólidos disueltos y en suspensión.

La mayoría de las especies que viven en suelos sometidos a crecientes y bajantes irregulares, tiene estrategias morfológi-

cas y metabólicas para adaptarse a esas fluctuaciones (Hook y Holtens, 1978). Algunas especies (*Albizia polyantha*, *Nectandra falcifolia*, *Ocotea diospyrifolia*, etc.) son más susceptibles que otras y sus poblaciones sufren fuertes bajas durante las riadas extraordinarias. Otras, a pesar de la erosión y la falta de cohesión del suelo, también son temporalmente derribadas en tales situaciones, aunque sus poblaciones se recuperan con mayor rapidez en el intervalo entre dos riadas extraordinarias, merced al rápido crecimiento radicular (Neiff *et al.*, 1985; Liotta, 2001).

Dado que hay diferencias en la distribución espacial de la vegetación en la planicie aluvial del río Paraná, se decidió investigar si las mismas tienen relación con la distribución de las raíces en el perfil del suelo y en relación con los materiales que lo forman.

Este trabajo tuvo como objetivo conocer la distribución vertical de las raíces en bosques de *Salix humboldtiana* (saucedo) y *Tessaria integrifolia* (aliso), por ser plantas pioneras que colonizan barras, desde las de reciente formación hasta los sectores más elevados del gradiente topográfico de las islas. La hipótesis plantea que la distribución de las raíces de saucedo y aliso está relacionada con la dinámica hidrológica, con la conectividad de cada sitio con el curso del río Paraná.

Materiales y Métodos

Se estudiaron las islas del río Paraná, desde su confluencia con el Paraguay hasta las cer-

canías de la localidad de Empedrado, Corrientes, Argentina, comprendidas entre 27°18'32"S y 58°38'43"O, y 27°34'13"S y 58°50'29"O (Figura 1), durante la época de aguas bajas del río Paraná, desde agosto a noviembre de 1999.

Los bosques dominados por *Salix humboldtiana* Willd. (saucedo) o por *Tessaria integrifolia* Ruiz et Pav. (aliso), se encuentran en barras nuevas con distinta posición topográfica y, por lo tanto, con distinto nivel de conectividad con el río permaneciendo inundados de 1 a 5 meses en el año (Figura 2).

En cada sitio donde crecían bosques maduros de saucedos y alisos se efectuaron 5 perforaciones desde la superficie hasta 130cm de profundidad del suelo, a un metro de distancia del tronco, resultando de 10 a 13 muestras en cada perforación. Cada muestra fue obtenida con un extractor de Schuurman y Goedewaagen (Böhm, 1979) modificado, de 9cm de diámetro y 15cm de longitud.

El sitio 1 corresponde a una isla próxima a la margen izquierda del río Paraná cuyo suelo se inunda cuando el río alcanza o supera 3,7m en el hidrómetro del puerto de Corrientes; los sitios 2, 3 y 4 corresponden a islas ubicadas próximas a la margen derecha del curso inundadas cuando el río alcanza o supera 5,2; 6 y 6,8m, respectivamente. El sitio 5 corresponde a una isla del curso del río, que se inunda cuando éste supera los 8m del hidrómetro de Corrientes.

Las muestras de suelo fueron secadas en estufa a 105°C hasta peso seco constante y las raíces

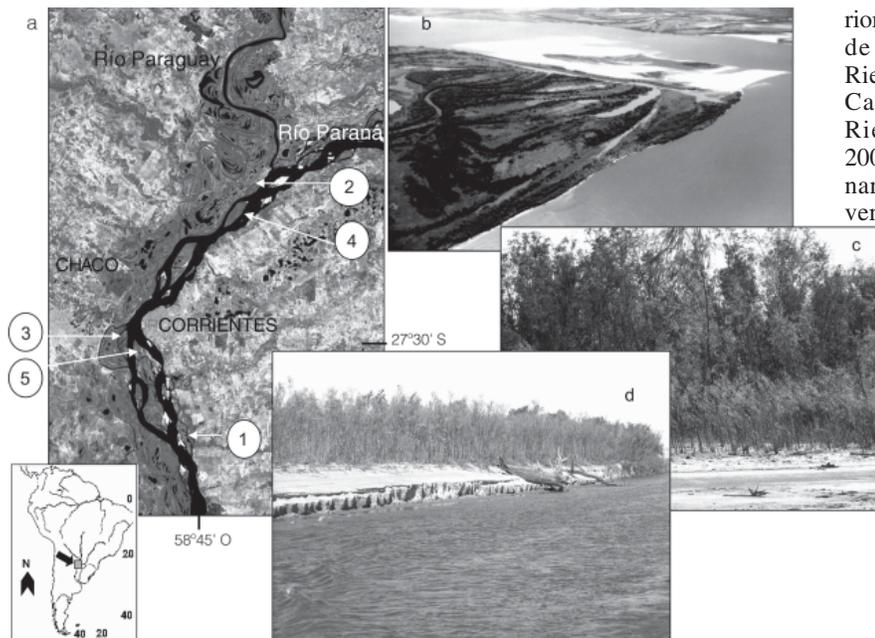


Figura 1: Ubicación del área de estudio. a: sitios estudiados (1 al 5); b: fotografía aérea (escala 1:30.000) de una isla de la zona donde se aprecia, en primer plano, barras de bosques pioneros y en segundo plano, bancos de arena; c: fotografía en campo de una barra de sauces jóvenes (al frente) y maduros (al fondo); y d: Fotografía en campo de una barra de alisos colonizando un banco de arena.

de absorción (diámetro <1cm) se obtuvieron manualmente bajo microscopio estereoscópico. Esta técnica es la más utilizada para el estudio de raíces de árboles, las que no son tan frágiles como las de las plantas herbáceas (Böhm, 1979).

Para conocer la textura del suelo, en cada perforación se separó la fracción arenosa de la pelítica (limos+arcillas) usando un tamiz de 62µm. El material arenoso fue procesado con tamices de 1000, 500, 250, 125 y 62µm de apertura de malla, para identificar arena muy gruesa, gruesa, mediana, fina y muy fina, usando la escala de McManus (1988). La proporción del material pelítico se obtuvo por diferencia entre el peso total de la muestra y el peso de la fracción de arena total.

Para estimar la permanencia

del suelo inundado y la intensidad y frecuencia de las inundaciones en cada sitio, se relacionó la posición topográfica del piso de los bosques con el nivel topográfico del cero del hidrómetro del puerto de Corrientes y con la cota en msnm (Neiff, 1986). La conectividad entre el curso del río y los distintos sitios se estableció usando el software PULSO (Neiff y Neiff, 2003), para la serie de alturas hidrométricas diarias de 1979 a 1999 por considerar que la edad de estos bosques es de 20 años, aproximadamente.

Las diferencias en la distribución de raíces, de la textura del suelo (fracciones de arenas y material pelítico) y el régimen de pulsos fueron analizadas con el software InfoStat, mediante ANOVA de los datos normalizados, aplicando poste-

riormente la prueba de DGC de Di Rienzo, Guzmán y Casanoves (Di Rienzo *et al.*, 2002). Para relacionar la distribución vertical de las raíces de cada perfil con la textura del suelo y los atributos de los pulsos (amplitud, frecuencia e intensidad), se usó un análisis de regresión lineal múltiple. La intensidad es indicadora de la cantidad de agua que

lleva el río (caudal), en tanto que la frecuencia indica el número de oportunidades en que se inundó el suelo, con aporte de agua con sedimentos y la amplitud indica la duración de las inundaciones en cada estrato del suelo.

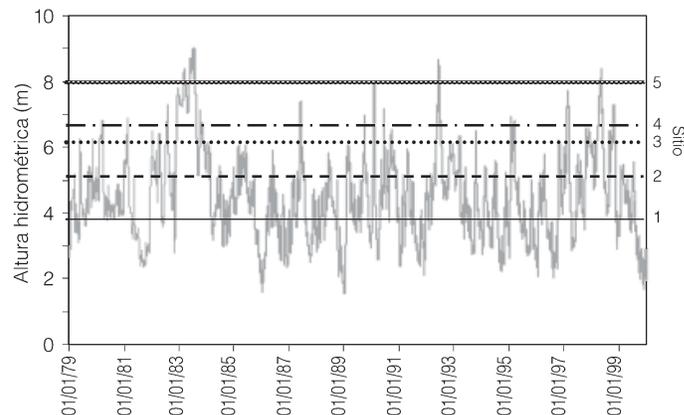


Figura 2: Variaciones en la altura hidrométrica del río Paraná en el puerto de Corrientes, con los niveles de desborde que corresponde a cada sitio.

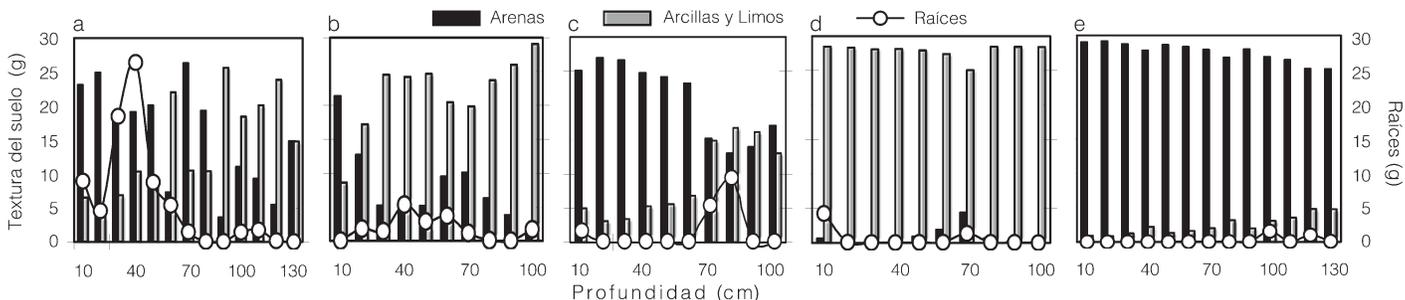


Figura 3: Distribución vertical de las raíces y composición textural del suelo de los bosques estudiados. a: sitio 1; b: sitio 2; c: sitio 3; d: sitio 4; y e: sitio 5.

Resultados

Textura del suelo

No se constató una secuencia grano-decreciente en los perfiles de suelo y cada perfil tuvo capas de límites bien definidos, formadas por materiales de granulometría muy diferente. Los sitios 1, 3 y 5 presentaron mayor concentración de arenas que los otros dos sitios (Figura 3a, c y e), siendo significativas las diferencias entre ellos (Tabla I). Los sitios 1 y 3 tuvieron una alternancia de horizontes arenosos y pelíticos; en el sitio 1 la fracción arenosa predominó hasta los primeros 50cm y entre 70-80cm y en el 3, entre los 10-70cm y desde 100cm de profundidad, mientras que todos los estratos del sitio 5 tuvieron predominancia de arenas (Figura 3e). Estos 3 sitios presentaron diferencias significativas en la distribución de los materiales finos (Tabla I).

Los sitios 2 y 4, ubicados en las cercanías de la confluencia del río Paraná con el Paraguay, fueron estadísticamente similares entre sí (Ta-

TABLA I
VALORES PROMEDIOS DE LAS VARIABLES ANALIZADAS DURANTE ESTE ESTUDIO

	Promedios					F	G.I.	p
	Perfil 1	Perfil 2	Perfil 3	Perfil 4	Perfil 5			
Raíces (g)	5,97 ^b	1,81 ^b	1,68 ^a	0,61 ^a	0,23 ^a	5,44	4,51	0,001
Arenas (g)	15,59 ^c	8,05 ^b	20,95 ^c	0,97 ^a	27,55 ^c	58,86	4,51	0,0001
Arcillas y limos (g)	14,15 ^c	21,84 ^d	8,99 ^b	27,87 ^d	2,41 ^a	50,73	4,51	0,0001
Amplitud de potamofase (días)	6302 ^c	2879 ^d	1548 ^c	754 ^b	285 ^a	217,95	4,51	0,0001
Amplitud de limnofase (días)	1133 ^a	4568 ^b	5699 ^b	6192 ^b	5514 ^b	91,97	4,51	0,0001
Frecuencia de pulsos	59	85 ^d	54 ^c	26 ^b	8 ^a	127,93	4,51	0,0001
Intensidad promedio (m)	2,30 ^a	2,83 ^b	3,15 ^c	3,42 ^d	3,57 ^d	146,48	4,51	0,0001

Las diferencias entre los perfiles fueron probadas con ANOVA.
Las letras indican promedios estadísticamente diferentes (prueba DGC, $p \leq 0,05$)

TABLA II
RESULTADOS DE LA REGRESIÓN LINEAR MÚLTIPLE PARA DESCRIBIR LA RELACIÓN ENTRE LA DISTRIBUCIÓN DE RAÍCES, LA PROPORCIÓN DE ARENAS Y MATERIALES FINOS Y LA AMPLITUD Y FRECUENCIA DE POTAMOFASE E INTENSIDAD MÁXIMA PROMEDIO DEL RÍO

Variable	N	R ²	R ² Aj	ECMP
Raíces	56	0,43	0,36	0,84

Coeficientes de regresión y estadísticos asociados							
Coeficiente	Est.	EE	LI(95%)	LS(95%)	T	Valor p	CpMallows
Constante	-14,14	4,82	-23,82	-4,46	-2,93	0,0051	
Arenas	0,56	0,36	-0,17	1,3	1,55	0,1285	8,36
Arcilla	1,24	0,7	-0,17	2,65	1,77	0,0828	9,09
Días en potamofase	3,61	1,31	0,98	6,25	2,75	0,0082	13,46
Intensidad (promedio)	13,41	5,39	2,57	24,24	2,49	0,0164	12,07
Frecuencia de potamofase	-6,76	3,11	-13,02	-0,51	-2,17	0,0347	10,65
Frecuencia de potamofase (Polinomio 2° grado)	1,75	0,94	-0,14	3,64	1,86	0,0691	9,4

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo I)						
F.V.	SC	gl	CM	F	Valor p	
Modelo	24,25	6	4,04	6,11	0,0001	
Arenas	0,06	1	0,06	0,09	0,7685	
Arcilla	18,48	1	18,48	27,95	<0,0001	
Días en potamofase	1,13	1	1,13	1,71	0,1968	
Intensidad (promedio)	0,99	1	0,99	1,5	0,2265	
Frecuencia de potamofase	1,3	1	1,3	1,96	0,1675	
Frecuencia de potamofase (Polinomio 2° grado)	2,28	1	2,28	3,45	0,0691	
Error	32,4	49	0,66			
Total	56,65	55				

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)						
F.V.	SC	gl	CM	F	Valor p	
Modelo	24,25	6	4,04	6,11	0,0001	
Arenas	1,58	1	1,58	2,39	0,1285	
Arcilla	2,07	1	2,07	3,14	0,0828	
Días en potamofase	5,02	1	5,02	7,59	0,0082	
Intensidad (promedio)	4,08	1	4,08	6,18	0,0164	
Frecuencia de potamofase	3,58	2	1,79	2,71	0,0766	
Error	32,4	49	0,66			
Total	56,65	55				

bla I), con mayor concentración de arcillas y limos, exceptuando el estrato superficial del sitio 2 (Figura 3b y d). Las diferencias en la proporción de arenas en ambos sitios fueron significativas en relación a los sitios 1, 3 y 5 (Tabla I).

Textura del suelo en relación al régimen de pulsos

Durante un período de 20 años, los bosques recibieron la influencia de inundaciones de extrema intensidad, relacionadas con el fenómeno de "El Niño" (Figura 2). El primer

evento ocurrió entre los últimos meses de 1982 y mediados de 1983 (257 días de duración), período durante el cual el río tuvo una intensidad máxima promedio de 7,85m, llegando a 9,02m el 18 de julio de 1983 en el Pto. de Corrientes, que corresponde al nivel más alto

alcanzado durante el período analizado (Figura 2). La segunda inundación extraordinaria se dio entre mayo y junio de 1992, duró 42 días y su intensidad máxima promedio fue de 7,65m (Figura 2), mientras que la tercera, en octubre de 1998 (Figura 2) fue la de menor amplitud (sólo duró 15 días) y la de menor intensidad promedio (7,14m). Estos valores fueron obtenidos considerando un nivel de desborde igual o superior a 7m.

Al analizar los días acumulados de suelo inundado durante 20 años, se obtuvieron diferencias significativas en los 5 sitios (Tabla I). Los bosques del sitio 1 tuvieron mayor duración de aguas altas en la serie considerada (81930 días). En los bosques situados en la isla de la margen izquierda y en una de las islas cercanas a la confluencia de los ríos Paraná y Paraguay se estimó una frecuencia de pulsos similar, diferenciándose estadísticamente de los otros bosques que crecen en islas más altas, con el suelo entre 5 y 8m respecto del cero del hidrómetro del puerto de Corrientes (Tabla I).

Distribución de raíces

No se registró un patrón de estratificación vertical de las raíces en los perfiles analizados (Figura 3a-e).

En el sitio 1, la mayor proporción de raíces se encontró en los primeros 60cm del suelo, con una máxima concentración (26,4g) a los 40cm. En el sitio 2, hubo mayor biomasa de raíces entre 40-60cm (2,86-5,35g), sin embargo no presentó diferencias significativas con el sitio 1 (Tabla I). La proporción de raíces en los sitios 3, 4 y 5 fue significativamente menor que en los demás (Tabla I), obteniéndose un valor máximo de 9,35g en el perfil 3 a los 90cm de profundidad (Figura 3c).

Relación entre la distribución de raíces, textura del suelo y condiciones hidrológicas

En los sitios 1 y 5 los estratos con mayor proporción de

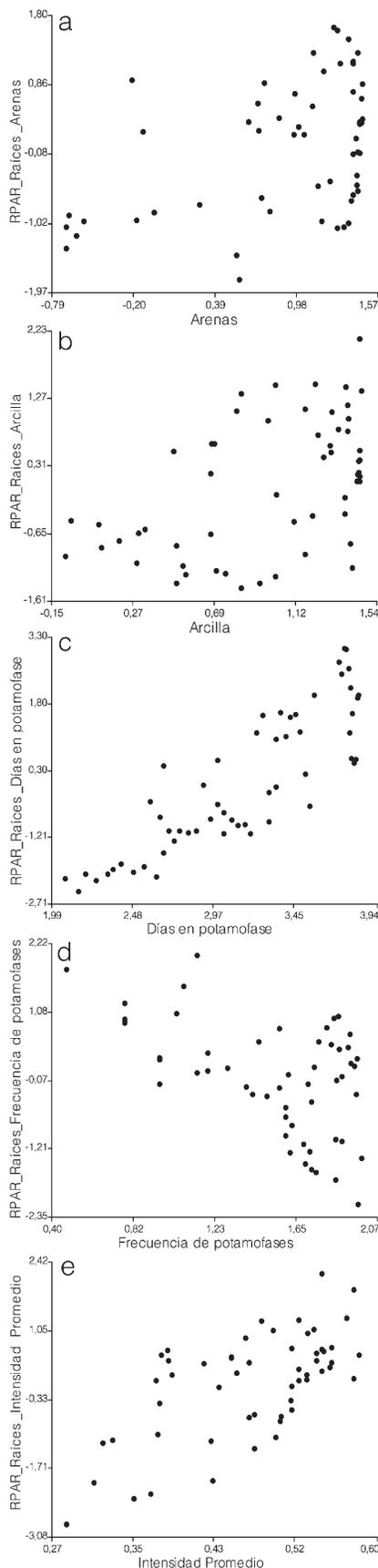


Figura 4: Residuos parciales para cada variable del modelo propuesto. a: arenas; b: arcilla; c: amplitud de la fase de inundación (potamofase); d: frecuencia de potamofase; e: intensidad promedio del río durante la serie considerada para cada estrato.

raíces fueron arenosas (Figura 3a y e) y en los sitios 2 y 3 predominaron los materiales finos (Figura 3b y c).

El bosque del sitio 4, próximo a la confluencia de los ríos Paraná y Paraguay, presentó la mayor concentración de raíces en la superficie del suelo, predominando en todos sus estratos la fracción pelítica (Figura 3e).

El análisis de regresión múltiple (Tabla II) indicó que existe relación lineal positiva entre la distribución de raíces y dos variables: amplitud de la fase de aguas altas e intensidad máxima promedio de la fase de aguas altas (Figura 4), con nivel de probabilidad $p < 0,05$ (Tabla II). De acuerdo a este análisis, la textura del suelo no tiene valor predictivo en el modelo (Tabla II).

Discusión

En los ecosistemas terrestres, las partículas más finas del suelo son arrastradas hacia los horizontes más profundos por acción de las lluvias. Hay diferente capacidad de almacenamiento del agua y distinta capacidad de intercambio iónico desde los horizontes superficiales hacia las capas profundas, al menos en suelos no saturados (Duchaufour, 1978). Por esto, las raíces de absorción de estos árboles se encuentran, con mayor concentración, en la zona del suelo que tenga mejores condiciones texturales, de humedad y de nutrientes.

La evolución en los suelos terrestres generalmente está relacionada a

flujos verticales de energía y de materiales, los cuales incluyen el aporte de materia orgánica que tiene un gradiente decreciente hacia la profundidad. Estas características determinan también un patrón vertical en la distribución de las raíces.

En los bosques ribereños, la primera diferencia reside en que las raíces pueden distribuirse a partir de una raíz originada en el embrión (generalmente pivotante) y, durante inundaciones o sequías prolongadas, pueden desarrollarse también raíces adventicias a partir de lenticelas (estomas transformados) en la superficie del tallo y de las ramas, pendientes como mechones en la superficie del agua (Neiff *et al.*, 1985) o como pneumatóforos (raíces blanquecinas, en forma de dedo, con tenue epidermis que favorecen el intercambio gaseoso), en forma análoga a lo que ocurre en los manglares costeros (Lugo *et al.*, 1990).

La segunda diferencia se encuentra en el patrón de organización de las raíces de los árboles en las islas, cuya distribución no es vertical a pesar que su abundancia esté relacionada positiva y significativamente con la duración de la fase de aguas altas y con la intensidad que alcanza el río en cada una de ellas.

La tercera diferencia con los bosques no inundables, es que la abundancia y distribución de las raíces no está relacionada con la textura de las capas del suelo, como señala Patiño (1985) para los bosques de *T. integrifolia* en el río Bermejo, donde el mayor porcentaje de raíces fue encontrado en las capas de materiales finos. Es posible que la mayor abundancia de raíces de absorción en aquellos suelos se relacione con la edad de los árboles antes que con la granulometría de los materiales.

Los árboles pueden colonizar tanto suelos arenosos o de materiales finos (predominantemente limosos), debido a que la mayor parte del tiempo tienen agua suficiente y el efecto negativo de la anoxia radicular, durante las crecientes, puede ser superado mediante la capta-

ción de oxígeno por raíces adventicias ubicadas en cualquier parte del tallo (Hook y Holten, 1978; Joly y Crawford, 1982; Tadaeski Arruda y Ribeiro Calbo, 2004).

Con frecuencia, las riadas pueden depositar un metro de sedimentos sobre el suelo de las barras, dejando parcialmente enterrados a los árboles jóvenes. Esto puede ser superado por el desarrollo de nuevas raíces a partir de lenticelas de ramas y del tallo (Neiff, 2005).

Dado que las poblaciones que viven en los bosques ribereños tienen posibilidad de desarrollar raíces en horizontes de distinta granulometría y de diferente tiempo de permanencia de suelo inundado, pueden ocupar sitios en un amplio rango de condiciones de anegabilidad (anfitolerantes o *euritópicas*), a la vez que desarrollar raíces adventicias para la captura de oxígeno (Maia y Piedade, 2002).

Las raíces de absorción se distribuyen en todo el perfil del suelo, más abajo del nivel saturado con agua, lo que permite a los árboles vivir en años de aguas muy bajas.

La permanencia de sauces y alisos en bosques dominados por una u otra especie en sitios bajos de la planicie de inundación tuvieron el suelo inundado durante 81930 días, lo que señala una ventaja competitiva para la colonización en barras recientes, como ocurre también en islas nuevas de otros grandes ríos de Sudamérica (Maia y Piedade, 2002).

Solo cuando se producen situaciones extremas de inundación o de bajantes prolongadas, los árboles detienen algunas funciones vitales como la floración, fructificación o, incluso, mueren. Durante la colecta de muestras no se observaron signos de stress hídrico en los árboles por exceso de agua, como se registrara en 1978-1983 en los bosques ribereños del Bajo Paraguay (Neiff *et al.*, 1985), o por sequías extremas, como ocurrió durante 1988 en estas islas (Neiff y Poi de Neiff, 1990).

Los resultados comentados permiten concluir que solamen-

te árboles anfiterolantes respecto de las fluctuaciones hidrológicas pueden permanecer en islas nuevas. La posibilidad que tienen las plantas pioneras (*T. integrifolia* y *S. humboldtiana*) de adaptar la distribución de sus raíces en las fases hidrológicas extremas, explica la razón por la cual no hay un patrón de distribución vertical de las mismas (estratificación), semejante al que se da en los ecosistemas terrestres.

La plasticidad que tienen las plantas para adecuarse a condiciones extremas es un buen indicador de su sensibilidad a los disturbios del régimen hidrológico, como los que puedan resultar de la construcción de obras hidráulicas en los ríos. Aquellas especies con capacidad para modificar la distribución de las raíces debieran ser menos afectadas, en tanto que las que posean estratificación vertical de las raíces, como en algunas especies de *Populus*, pueden reducir su crecimiento cuando están superficialmente arraigados (Hughes, 1990).

En el mediano y largo plazo los disturbios hidrológicos, especialmente aquellos que modifiquen drásticamente la intensidad y duración de las fases extremas de inundación y de suelo seco, producirán cambios en los ensambles de vegetación y en el patrón de paisaje. Estos disturbios implican también modificaciones en los procesos de erosión y sedimentación, es decir, en los flujos horizontales de nutrientes y de sedimentos que acompañan a las fluctuaciones de nivel del agua y que inducen cambios en la distribución vertical de las raíces.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento a Alicia Poi de Neiff y a Carlos Patiño, quienes enriquecieron con sus comentarios este trabajo. Los autores contaron con la contribución del proyecto ANPCYT 12755-CONICET.

REFERENCIAS

Álvarez-López M (1990) Ecology of *Pterocarpus officinalis* forested wetlands in Puerto

Rico. En Lugo AE, Brinson M, Brown S (Eds.) *Forested wetlands. Ecosystems of the world 15*. Elsevier. Nueva York, EEUU. pp. 251-265.

Berish CW (1982) Root biomass and surface area in three successional tropical forests. *Can. J. For. Res.* 12: 699-704.

Brinson MM (1993) A hydrogeomorphic classification for wetlands. *U.S. Army Corps of Eng. Wetlands Res. Progr. Tech. Rep. WRP-DE-4*: 1-79.

Böhm W (1979) Methods of studying root systems. *Ecological Studies 33*. Springer. Berlin, Alemania. 188 pp.

Casco SL (2003) *Poblaciones vegetales centrales y su variabilidad espacio-temporal en una sección del Bajo Paraná influenciada por el régimen de pulsos*. Tesis. Universidad Nacional del Nordeste. Corrientes, Argentina. 127 pp.

Depettris C, Orfeo O, Neiff JJ (1992) Atenuación del escurrimiento fluvial por bosques de *Tessaria integrifolia*. *Ambiente subtropical 2*: 33-43.

Di Rienzo JA, Guzmán AW, Casanoves F (2002) A multiple comparisons method based on the distribution of the root node distance of a binary tree obtained by average linkage of the matrix of euclidean distances between treatment means. *JABES 7*: 129-142.

Duchaufour P (1978) *Manual de Edafología*. Toray-Masson. Barcelona, España. 476 pp.

Franceschi EA, Lewis JP (1979) Notas sobre la vegetación del valle santafesino del río Paraná (R.A.). *Ecosur 6*: 55-82.

García Nájera J (1962) Influencia de la vegetación en las riadas. *Rev. Invest. Forest.* 3: 35-40.

Hook DD, Holtens JR (1978) Adaptations and flood tolerance of tree species. En Hook D, Crawford RMM (Eds.) *Plant life in anaerobic environments*. Ann Arbor Science Publ. Ann Arbor, MI, EEUU. pp. 299-331.

Hughes FMR (1990) The influence of flooding regimes on forest distribution and composition in the Tana River floodplain, Kenya. *J. Appl. Ecol.* 27: 475-491.

Joly CA, Crawford RMM (1982) Variation in the tolerance and metabolic response to flooding in some tropical trees. *J. Exp. Bot.* 33: 799-809.

Junk WJ, Bailey PB, Sparks RE (1989) The flood pulse concept in river-floodplain systems. En Dodge DP (Ed.) *Proc. Int. Large River Symp. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106. pp. 110-127.

Kozłowski TT (2002) Physiological-ecological impacts of flooding on riparian forest ecosystems *Wetlands 22*: 550-561.

Liotta J (2001) Rasgos biológicos de *Salix humboldtiana* Willd. y régimen de pulsos de inundación. *Interciencia 26*: 397-403.

Lugo AE, Brown S, Brinson M (1990) Concepts in wetland ecology. En Lugo AE, Brinson M, Brown S (Eds.) *Forested wetlands. Ecosystems of the world 15* Elsevier. Nueva York, EEUU. pp. 53-85.

Maia LA, Piedade MTF (2002) Influence of the flood pulse on leaf phenology and photosynthetic activity of trees in a flooded forest in Central Amazonia/Brazil. *Amazoniana 12*: 53-63.

Malvárez AI (1997) *Las comunidades vegetales del Delta del río Paraná. Su relación con factores ambientales y patrones del paisaje*. Tesis. Universidad de Buenos Aires. Argentina. 167 pp.

McManus J (1988) Grain size determination and interpretation. En Tucker M (Ed.) *Techniques in Sedimentology*. Blackwell Science, Londres, RU. pp. 63-85.

Medina E (1983) Adaptations of tropical trees to moisture stress. En Golley FB (Ed.) *Tropical rain forests ecosystems. A. Structure and function*. Elsevier. Amsterdam, Holanda. pp. 225-237.

Medina E, Cuevas E (1989) Patterns of nutrient accumulation and release in Amazonian forests of the upper Rio Negro basin. En Proctor J (Ed.) *Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems*. Blackwell. Oxford, RU. pp. 217-240.

Morello JH (1949) *Las comunidades vegetales de las islas cercanas al puerto de Rosario*. Tesis. Universidad Nacional de La Plata. Argentina. 140 pp.

Neiff JJ (1986) Las grandes unidades de vegetación y ambiente insular del río Paraná en el tramo Candelaria-Itá Ibaté. *Rev. Asoc. Cien. Nat. Lit.* 17: 7-30.

Neiff JJ (1990) Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia 15*: 424-441.

Neiff JJ (1996) Large rivers of South America: toward the new approach. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 26: 167-181.

Neiff JJ (1999) El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica. En Malvárez AI (Ed.) *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. UNESCO. Montevideo, Uruguay. pp. 97-146.

Neiff JJ (2005) Bosques fluviales de la cuenca del Paraná. En Arturi MF, Frangi JL, Goya JF (Eds.) *Ecología & Manejo de los bosques de Argentina*. Ed. multimedia. La Plata, Argentina. Cap. 4, pp. 1-26.

Neiff JJ, de Orellana J (1972) Diferenciación de ambientes en una cuenca isleña del Paraná Medio, sobre la base de las unidades de vegetación y suelos asociados. *Rev. Asoc. Cien. Nat. Lit.* 3: 3-17.

Neiff JJ, Poi de Neiff A (1990) Litterfall, leaf decomposition and litter colonization of *Tessaria integrifolia* in the Paraná river floodplain. *Hydrobiologia 203*: 45-52.

Neiff JJ, Neiff M (2003) *PULSO, software para análisis de fenómenos recurrentes*. Dir. Nac. de Derecho de Autor 236164 (Argentina). Buenos Aires, Argentina. www.neiff.com.ar

Neiff JJ, Reboratti HJ, Gorleri MC, Basualdo M (1985) Impacto de las crecientes extraordinarias sobre los bosques fluviales del Bajo Paraguay. *Bol. Com. Espec. Río Bermejo 4*. Cámara de Diputados de la Nación. Buenos Aires, Argentina. pp. 13-30.

Patiño CAE (1985) Sinopsis edáfica de los bosques de *Tessaria integrifolia* en la baja cuenca del Bermejo y del Paraguay. En *El aliso de río (Tessaria integrifolia): bases para el manejo ecológico y aprovechamiento*. FAO/Arg/TCP4301. Buenos Aires, Argentina. 9 pp.

Reboratti HJ, Neiff JJ (1987) Distribución de los alisales de *Tessaria integrifolia* (Compositae) en los grandes ríos de la Cuenca del Plata. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 25: 25-42.

Rosales J (1996) Los bosques ribereños. En Rosales J, Huber O (Eds.) *Ecología de la Cuenca del Río Caura. Tomo I. Caracterización General. Scientia Guianae* N° 6. Ed. Tamandúa, Caracas, Venezuela. pp. 66-69.

Tadaieski Arruda GM, Ribeiro Calbo ME (2004) Efeitos da inundação no crescimento, trocas gasosas e porosidade radicular da carnaúba (*Copernicia prunifera* (Mill.) HE Moore). *Acta Bot. Bras.* 18: 219-224.

Tomlinson PB (1986) *The botany of mangroves*. Cambridge University Press. London, RU. 419 pp.

Whitlow TH, Harris R (1979) *Flood tolerance in plants: a state-of-the-art review*. U.S. Army Eng. Waterways Exp. Stn. TR E-79-2. Vicksburg, MS, EEUU. 161 pp.