

Bosques Fluviales de la Cuenca Del Paraná
Juan José Neiff

Introducción

Los bosques fluviales o ribereños constituyen ecosistemas aún poco conocidos, si bien fácilmente diferenciables de los bosques de "tierra firme", aún en imágenes satelitales en escala 1:250.000. Han sido considerados *ecotonos* entre el cauce del río y las tierras altas ([Teskey y Hinckley](#), 1977), aunque con mayor frecuencia las diferencias fisonómicas, florísticas y estructurales determinan que estos bosques tengan características propias ([Cabrera](#), 1951; [Placci](#), 1994). Mantienen su unidad fisonómica, estructural y ecológica con ingreso de muy pocas especies desde los paisajes que atraviesan ([Cabrera](#), 1953 y 1976) aunque pueden coexistir temporalmente con especies propias de sabanas o de bosques de tierra firme ([Morello](#), 1949; [Cabrera](#), 1953; [Rosales](#), 1996; [Rosales](#), en prensa; [Rosales et al.](#), 1997; [Briceño et al.](#), 1997). Son llamados en la literatura inglesa *gallery forest*, y bosques de galería en castellano y aparecen como corredores que permiten el desplazamiento de muchos organismos, constituyendo el habitat temporal para algunos animales migratorios y, también sustento de culturas aborígenes ([Saló](#), 1987; [Rosales et al.](#) 1997; [Rosales](#), en prensa). Frecuentemente se piensa que los ríos generan un *microclima* que favorece la permanencia de estas masas arbóreas ([Hueck](#), 1972; [Cabrera](#), 1953), aún cuando los ríos atraviesen paisajes tan contrastados y diferentes como bosques xerófilos, estepas, sabanas, arbustales y vegas anegadizas. Sin embargo, la modulación climática que ejerce el río es muy limitada y no alcanza para explicar la continuidad de estos bosques desde el ecuador a los climas templados. Estos bosques tienen características estructurales y funcionales equivalentes en distintas latitudes geográficas y en cuencas hidrográficas diferentes. Al no existir barreras físicas para la distribución de los organismos ([Morello](#), 1984), Sudamérica tiene un bajo número de endemismos. En Sudamérica cubren una extensión del orden de 385.000 km², de los cuales 78.000 km² se encuentran en la Argentina a lo largo del curso de los ríos y en su planicie de inundación. En el territorio argentino de la Cuenca del Plata existen unos 52.000 km² de bosques fluviales. Los bosques fluviales tienen múltiples funciones dentro de las planicies inundables ([Worbes](#), 1985;

[Frangi y Lugo](#), 1985). Su influencia retardadora del escurrimiento ([Fuschini Mejía](#), 1983; [Depettris et al.](#), 1992), la modulación del balance entre erosión y sedimentación y la relación de acumulación y transferencia de nutrientes en las cuencas son sólo algunas de dichas funciones ([Klinge et al.](#), 1983; [Herrera](#), 1985).

Definiciones

Se han utilizado variadas denominaciones para los bosques de Argentina relacionados con los ríos aunque debe aclararse que no todos ellos son bosques fluviales. Como señala [Placci](#) (1995) un mismo tipo de bosque es llamado de varias maneras. Es necesario revisar términos y proponer algún criterio. En la tabla 1 se sintetizan los términos utilizados por diferentes autores. En cada casillero se han colocado siglas que representan las denominaciones que se utilizan en esta contribución.

La expresión *bosques de galería* alude a una formación dominada por árboles, que se extiende a manera de franja continua o semi continua, y que se destaca de los paisajes adyacentes. Esta expresión está referida a la forma que presentan los bosques y que es perceptible tanto a campo como en fotografías aéreas e imágenes satelitales, particularmente en los paisajes semiáridos donde marcan un contraste bien definido entre los sitios húmedos y el contexto árido. Algunos autores prefieren denominarlos "*galerías*" aludiendo a un subtipo de bosques *ribereños* ([Rosales](#), en prensa). En ambos casos se refiere que la posición del bosque es adyacente al curso de agua y la forma de las masas forestales es en franjas.

Tabla 1 Comparación de términos empleados en referencia a los bosques ribereños y fluviales de Argentina. En el interior de la tabla se indica la denominación propuesta en este trabajo.

Denominaciones utilizadas para los bosques adyacentes a los ríos										
Autor/es	Selvas de rivera	Galería Paranense	Bosque de inundación	Bosques fluviales	Sauzales- aliales	Timbozales- Ceibales- Curupizales	Bosque blanco	Espini-llares	Palmares de caranday	Algarro- bales
Morello (1949)	-	BR		BF	BF	BF	BF	BF	BF (fl)	BF (fl)
Morello y Adámoli (1968,1974)	BR -BF	BR-BF	BF	BF					BF (fl)	BF (fl)
Ragonese y Castiglioni (1970)	BR-BF	BR-BF								
Franceschi y Lewis (1979)			BF	BF	BF	BF	BF			
Neiff <i>et al.</i> (1985).		BF	BF	BF	BF	BF			BF (fl)	
Neiff (1986)										
Reboratti y Neiff (1986)	BF		BF	BF	BF					
Reboratti <i>et al.</i> (1987)		BF	BF	BF	BF					
Depettris <i>et al.</i> (1992)			BF	BF	BF					
Prado (1993)	BR									
Placci (1995)	BR (*)		BF	BF						
Malvarez (1997)				BF	BF	BF	BR	BF		
Neiff (1997)			BF	BF (**)						

BR: bosque ribereño; BF: bosque fluvial; BF (fl) :bosque fluvial de flujo lento o muy lento

(*) Placci distingue los “bosques ribereños” en: “bosques de inundación”, aquí denominados “bosques fluviales”, y “bosques de albardón”, aquí denominados bosques ribereños.

(**) Se refiere a bosques sobre suelos orgánicos, turbosos. Las demás referencias de la tabla se refieren a suelos de matriz mineral

Muchos de estos bosques, a pesar de estar al borde del curso no dependen de sus fluctuaciones hidrométricas. Por ejemplo, aquéllos que ocupan barrancas elevadas, en la margen de los ríos que corren en el fondo de cañones o, en albardones elevados respecto del nivel de desborde del río. Estos bosques tienen ese patrón de distribución (galerías) por múltiples causas, como particularidades edáficas de los albardones de los ríos, la mayor disponibilidad de humedad ambiente y factores de dispersión que determinan las características del banco de semillas en el suelo. Placci les ha denominado “bosques de albardón” en ríos de Formosa, y concluyó que esos bosques podían considerarse climácicos (Placci, 1995).

Se puede denominar “bosques ribereños” o “riparios” a estos paisajes y definirlos como:

aisajes naturales dominados por árboles, en las márgenes de los ríos, arroyos y otros cursos de agua, cuyo suelo es inundado sólo excepcionalmente, y por tiempos muy breves. La estructura y dinámica de la vegetación y de la fauna está controlada por factores locales (como clima, suelos, geomorfología). Existen especies higrófilas, pero también se registran muchas que corresponden a los paisajes adyacentes. La mayoría de los organismos no dependen de un período de suelo inundado, si bien algunas funciones vitales pueden estar relacionadas al ambiente acuático.

Los "bosques de galería" constituyen un tipo dentro de los bosques ribereños, caracterizado por la forma de barras, los bosques ribereños (riparios) comprenden también a las masas forestales que crecen al borde de los ríos y arroyos, sin interesar la forma de los parches (barras, isletas, otra).

Conviene reservar la expresión "bosques fluviales" para:

Paisajes naturales dominados por árboles cuya distribución y abundancia depende, en una o en todas las fases del ciclo de vida, del escurrimiento del agua de ríos o arroyos, especialmente de períodos de suelo inundado y de suelo seco. Los organismos vegetales y animales que viven en ellos constituyen ensambles característicos como consecuencia de la presión selectiva de los pulsos, y superan las sequías e inundaciones extraordinarias que se producen en series largas de tiempo. Hay especies que visitan o que crecen en estos bosques durante la fase de inundación o de sequía, y que tienen aquí su habitat temporario.

Según esta definición, la mayor parte de los bosques fluviales no son ecotonos a pesar que se produzca un activo intercambio de entidades bióticas entre los ambientes acuáticos y los terrestres. Son ecosistemas muy abiertos, con estructura y dinámica

propia, muy diferente de aquellos ecosistemas terrestres o acuáticos aludidos.

Clasificación

Es muy difícil definir o clasificar “tipos” de bosques fluviales en función de características fisonómicas y estructurales, debido a la falta de discontinuidades ambientales y a la plasticidad ecológica de la mayor parte de los organismos que allí viven. Sin embargo, hay cuatro tipos de bosques que son funcionalmente distintos en el NE de Argentina:

- i) los *bosques de varzea*, o *bosques de bancos*, situados en el curso mismo de los ríos, sometidos a un régimen hídrico de alta fluctuación, y procesos de erosión/deposición muy activos. Están formados por una especie dominante (generalmente, de los géneros *Salix*, *Tessaria*, *Croton*, o *Cecropia*. Tienen árboles distribuidos en forma equidistante, separados por 0,6 – 3,0 metros, altura uniforme conformando un solo estrato de 10-13 m y cobertura homogénea, siempre superior al 70% (Fig. 1).



Fig. 1 Varzea del Bajo Paraguay (vista aérea). Barras de alisales creciendo sobre albardones estrechos que siguen el diseño de los bancos acumulados por el río. Bosques con clara dominancia de *T. integrifolia*

- ii) Los *bosques d igapó* o *monte negro*, o *monte blanco*, o *bosques de inundación*, situados en la planicie distal del curso del río, inundables, pero con aguas que tienen menor cantidad de sedimentos que en el caso anterior. Los procesos de erosión/deposición son poco activos. Están poblados por varias especies de árboles (generalmente menos de diez en un kilómetro cuadrado). Tienen árboles de copa globosa que cubren el 60-80% del suelo, con fuste de 3-8 m y altura total de 12-18 m. Los árboles están separados

por 3-7 m y pueden tener hasta 80 cm de DAP (diámetro a la altura del pecho). En el Amazonas y en el Orinoco pueden tener 30 m de alto y 2,5 m de DAP. Hay dos a cuatro estratos arbóreos formados generalmente por las mismas especies del estrato superior (Fig. 2).



Fig. 2 Bosque fluvial del Arroyo Monte Lindo (Formosa), tributario del Paraguay. Albardones marginales poblados por bosque alto denso, cerrado, pluriespecífico.

- iii) Los *bosques de galería* o *bosques ribereños*, ubicados en el borde de los cursos de agua, sobre barrancas altas, poco inundables, en suelos “estables”. Son altos (12 - 35 metros) y pueden llegar a dos metros de DAP. Son pluriespecíficos (10 – 30 especies en un kilómetro cuadrado), con participación de especie “de tierra firme. Predominan los árboles de copa globosa, distribuidos en 2-5 estratos, de los cuales 2-3 son herbáceos. Hay una gruesa capa de hojarasca (2-5 cm) en el piso, por lo que el sotobosque es ralo (Fig 3).



Fig 3 Río Inglés, tributario del Bajo Paraguay (Formosa). Albardones marginales poblados por bosque alto denso, cerrado, pluriespecífico.

- iv) *Bosques de turbera tropical*. Se los encuentra en la paleo-planicie fluvial de

algunos ríos. Están asentados sobre suelos turbosos (Histosoles) de 3-4 metros de espesor, en el borde de lagos o en esteros que estuvieron conectados a la dinámica de pulso hasta unos 5000-10000 años antes del presente, en la planicie distal de ríos como el Paraná, Paraguay y también en el Amazonas. Un ejemplo típico son los bosques que crecen en los lagos del Iberá (Corrientes). Constituyen “galerías” o “isletas” de pocas hectáreas, con fisonomía de bosque bajo, cerrado. Los árboles corresponden a las mismas especies que crecen en las islas del cauce del río Paraná (ceibos, laureles, curupíes, ambai). Están formados por pocas especies arbóreas en un solo estrato de 5-8m de altura con fuste siempre menor de 2 metros de altura y gran número de plantas herbáceas que forman un estrato denso de 0,5-1,0 m de altura, incluyendo pteridofitas y musgos. El sistema radicular de los árboles adopta forma de plato, a pesar de lo cual, son derribados frecuentemente por el viento (Fig. 4).



Fig 4 Arbol derribado por el viento, en un bosque de turba tropical, en el estero de laguna Luna (sistema Iberá). La distribución de las raíces en forma de plato favorece la sustentación, en suelos orgánicos.

Los bosques de *Tessaria integrifolia*

Los bosques hidrófilos de *Tessaria integrifolia* Ruiz & Pavón (“aliso de río”, “buibé”, “palo bobo”) constituyen un caso típico de bosques fluviales de la Argentina y serán tomados como ejemplo en muchos de los temas tratados en este capítulo. Ocupan terrenos inundables de ríos en América tropical desde Colombia hasta la latitud de treinta y cinco grados sur. Se los encuentra en pequeños y grandes ríos que descienden de las montañas de los Andes, para desembocar en

el Atlántico como muchos tributarios del Paraná, Amazonas y Orinoco. Es muy frecuente en Colombia, Perú, Bolivia, Paraguay, oeste de Brasil y norte de Argentina (Jujuy, Salta, Formosa, Chaco, Santa Fe, Corrientes, Chaco, Entre Ríos y nordeste de Buenos Aires ([Cabrera](#), 1951). Se puede encontrar estos bosques también en Venezuela y Panamá.

En el Bajo Paraná, tienen una distribución en los gradientes del paisaje fluvial muy semejante a la de *Salix humboldtiana* (“sauce”), y no se los encuentra en la alta cuenca de los ríos Paraguay, Paraná y Uruguay (Fig. 5 y 6). No están en los ríos y arroyos que descienden de los macizos de Guayana y de Brasilia. Esta restricción en la distribución no es fácil de explicar, en razón que no existen barreras geográficas en Sudamérica que limiten la presencia de semillas muy livianas y fáciles de dispersar por variados medios. Aparentemente, los alisales no colonizan suelos pobres en fósforo y con alta concentración de aluminio y hierro como se encuentra en las islas y bancos de los ríos que descienden de los macizos de Guayana y de Brasilia.



Fig 5 Vista aérea de un bosque maduro, alto, cerrado, de aliso (*Tessaria integrifolia*) en la planicie del Bajo Bermejo (Gral. Roca, Chaco). Distribución uniforme, de plantas coetáneas. Se aprecia un cuadrado desmontado, que funciona como corral para la hacienda

Estos bosques están a la vera de ríos y arroyos, desde los 2.800m en los Andes Bolivianos hasta el nivel del mar en el Delta del Paraná, siendo su límite austral de distribución geográfica el norte de la provincia de Buenos Aires. Siempre se los encuentra en la planicie activa de los cursos fluviales, no así en paleo cursos, ni en la planicie distal de los ríos donde la frecuencia de inundaciones es menor que uno o dos años, hecho que se comprueba cuando los ríos de llanura forman abanicos aluviales. En los derrames laterales menos conectados a la dinámica de pulsos, los alisales son reemplazados por otro tipo de bosques como algarrobales de *Prosopis alba*. Colonizan suelos areno-limosos con sedimentos pobremente seleccionados (arenas finas hasta limos) formados por capas de distinto espesor y granometría, que corresponden a sucesivas riadas (Depettris *et al.* 1992). Raramente se los encuentra en suelos arcillosos.



Fig 6 Colonización de alisos (*T.integrifolia*) en espolón de banco areno-limoso del Bajo Bermejo. La distribución en barras del bosque acompaña sucesivos aportes del río. Los brinzales más jóvenes están más próximos al curso del río.

Las semillas germinan en el límite tierra / agua, cuando los bancos de las islas o la margen de los canales o arroyos quedan descubiertos con la bajante del agua. Es necesario que el suelo se encuentre aún embebido

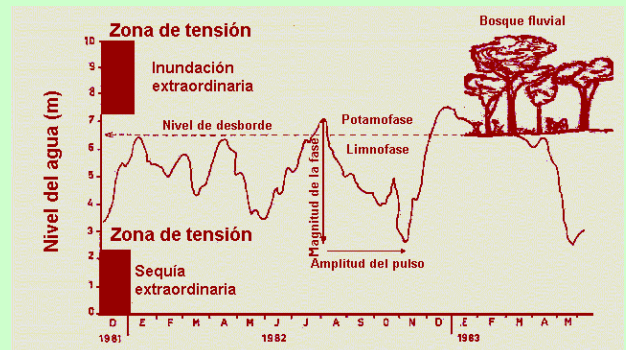


Fig. 7: Representación esquemática de los pulsos. En el esquema la inundación del suelo del bosque se produce a partir que el río alcanza a 6,5 m en el hidrómetro local definiendo la. En el ejemplo, la limnofase ocurre cuando el río se encuentra por debajo de los 6,5 m en el hidrómetro local.

para que se produzca la germinación. Con agua cubriendo el suelo y con tenor de humedad menor que el 20%, no se produce la germinación. Cambios muy bruscos del nivel hidrométrico, son poco favorables para la colonización de los bancos con plantas de aliso de río.

Características del ambiente de los bosques fluviales

Los pulsos fluviales

Toda vez que la estructura y dinámica de los bosques está condicionada por el régimen de pulsos hidrológicos y por el transporte de sedimentos en cada sección de escurrimiento del río, existen distintos tipos de bosques fluviales. Para comprender su estructura es preciso conocer el funcionamiento hidrológico. La condición esencial para que puedan persistir los organismos vegetales y animales en los bosques fluviales es que estén adaptados a la alternancia de sequías e inundaciones. Ambos fenómenos extremos se repiten con distinta periodicidad (frecuencia), tienen variable duración (amplitud), alcanzan diferente magnitud (intensidad) y ocurren en determinada época del año (estacionalidad) (Fig. 7). La forma más simple de ver cómo fluctúa el nivel del agua se encuentra en el

hidrograma resultante de representar la altura hidrométrica en una serie de tiempo.

La secuencia de inundaciones y sequías determinan, en una serie plurianual, curvas de forma sinusoidal cuya regularidad y período es propio de cada río y de cada tramo (Fig. 8).

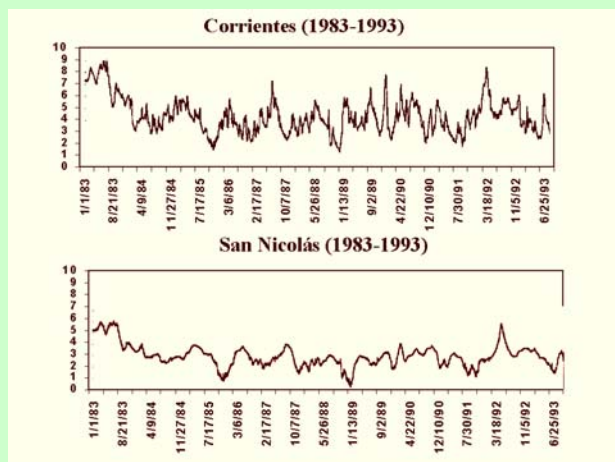


Fig. 8: Hidrogramas plurianuales de Corrientes y San Nicolás, elaborados con medias mensuales. En el eje Y, se ha representado la altura del agua en el hidrómetro del puerto local.

El periodo formado por cada fase de inundación y de sequía, es denominado *pulso hidrológico* o simplemente *pulso*. Cada una de las ondulaciones está compuesta de valores positivos y negativos respecto de la ordenada, a partir de un nivel de referencia respecto al hidrómetro más próximo, al que se denomina *nivel de desborde*.

En la porción positiva, fase de inundación o *potamofase*, los albardones están cubiertos por el agua de inundación, conectados con el curso del río y recibiendo de éste *información* (agua, minerales, sedimentos, semillas, esporas). La porción negativa, fase de sequía o *limnofase*, se produce al descender el río por debajo del nivel de desborde, quedando descubierto el suelo de los bosques. Se produce entonces el flujo de materiales desde la planicie hacia el curso del río. El patrón de variabilidad de estas ondas en una secuencia temporal -en determinado punto y sección del río- conforman el régimen pulsátil.

Los requerimientos de predictibilidad de los organismos, están en relación con el tiempo de vida y difiere en las distintas etapas del ciclo vital de los organismos. La germinación de las semillas requiere de suelo húmedo, pero no se produce en suelo inundado. Las plántulas mueren si son cubiertas durante pocos días por el agua. Los árboles adultos

toleran meses y años el suelo inundado, pero la resistencia es menor en los árboles viejos.

Prácticamente todos los procesos que acontecen en los bosques fluviales tienen relación positiva o negativa con la frecuencia, duración, magnitud y otras características de la secuencia de potamofase y limnofase. El transporte y deposición de sedimentos (Orfeo, 1996); la colonización, producción y descomposición de la vegetación herbácea y leñosa; el consumo y mineralización de la materia orgánica; la dispersión de las semillas (Neff, 1990 y Neff *et al.*, 1994).

Algunas estructuras están predominantemente condicionadas por la potamofase, otras por la limnofase (en los denominados *estrategas de fase*), en tanto que otros han sido favorecidos por su capacidad de persistir en una amplia gama de condiciones del régimen pulsátil y se los conoce como *euritípicos*. La mayoría de las especies que viven en estas planicies, especialmente árboles, tienen gran tolerancia, lo que les permite persistir superando los eventos extraordinarios que ocurren con frecuencia de décadas.

Algunos organismos han sincronizado sus ritmos reproductivos como producción y dispersión de huevos y semillas, con la época en que ocurren las fases hidrológicas y, los que viven en las barras más bajas, inundadas con mayor frecuencia y amplitud, invierten mucha energía en producir unidades dispersantes. Los sauces y alisos se mantienen fértiles durante 9-10 meses del año.

Se ha propuesto la función *f* FITRAS (Neff, 1990a y 1996; Neff *et al.*, 1994; que es el acrónimo de los atributos principales de los pulsos hidrosedimentológicos: frecuencia, intensidad, tensión, regularidad, amplitud y estacionalidad.

- i) *Frecuencia*: número de veces que ocurre un fenómeno determinado dentro de una unidad de tiempo (ej. Inundaciones de 8 m en el hidrómetro de Corrientes a lo largo de un siglo).

- ii) *Intensidad*: magnitud alcanzada por una fase de inundación o de sequía. Se mide generalmente por el valor alcanzado en el hidrómetro más próximo o en términos de caudal de agua.
- iii) *Tensión*: valor de la desviación típica desde las medias máximas o desde las medias mínimas en una curva de fluctuación hidrométrica del río. Se la define también como envolvente de fluctuación y permite establecer la variabilidad en la magnitud de los eventos de inundación y sequía. Se expresa generalmente en valores hidrométricos o en caudal.
- iv) *Recurrencia*: corresponde a la probabilidad estadística de un evento de inundación o sequía de magnitud determinada dentro de una centuria o de un milenio. Está dado por valores de frecuencia relativa.
- v) *Amplitud*: también expresada como duración, es el segmento de tiempo que permanece el río en una fase de inundación o sequía de determinada magnitud.
- vi) *Estacionalidad*: se refiere a la frecuencia estacional en que ocurren las fases de sequías o inundaciones. Indica la periodicidad del fenómeno dentro del año y permite evaluar su relación con la estacionalidad climática.

Esta función permite tipificar y por lo tanto comparar puntos o episodios distintos de uno o varios ríos; detectar la influencia de acciones antrópicas como represamiento, canalización de afluentes, obras de riego y drenaje. Se pueden asociar sus atributos a eventos ecológicos como cambios de productividad, migraciones animales, fenología de eventos reproductivos, mortandad de árboles, estructura de bosques situados en diferente posición topográfica y para diseñar esquemas óptimos para el manejo de recursos, establecer turnos de cosecha para distintos bosques, entre otros.

La función FITRAS está definida por dos tipos de atributos (1) Espaciales: definen los efectos del pulso sobre la planicie en un punto dado del curso del río (amplitud, intensidad y tensión) y (2) Temporales: están relacionados con el comportamiento histórico de los atributos espaciales (frecuencia, recurrencia y estacionalidad).

Al comparar regímenes de los ríos Paraná, Paraguay y Uruguay, hay claras diferencias entre las *f* FITRAS de los tres ríos y entre las fases de sequía e inundación de cada uno. En el Paraná, las sequías son más frecuentes y tienden a acontecer en la misma época del año, en especial en el período 1904-1960, duran más que en los otros dos ríos, pero son menos intensas. En el río Uruguay la frecuencia, recurrencia y duración de los eventos secos es menor, pero sus intensidades son mayores, cercanas al extremo histórico ([Schnack et al. 1995](#)). En el río Paraguay, por el efecto regulador del pantanal, las sequías son moderadas con recurrencia baja de las sequías extremas. El hidrograma correspondiente al Delta del Paraná (San Nicolás, en la Fig. 8) muestra una baja predictibilidad de fases, debido a la complejidad que impone la adición del régimen de variabilidad del Paraná, del Paraguay, la influencia indirecta de las mareas, las sudestadas (vientos del SE), y la influencia del río Uruguay ([Malvarez, 1997](#)). No es de extrañar la menor riqueza de especies de árboles en el delta y de ejemplares de menor tamaño que en el tramo alto, dado que el régimen hidrológico es menos predecible especialmente para inundaciones extraordinarias en las últimas tres décadas.

Los organismos que viven en los bosques fluviales encuentran condiciones muy contrantes entre las fases de los pulsos y algunos son más afectados por una u otra fase. El nivel topográfico determina diferencias en las el régimen hidrológico de un sitio. El conocimiento de la distribución de las especies vegetales de los bosques fluviales a través de su frecuencia en distintos niveles topográficos de las islas permite establecer los límites extremos en que pueden persistir con éxito los árboles y otras bioformas, el rango óptimo en que prosperan, e inferir sobre posibles impactos en la distribución, extensión y estructura de los bosques como consecuencia de modificaciones del régimen hidrológico debido a cambios climáticos o por obras hidráulicas. Se ha representado la distribución de poblaciones de distintas especies leñosas (Fig. 9) registradas en 1997 en

la transección Rosario-Victoria, en el Delta del Paraná. Las curvas no difieren demasiado entre sí. Sin embargo, la mayor frecuencia que alcanzan las poblaciones no son coincidentes, lo que puede relacionarse con diferente grado de tolerancia a la variabilidad hidrológica. La plasticidad ecológica de *Salix humboldtiana* es mucho mayor que la de las demás especies como lo indica el rango más amplio de posiciones topográficas en que puede prosperar. La germinación de las semillas no puede ocurrir si el suelo está cubierto por agua. De tal manera, luego de identificar el nivel de desborde para determinado bosque (Fig. 7), puede establecerse en el hidrograma respectivo (Fig. 8) el número de días que fueron favorables para la germinación y cuál fue el período desfavorable. En el hidrograma puede determinarse con poco error la fecha en que se produjo el establecimiento en un banco poblado por árboles jóvenes. Si se conoce que, para *T. integrifolia* (por ej.) el tiempo necesario para que las plantas lleguen a 3 m de alto es próximo a 50 días (Neiff y Reboratti, 1989), podrá establecerse en el hidrograma previo la probabilidad que las plantas pudieran superar sucesivas inundaciones ocurridas luego de su germinación.

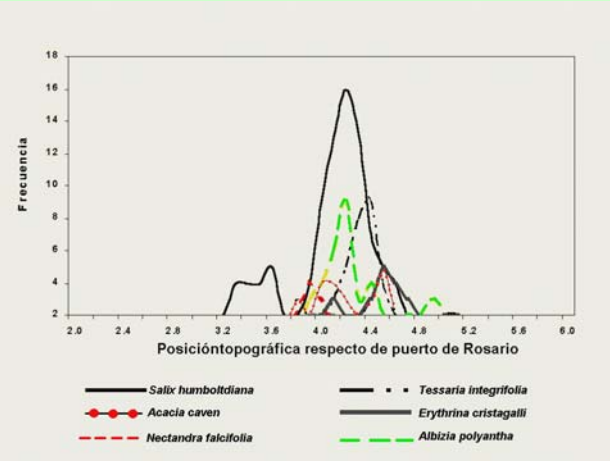


Fig. 9: Distribución de algunas poblaciones leñosas en la transección Rosario-Victoria (Delta del Paraná).

Los Suelos de los bosques fluviales

La estructura, funcionamiento y evolución de los suelos de los bosques fluviales es muy distinta de los suelos de “tierra firme” y de los “suelos acuáticos”. Los materiales parentales han sido aportados por sucesivas riadas, por lo que los horizontes en un perfil típico, no son el resultado de la migración vertical de los materiales finos hacia la base del suelo, sino que representan la deposición de sedimentos en

capas, por el movimiento horizontal de agua con partículas minerales. La potencia de cada horizonte, el tipo de granos y el empaquetamiento, dependen de la energía del río en las fases de inundación. El radio de curvatura de los meandros del curso y el tamaño de las partículas indican las condiciones de intermitencia e intensidad del flujo (Orfeo, 1996; Orfeo y Stevaux, en prensa) y, a su vez, dan cuenta de la posibilidad de colonización y persistencia de los árboles.

En general, los suelos de los bosques fluviales de la Argentina son actuales, pero están formados por sedimentos antiguos provenientes de la degradación de las rocas del macizo de los Andes y de Brasilia. La pedogénesis local, en las cambiantes condiciones del río, es mínima.

Una de las características distintivas de los suelos de los bosques fluviales es la inundación periódica de suelo (saturado o cubierto por varios metros de agua) y una fase de suelo descubierto, en la que llega a registrarse deficiencia de agua. En ambas fases las condiciones son muy diferentes para la vida de los organismos (micro y mesobiota del suelo) y también para las raíces (Tabla 2, Fig. 10).

Tabla 2 Características químicas y bioquímicas del suelo en condiciones de aerobiosis y anaerobiosis.

ZONA AEROBICA	ZONA ANAEROBICA
-Condiciones de oxidación	Condiciones de reducción
Potencial de óxidoreducción = 400 a 700 mV	Potencial de óxidoreducción = 150 a 350 mV
-Microbios aeróbicos	Microbios anaeróbicos
-Nitrificación	-Denitrificación
-Descomposición de la materia orgánica rápida	-Descomposición de la materia orgánica lenta
-SO ₄ ⁼ sulfatos solubles	H ₂ S sulfuros insolubles
-Fe ⁺⁺⁺ Mn ⁺⁺⁺ insoluble	Fe ⁺⁺ Mn ⁺⁺ soluble
-CO ₂ HCO ₃ ⁻ CO ₃ ⁼ soluble	-CH ₄ soluble

La velocidad de descomposición y la mineralización de la materia orgánica de la hojarasca es muy distinta porque está fuertemente influenciada por la

disponibilidad de oxígeno ([Neiff y Poi de Neiff, 1990](#)). Durante la fase aeróbica del suelo, la tasa de descomposición puede ser 5 veces mayor que durante la fase de inundación. Durante la fase de inundación (potamofase) el oxígeno se agota rápidamente y se produce una deficiencia permanente en el suelo, como consecuencia de la lenta difusión e incorporación del oxígeno del aire en el agua. En estas condiciones los minerales de hierro, de manganeso, de aluminio y otros pasan a su estado reducido, condición en la que son mucho más solubles en el agua intersticial del suelo y alcanzan concentraciones tóxicas para las raíces.

La fase de inundación puede ser de pocas semanas o durar más de un año y, a su vez, diferir entre un año y otro. Durante la primera semana de inundación del suelo, en los bosques tropicales, se agota el oxígeno, el potencial redox cae rápidamente, las bacterias reducen primeramente los nitratos y luego los sulfatos, que forman gas sulfídrico y luego sulfuros más estables. Después que se completa la reducción del azufre, ya no se percibe el olor fétido en el agua que inunda el suelo del bosque. Como consecuencia del metabolismo anaeróbico de los azúcares y otras sustancias, se forma etanol en el suelo, que también es tóxico para las plantas, y se libera gas metano.

Características de los bosques fluviales

Diversidad de especies

En los bosques fluviales coexiste un número bajo de especies en comparación con los bosques terrestres situados a la misma latitud. Debido a la variabilidad hidrológica el número de especies diferentes representadas en una parcela es también mucho menor que el registrado en distintas colecciones de herbario para ese sitio durante un siglo (número esperable de especies o riqueza específica potencial). Lo más frecuente es encontrar menos de veinte especies arbóreas en una muestra de una hectárea y, por lo común, el número es de una a diez especies en los censos ([Franceschi y Lewis, 1979](#); [Neiff, 1986a y 1986b](#), [Placci, 1995](#); [Malvarez, 1997](#)).

Analizando los registros de herbarios para los bosques fluviales del eje Paraguay-Paraná, se dedujo que el total de especies vegetales esperables es mayor de 450 y el de animales

supera las 307 especies. Dentro de este conjunto: 61 especies de árboles, 312 bioformas herbáceas, 72 arbustivas y 5 geófitos. De las 307 especies animales, 218 corresponderían a aves, 28 a mamíferos, 31 a reptiles, 9 a anfibios y 21 a peces ([Neiff, 2001](#)). Muchas especies de peces dependen de estos hábitat en el período de inundación ([Araujo Lima y Goulding, 1998](#); [Araujo Lima et al., 1998](#)).

En los bosques de las islas del Paraná, en Rosario, [Morello \(1949\)](#) encontró 124 especies vegetales. En el Delta del Paraná se han registrado 632 especies vegetales, si bien sólo una docena de especies arbóreas propias de los bosques fluviales ([Malvarez, 1997](#)). Por lo común, menos de seis especies coexisten en una hectárea en los albardones del Delta del Paraná.

En los bosques ribereños del Chaco Oriental, se registraron 30 especies arbóreas, si bien el número medio de especies registradas en los nueve arroyos considerados fue de 10 ([Reboratti y Neiff, 1986](#)). En uno de estos arroyos, [Placci \(1995\)](#) analizó separadamente las especies que crecían en la parte inundable del albardón y las encontradas sólo dentro del “bosque alto

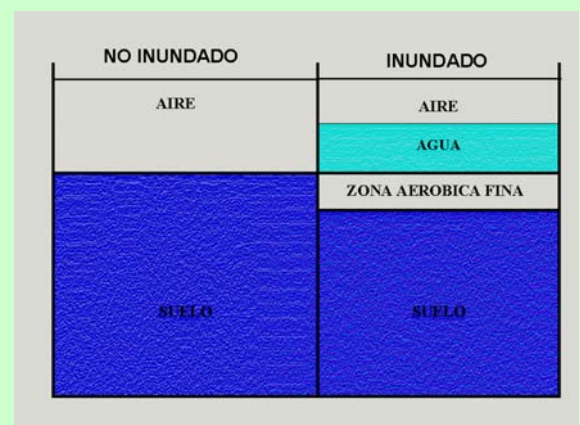


Fig. 10: Características de suelos inundados y no inundados de bosques fluviales. Modificado de Winger (1986). En el esquema la inundación del suelo del bosque se produce a partir que el río alcanza a 6,5 m en el hidrómetro local, definiendo la potamofase (dos períodos en el esquema). A partir que el río alcanza los 7,30 m en el hidrómetro, muchas poblaciones entran en estrés por la duración de la inundación. Estas situaciones se corresponderían con las inundaciones “extraordinarias”. En el ejemplo, la limnofase ocurre cuando el río se encuentra por debajo de los 6,5 m en el hidrómetro local; y el estrés de sequía por debajo de los 2,30 m. Las islas y sus albardones tienen diferente altura, por lo tanto, el nivel de desborde puede encontrarse en posiciones topográficas entre los 4 y 7,5 m del hidrómetro. En cada caso, la zona de tensión es diferente en relación a la posición de las raíces respecto del nivel de inundación.

del albardón” (bosque ribereño). En el primer caso registró sólo 13 especies y 46 especies en el bosque ribereño.

La riqueza de especies se relaciona positivamente con la distancia al flujo del curso, con la altura de los albardones (menor frecuencia y amplitud de las fases de inundación) y con la regularidad del régimen hidrológico. Los bosques fluviales tienen generalmente menor diversidad específica en la medida que aumenta la frecuencia e intensidad de las inundaciones, como ocurre en muchas islas de cauce. No extraña entonces que los bosques fluviales del río Paraguay (con régimen hidrológico más gradual y más predecible para los organismos) sean más complejos que los del bajo Paraná.

La diversidad de los bosques fluviales está además relacionada con la importación y exportación de especies a través del flujo del río. Los deltas de los ríos suelen tener mayor riqueza y diversidad específica que los tramos altos (Burkart, 1957; Colonnello, 1995; Malvarez, 1997, 1999). Esto tendría su explicación en la vectorialidad con que la información genética fluye desde las cabeceras a la desembocadura de los ríos, y en que los ecosistemas de los deltas están sometidos a la influencia de varios regímenes de fluctuación hidrológica (TGCC, 1996; Neiff, 1997).

En otro sentido, debido a la alta tasa de cambio en las condiciones del ambiente de los bosques fluviales, no siempre regular, y a la amplitud de los nichos de la mayor parte de los organismos que allí viven, pueden esperarse una multiplicidad de ensambles específicos a lo largo de varias décadas. La diversidad alfa de plantas y animales puede resultar temporalmente muy alta o muy baja como consecuencia de las modificaciones en la oferta de hábitat de las planicies inundables. La mayor parte de la fauna de vertebrados visita o vive en estos bosques durante las crecientes extraordinarias, incluyendo a muchas especies de peces. Cuando se utilizan estos índices sin consignar la fase hidrológica en que fueron calculados, pueden ser artificialmente altos y estar enmascarando situaciones de tensión del sistema.

La distribución y abundancia de la fauna que vive en estos bosques se caracteriza porque la mayor parte de los organismos utiliza temporalmente otros paisajes. Sus migraciones se relacionan con el hidropériodo y con las

modificaciones de la vegetación, resultantes de las fluctuaciones hidrológicas (Beltzer y Neiff, 1992).

Estructura de los bosques fluviales

La altura de los bosques varía entre 5 m (bosques de arroyos del sistema de Iberá, sobre turberas) a 15 ó 18 m en las islas del Paraguay próximas a Asunción. Los bosques maduros de aliso (*Tessaria integrifolia*) y de sauce (*Salix humboldtiana*) tienen 10 a 13 m de alto aguas debajo de la confluencia Paraguay-Paraná y sólo llegan a 5-8 m en los arroyos misioneros o en el valle de los ríos de la vertiente andina en los que predomina los suelos gruesos y el escurrimiento intermitente. El alto depende en mayor medida del tipo de suelo, especialmente de su estabilidad mecánica y de la magnitud de las inundaciones extraordinarias, que limitan la persistencia de aquellos árboles cuya arquitectura no esté geoméricamente equilibrada con las condiciones del flujo. En bosques fluviales del Amazonas se ha postulado una diferencia en la altura de los árboles en relación al tipo de suelos y a las características de los pulsos (Worbes, 1985 y 1997). En los ríos de la cuenca del Paraná esta relación es muy laxa, se da dentro de un entorno muy amplio, debido a dos razones principales: (1) los suelos se forman por la intercalación de capas sedimentarias, con intercalación de materiales finos y gruesos (Casco, com. Pers.) y (2) los árboles están adaptados para vivir en uno u otro tipo de suelos.

Pueden encontrarse entre uno y tres estratos de árboles; raramente cuatro. La mayoría de los bosques fluviales tienen uno o dos estratos de árboles, debido a que la mayoría de las especies que viven en estos bosques son fuertemente heliófilas y, por tanto, hay un estrato denso de individuos coetáneos. La repoblación con individuos de menor edad es poco común, excepto en los bosques de las islas más altas donde existe mayor número de especies, algunas de las cuales pueden germinar y crecer en media sombra. Puede haber hasta tres estratos de plantas herbáceas y arbustivas aunque,

con mayor frecuencia hay uno o ninguno, dependiendo de la frecuencia y duración de los períodos de inundación.

La densidad de árboles, en los bosques terrestres nativos, es indicadora de la capacidad de carga del sitio. En las planicies inundables, se relaciona con la frecuencia y duración de los flujos de nutrientes desde el curso del río, es decir, con las fases de inundación. La gran mayoría de poblaciones arbóreas en estos bosques pertenecen a especies con características de estrategias “r” que tienen densidades altas aún en la etapa de madurez. La densidad es muy variable entre los distintos tipos de bosques fluviales y aún para el mismo tipo de bosque creciendo en distintas condiciones de ambiente. Los alisales de *Tessaria integrifolia* del río Bermejo pueden tener hasta 10.000 árboles por hectárea, aunque lo más frecuente es que no pasen de 3.000 individuos por hectárea. Los bosques situados en la parte distal de la planicie inundable del Paraguay y Paraná tienen entre 300 y 500 árboles por hectárea. En los ríos y arroyos del Chaco Oriental los bosques maduros tienen entre 350 y 1000 árboles/ha (Neff y Reboratti, 1986; Placci, 1995). La relación entre la densidad inicial (brinzales) y densidad final (bosques maduros) puede ser de 10:1 ó de 15:1 respectivamente (Neff y Reboratti, 1989).

El diámetro de los árboles varía mucho al considerar los distintos bosques. Los árboles de mayor diámetro pueden tener algo más de un metro (planicie distal del Paraguay), en tanto los alisales y sauzales que crecen en las islas del curso fluvial pueden tener árboles de sólo 15-18 cm de DAP. En el valle de los ríos andinos y de las sierras de Córdoba, los sauces pueden llegar a los 60 cm de diámetro aunque más frecuentemente están por debajo de 30 cm de DAP. En los bosques ribereños del Chaco Oriental, los árboles tienen hasta 80 cm de diámetro, si bien los valores más frecuentes están en 30 cm de DAP.

Regeneración

La mayoría de los bosques tienen poblaciones coetáneas, con árboles de tamaño semejante. Esto se debe, a que la mayoría de las especies son heliófilas y a que las condiciones para el establecimiento se dan con baja frecuencia, debido a que se requiere un período prolongado sin inundación

para que puedan ocurrir la germinación y el crecimiento hasta alcanzar 2 m de altura. La mayor parte de los árboles permanecen fértiles durante la mayor parte del año con lo que aumenta la probabilidad de dispersar propágulo cuando la ocurrencia de condiciones favorables es poco predecible. Algunos se reproducen también por estacas, de cepas y a partir de raíces gemíferas, lo que les permite recuperarse rápidamente después de un disturbio (alta resiliencia). En los bosques fluviales el suelo pierde capacidad de soporte durante las inundaciones al embeberse. Los claros (gaps) se producen principalmente por el ablandamiento del suelo y por la acción erosiva del escurrimiento. El oleaje tiene efectos aditivos que determina la caída de muchos árboles.

Todas las especies que viven en las planicies inundables de los ríos están adaptadas a vivir en determinado rango de condiciones de inundación/sequía. Algunas especies, como *T. integrifolia*, tienen diferencias en su distribución, en tanto se analice el patrón de distribución de juveniles o en el paisaje regulado por pulsos. Los organismos que viven en estos bosques se adaptan de diferente modo a la variabilidad pulsátil. La mayoría de las adaptaciones corresponden a ajustes para vivir en suelo inundado, que les permite superar condiciones de anaerobiosis circunstancial o prolongada. Muy pocas adaptaciones se han acumulado en el proceso evolutivo para superar los períodos de bajantes extremas en que las plantas y los animales sufren las consecuencias directas e indirectas de la falta de agua. Es algo semejante a lo que ocurre en los ambientes terrestres, donde las plantas se han adaptado muy bien a las altas temperaturas (en tanto haya agua disponible) pero no a las heladas.

Tolerancia a la inmersión

La mayoría de las plantas, aún las mesófitas de los cultivos, pueden soportar la inundación del suelo por períodos de un mes o más, a condición que el agua no las cubra totalmente (Neiff *et. al.*, 2000). Algunas plantas, como *Cephalantus glabratus* ("cambará") forma bosques densos o arbustales, en las islas del alto Paraguay, también pueden crecer asentadas sobre suelos turbosos. En la isla Yaciretá (río Paraná) permanecieron sumergidas durante siete meses con el llenado del embalse de Yaciretá. Las plantas estuvieron tapadas por una columna de agua de ocho metros hasta que, siete meses después, los suelos orgánicos se levantaron en la superficie del agua como islas de 10km de extensión. Veinte días después, las plantas rebrotaban de las cepas que emergían sobre el suelo. Algunas leñosas pueden ser totalmente sumergidas, sin daños mayores. Los ejemplares jóvenes de la palma *Copernicia alba* (cuenca Paraguay/Paraná) permanecen completamente cubiertos por el agua durante dos meses y luego crecen normalmente con la bajante de las aguas. En los bosques de los ríos del Chaco Oriental los renovales de muchas especies soportan dos meses de inmersión total sin daños en sus poblaciones. Los algarrobales y vinalares del río Pilcomayo y de los arroyos chaqueños, soportan períodos continuados de cinco meses de suelo inundado, con pocas bajas poblacionales. Los espinillares de *Acacia Caven* de la planicie inundable de los ríos Paraná, Paraguay y Uruguay, pueden permanecer totalmente cubiertos por agua durante dos meses. Uno o dos meses después de quedar el suelo descubierto florecen profusamente y sus frutos tienen semillas viables. Los bosques maduros de *Tessaria integrifolia* y de *Salix humboldtiana* permanecieron el 40% del tiempo con el suelo cubierto de agua, en los bancos situados en la desembocadura del río Bermejo, en el período 1978-1984, con pocas bajas

poblacionales. Sin embargo, otras especies (*Albizia poliantha*, *Croton urucurana*, *Cecropia pachystachia*, *Acacia caven*, *Ocotea suaveolens*) son menos tolerantes. En 1984, al final del prolongado período de El Niño, en el Bajo Paraguay, había muerto más del 45% de los árboles, como consecuencia de la inundación prolongada; especialmente los árboles más viejos (Neiff *et. al.*, 1985).

Incremento de aerénquima

La mayor parte de las maderas de los bosques fluviales son livianas, blancas, blandas, porosas y bastante flexibles. Esto se debe al escaso contenido de lignina y de compuestos fenólicos y a la presencia de tejido con cámaras de aire por el que circulan los gases desde los estomas de las hojas, y/o desde las raíces adventicias, y/o desde las lenticelas hasta las raíces de las plantas. Algunos árboles como *Cecropia pachystachia* (ambaí) tienen además, un canal aerenquimático central en los tallos, que recuerda a las lagunas aerenquimáticas de muchas plantas acuáticas herbáceas, formado por lisigenia de las células del felógeno.

El volumen de poros disminuye hacia la madurez, con lo que la translocación de gases desde y hacia las hojas es menos eficiente.

Desarrollo de lenticelas

En las plantas que viven en sitios inundables, la corteza generalmente es fina o, en caso que esté muy suberificada (como en *Salix humboldtiana*), presenta fisuras que facilitan el intercambio gaseoso.

La mayoría de las plantas, especialmente cuando jóvenes, tienen en la corteza pequeñas protuberancias de 1 a 4 mm conocidas como lenticelas, que son estomas transformados, compuestas por una cámara central formada por aerénquima conectado con el aerénquima del tallo, y un borde de consistencia semejante al suber formado por el llamado tejido de relleno, que tiene células redondeadas, con abundantes

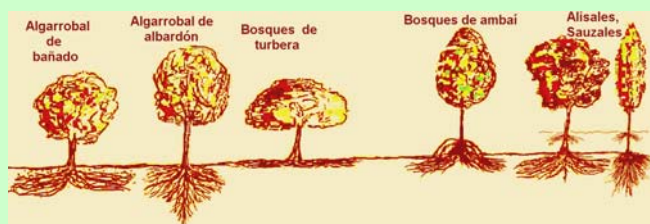


Fig. 11: Arquitectura de los árboles y características del ambiente en algunos bosques de la Cuenca del Paraná.

meatos unidos radialmente y por los que circulan los gases. Las lenticelas son más visibles en la peridermis más fina de los árboles jóvenes. La mayoría de estos árboles tienen lenticelas, que comienzan a producir densas *cabelleras* de raíces adventicias en el tronco, en la zona próxima a la superficie.

Estas raíces de epidermis muy fina, con abundantes pelos absorbentes, de color blanco hasta rojizo, tienen como función acrecentar el intercambio gaseoso y evitar la hipoxia o anoxia de las raíces subterráneas. Son muy frecuentes en *Tessaria integrifolia*, *S. Humboldtiana*, *C. pachystachia* y una veintena de árboles que crecen en albardones e islas bajas. Estas raíces se desarrollan también en los árboles de los bosques fluviales del Amazonas (Fernandez Correa y Furch, 1992) y del Orinoco, donde se las encuentra en el 77% de las especies de árboles (Rosales, *op cit.*).

Morfología de raíces

Las raíces gruesas tienen función de conducción y de anclaje puesto que dan estabilidad.; su conformación en determinada especie, da cuenta de las propiedades mecánicas del sitio (Tabla 3, Fig. 11). Las finas tienen función preponderante de absorción y están localizadas donde encuentran condiciones óptimas durante más tiempo.

¹ El ángulo entre el tronco y las raíces vale 90° para raíces horizontales y 180° para raíces verticales.

El volumen y la organización de la rizósfera determina la permanencia de los árboles en los bosques fluviales. Durante la fase de sequías prolongadas aquellos árboles que tengan las raíces de absorción en los horizontes profundos del suelo podrán superar mejor el stress hídrico. Durante las inundaciones, la función de soporte de las raíces de anclaje resulta fundamental para que los árboles no sean derribados por el viento.

El alto de los árboles, la forma de la copa y el espaciamiento se relacionan con la geometría de la rizósfera, de manera análoga a lo que ocurre en los bosques de tierra firme.

Los sistemas radicales de los bosques, indican las características del sitio, la capacidad de sustentación del

terreno, y la fisiología misma del bosque en cuanto a la captación y transporte de elementos (agua y nutrientes), ha tenido poca atención hasta hoy en comparación al carácter diagnóstico que se le asigna al espaciamiento de los árboles y a la coexistencia de una o más especies en el sitio.

En los bosques fluviales regulados por el régimen de pulsos, las fluctuaciones en la disponibilidad de agua en el suelo son generalmente más amplias que en aquellos de tierra firme y el análisis de la rizósfera permite inferir rápidamente varios aspectos:

- i) La posición y estratificación de las raíces de absorción, permiten conocer donde (horizonte del suelo) se da la mejor disponibilidad de humedad y de nutrientes; generalmente las plantas concentran sus raíces finas en este nivel. En los árboles que crecen en las barras (bancos) de arena, en el curso del río, las plantas desarrollan primeramente raíces profundas (hasta un metro) y luego crece el tallo. De esta manera sobreviven a las bajantes pronunciadas del río. En aquellos situados en la planicie distal al curso del río, por lo común el sistema de absorción está concentrado en los primeros 10 cm. En suelos arenosos, pobres en nutrientes, las raíces se concentran en los primeros 3 cm, por debajo de la hojarasca, para aprovechar los nutrientes que libera la materia orgánica en mineralización.

Tabla 3 Morfología del sistema radicular en distintos tipos de bosques fluviales.

Bosque	Ambiente tipo	Copa	Fuste	Raíces
Algarrobal de bañado (<i>Prosopis alba</i>) (<i>P. nigra</i>) Bosques dominados por una especie, con árboles coetáneos.	Bajos Submeridionales. Borde de “esteros” y “cañadas” con suelos alcalino salinos, arcillo-limosos, expansibles. Anegamiento frecuente, 3-6 meses/año.	Aparasolada, globosa, muy ramificada, con follaje poco denso, marcada renovación estacional. Alto total del árbol: < que 8 m.	Menor de 3 m, torcido sobre el eje, DAP: 30-70 cm. Frecuentemente atacado por insectos minadores. Sección del tronco; deformada	Raíces de anclaje hasta 70 cm, entre 100° y 130° respecto del tronco ¹ . Distribución: semejante al contorno de la copa. Raíces de absorción: concentradas en los primeros 10-30 cm
Algarrobal de albardón (<i>Prosopis alba</i>) (<i>P. hassleri</i>) Bosques pluri-específicos, dominados por una especie de <i>Prosopis</i> . El río Pilcomayo es el límite sur de <i>P. Hassleri</i> .	Abanico aluvial del Teuco-Bermejito. Suelos Arenos-franco-limosos. Profundos. Buen drenaje. Inundación esporádica del suelo hasta 120 días en años hiperhúmedos	Globosa, densa. Ápice a 12-17m del suelo. Ramas primarias hasta terciarias en ángulo de 40-60° respecto del tronco. Follaje semideciduo	Recto, 4-7m. DAP: 40-130cm. Sección circular. Madera sana. Turno de corte: ≈40-60 años. Rollos lisos	Raíz pivotante llega a más de 5m de profundidad. Raíces secundarias a cuaternarias, en ángulo de 110° a 160° ¹ . Raíces de absorción hasta 3m de profundidad. Mayor concentración: 50- 120 cm.
Bosques de turbera tropical (<i>Nectandra falcifolia</i> ; <i>Cecropia pachystachia</i> ; <i>Sapium haematospermum</i> ; <i>Erithrina crista-galli</i>)	Arroyos interiores del Ibera, entre dos lagunas. Sobre histosoles, ácidos, (matriz orgánica laxa, de 3-4m de potencia), permanentemente embebido en agua. Anaeróbico	Aparasolada. Ápice a 6-8 m. Ramas primarias hasta terciarias casi horizontales, follaje denso, semideciduo.	Subcilíndrico, 1,5-3 m; DAP: 20-30 cm, ligeramente curvo, con frecuencia inclinado, de corteza lisa. Árboles adultos: ≈ 25-35 años.	Platiforme. Raíces de anclaje hasta 30cm de profundidad. Pobre sustentación física. Ausencia de raíz pivotante. Raíces de absorción concentradas en los primeros 10-20 cm.
Bosque de ambai (<i>Cecropia pachystachia</i> , <i>Croton urucurana</i> ; <i>Nectandra falcifolia</i> ; <i>Inga uruguensis</i> <i>Ocotea suaveolens</i> ; <i>Banara arguta</i> ; <i>Geoffroea striata</i> ; <i>Peltophorum vogelianum</i>)	Albardones del curso del Paraguay-Paraná y de derrames laterales al curso. Suelos con capas arenosas y limosas intercaladas, aluviales, actuales. Uno o más períodos anuales de suelo inundado.	Globosa, abierta. Ramas irregularmente dispuestas. Follaje perenne, excepto en inundaciones extraordinarias. Ápice a 12-15m.	Cilíndrico, regular, vertical de 3-7 m. DAP: 25-90 cm. Árboles adultos: ≈ 30-50 años. Maderas blandas a semiduras. Corteza generalmente fina y lisa.	Raíz pivotante puede o no estar. Raíces de anclaje llegan generalmente a un metro o algo más, en ángulo agudo. Raíces de absorción con mayor densidad en los primeros 50 cm.
Alisales / sauzales (<i>Tessaria integrifolia</i> ó <i>Salix humboldtiana</i>) Bosques constituidos por una sola especie arbórea, individuos coetáneos.	Barras en el curso e islas. Bancos formados por derrames laterales del curso, inundados con mucha frecuencia. Colonizan bancos desnudos de vegetación. La geomorfología determina su forma y extensión.	Ambas especies tienen árboles de forma semejante, árboles jóvenes: copa longilínea, ocupa ¾ de la altura (hasta 14 m). Adultos: copa globosa ocupa 1/3, alto: 12-14 m. Forma controlada por la densidad.	3-7 m. Adaptado al régimen de pulsos. Las inundaciones matan las ramas inferiores. DAP: 15-60 cm. Sección cilíndrica. Maderas muy livianas. Corteza lisa en aliso, rugosa en sauce.	Raíces de anclaje hasta dos metros, en ángulo agudo. Raíz pivotante de 2-3 m. En inundaciones prolongadas: mueren las raíces profundas y se desarrollan otras en la superficie del suelo. También tienen raíces adventicias en el agua, son temporarias.

ii) La expansión horizontal (desde el tallo) del sistema de absorción es un índice de la capacidad de carga del sitio, que varía según el tipo de suelos, y las características de los pulsos. El número de raicillas finas, su morfología, deformaciones, son una fuente de información inexplorada en estos bosques.

iii) La distribución, longitud y ángulo de las raíces de anclaje permiten conocer la resistencia mecánica del

suelo y también la intensidad de las inundaciones. La mayor parte de los árboles no mantienen raíces vivas por debajo del nivel de inundación permanente. Por lo común, las raíces más profundas mueren, y las necesidades funcionales son compensadas con el desarrollo de raíces adventicias en el agua, sobre el suelo.

iv) La distribución de las raíces puede dar indicios sobre los árboles mejor habilitados para la fase de inundación prolongada, o para las bajantes extremas, ya que cada especie responde distinto a la dinámica de pulsos hidrológicos. Es decir, que se puede obtener información sobre la competitividad de una especie dentro de un ensamble determinado; y también prever su suerte en el caso que, por obras hidráulicas se regulara el régimen fluvial.

v) En la parte distal de la planicie de inundación, de ríos como el Paraná, Paraguay y Uruguay los bosques están formados por árboles con copa de forma globosa, sobre suelos de arenas finas. La rizósfera generalmente no tiene eje pivotante y las raíces primarias se colocan en posición casi horizontal, concentrando más del 80% de las raíces de anclaje en los primeros 90 cm del suelo. Las raíces de absorción se concentran en los primeros 50 cm del suelo (Fig. 11).

En los albardones marginales de los ríos chaqueños, los árboles de los algarrobales (*Prosopis alba*, *Prosopis hassleri* en los derrames del Pilcomayo) tienen una profusa rizósfera que penetra en sedimentos limo-arenoso finos hasta 3 m de profundidad. Las raíces primarias tienen una inclinación dominante entre 130° y 160° respecto del eje del tronco. Las raíces de absorción se distribuyen en todo el perfil (Fig. 11). En los ríos interiores del Iberá, que unen dos lagunas, el suelo es turboso (Histosoles sápricos y hémicos), de 2,5-4 m de potencia, con menos de 50% de sedimentos minerales. Los árboles tienen toda su rizósfera concentrada en los primeros 30-50 cm del suelo, afectando forma de plato, con una expansión radial equivalente o mayor al vuelo de la copa (Fig. 11).

En las barras arenosas de la varzea, el flujo del agua puede tener más de 0,5 m.s⁻¹, con lo que la erosión, sumada al ablandamiento del suelo por el agua y al efecto desestabilizador del viento, determinan que sólo aquellos árboles que poseen raíces tabulares (Fig. 11) se mantengan en pie. Especies como *Cecropia pachystachia*, *Croton urucurana*, *Nectandra falcifolia* y *Banara arguta*, creciendo en los bosques del Paraná y del Paraguay tienen con frecuencia estas raíces cuando crecen

en ambientes con restricciones de sustentación (baja capacidad de soporte).

En los suelos ubicados topográficamente más bajos la amplitud de las inundaciones puede ser de varios meses continuados (Neiff *et. al.*, 1985). En estos árboles se desarrollan raíces adventicias, (Fig. 11). Estas son raíces absorben nutrientes y excretan metabolitos tóxicos, como se indica más adelante.

Desarrollo de neumatóforos

Al igual que en los manglares, algunos árboles como *C. pachystachia*, cuando viven en sitios sometidos a pulsos muy frecuentes, en los que el suelo queda cubierto con agua por menos de 20 cm, aparecen sobre el suelo unas raíces de geotropismo negativo, gruesas, de hasta 10 cm de largo, con epidermis muy fina rodeando al tejido aerenquimático que facilita el flujo de gases de los órganos subterráneos con el medio aéreo o acuático.

Redistribución de los órganos del cormo

Un ejemplo claro de los procesos de redistribución de órganos ocurre en *T. integrifolia*. En inundaciones extremas, se produce la muerte de las raíces inferiores del árbol, y la función de absorción la ejercen las raíces adventicias ya mencionadas. Cuando las fases de inundación producen gran aporte de sedimentos (como en los ríos Bermejo, y bajo Paraguay), pueden acumularse hasta 2 m de sedimentos sobre el suelo del bosque. Como consecuencia, mueren las raíces inferiores de la planta y se desarrollan raíces adventicias en el estrato próximo a la superficie del nuevo suelo. El cuello del vástago se desplaza hacia arriba, y se produce un crecimiento diferencial en longitud del tallo en el sector próximo al piso, con lo que la copa es llevada hacia arriba. El desplazamiento de la copa se complementa en las siguientes inundaciones, cuando las ramas inferiores son alcanzadas por el agua y mueren produciéndose un desrreme natural en la base de la copa (Neiff y Reboratti, 1989).

Relación entre el ambiente pulsátil y los flujos de materia y energía

Producción anual

Son muy poco conocidos los valores de producción anual de estos bosques. Los datos disponibles no incorporan la producción de raíces. Algunas estimaciones informan que los bosques de *Tessaria integrifolia* y de *Salix humboldtiana* del bajo Paraguay alcanzan las 100-150 tn.ha⁻¹ de biomasa, con valores de productividad primaria neta de 15-24 tn.ha⁻¹.año⁻¹ de materia seca.

La renovación anual de hojas fluctúa mucho entre años, en relación al régimen hidrológico, con valores de caída de 6 a 12 tn.ha⁻¹.año⁻¹ de materia seca en bosques maduros, incorporando al escurrimiento 0,69 a 1,7 tn.ha⁻¹.año⁻¹ de minerales (Neiff, 1990b).

En brinzales de aliso (*T. integrifolia*) menores de 2 m de alto, con 100.000 plantas.ha⁻¹, se calculó que la incorporación de hojas absindidas al flujo del río tenía valores de 0,9 a 1,6 tn.ha⁻¹ durante la creciente de 1982 (Neiff, 1990b).

La producción de semillas es alta, en número, en la mayor parte de las especies que viven en los bosques fluviales. Sin embargo la mayoría de las plantas tienen semillas pequeñas y livianas por lo que la producción anual es del orden de 30-100 kg.ha⁻¹.año⁻¹. Una excepción son los palmares y algarrobales que pueden producir 300-1400 kg.ha⁻¹.año⁻¹.

En los bosques ribereños (raramente inundables) la producción orgánica ha sido escasamente estudiada. A diferencia de los bosques fluviales, los flujos de energía y materiales tienen sentido vertical predominante; condicionados por variables climáticas y de sitio, locales.

En los bosques fluviales la producción depende, como se dijo, de flujos horizontales, y una característica peculiar es que gran parte de la materia orgánica producida es exportada al flujo del río, verde (hojas absindidas en las inundaciones) seca (lavado de la hojarasca) o como materia particulada (gruesa, fina y coloidal). Esta oferta permanente de materia orgánica al río ha permitido el desarrollo de complejas mallas tróficas basadas en el aprovechamiento de los detritos vegetales. En el

sistema Paraguay-Paraná el 60% de la biomasa de peces corresponde a peces detritívoros.

Descomposición

Se conoce que el proceso de desintegración de la materia orgánica es más rápido en ambientes con mayor conexión al río, probablemente en relación a una mejor disponibilidad de oxígeno disuelto en el agua (Neiff, 1990a). En general, las poblaciones vegetales que crecen en sitios próximos al curso tienen tejidos blandos, con relación carbono/nitrógeno más baja que en los de aguas estancadas.

La hojarasca de *Tessaria integrifolia* en bosques del curso del río Paraná, se descompone en un 50% en sólo 20 días y son necesarios 88 días para que se descomponga el 95% del material, cuando se encuentra sumergida en el agua (Neiff y Poi de Neiff, 1990).

En los palmares de *Copernicia alba* situados en la planicie distal del Paraná, a 5 km del curso principal, el tiempo necesario para que se descomponga el 50% de la hojarasca fue de 95 a 112 días y de 364-483 días para la descomposición del 95% del total, en diferentes sitios (Casco y Poi de Neiff, inédito). Estos valores, marcadamente más grandes que los encontrados en el bosque de aliso en el curso del río, son todavía breves si se los compara con las estimaciones disponibles para los bosques del Chaco Oriental, en los que se estimó en 173 días para la descomposición del 50% de la broza y en 750 días para descomponer el 95% del material incubado (Vallejos y Neiff, 1993).

La velocidad de descomposición de la broza tiene relación directa con el hidroperíodo, resultando muy lento durante la limnofase (Bruquetas de Zozaya y Neiff, 1991). Brinson (1977), encontró que la tasa de descomposición en broza de origen terrestre, aumenta según el grado de humectación (duración del período de anegamiento del suelo).

El proceso de descomposición es más rápido en los primeros veinte días y se relaciona con el lixiviado (*leaching*) de nutrientes y otras sustancias lábiles,

solubles en agua, que integran la broza ([Neiff y Poi de Neiff, 1990; 1990; Magee, 1993](#)). En estos bosques fluviales los invertebrados asociados a la hojarasca durante el proceso de descomposición tienen claras diferencias con lo que ocurre en ríos templados de montaña. No existen insectos partidores de hojas y predominan los organismos colectores filtradores y predadores ([Neiff y Poi de Neiff, 1990; Poi de Neiff, 1991; Casco y Poi de Neiff, inédito](#)). En experiencias realizadas en el curso del Paraná, utilizando bolsas con broza suspendida, se encontró entre 21 y 46 invertebrados por gramo de broza de *Salix humboldtiana* y de *Tessaria integrifolia* respectivamente ([Poi de Neiff, 1991](#)), lo que indica que la colonización de la broza por los macroheterótrofos es muy rápida y favorable para la descomposición de la hojarasca.

Flujos biogeoquímicos en los bosques fluviales

En los bosques de tierra firme y en los lagos, los flujos (agua, nutrientes, organismos) son predominantemente verticales; en los bosques fluviales adquieren importancia los flujos horizontales desde y hacia el curso del río. Esta característica, tanto más marcada cuanto más conectados se encuentren los bosques a la dinámica de inundaciones.

Se conoce poco sobre el tema para los grandes ríos de Sudamérica, como para ensayar un balance de masas entre los bosques fluviales y el curso fluvial. Algunas características de la vegetación y aspectos del funcionamiento de los suelos inundables pueden impulsar futuras investigaciones.

Estos bosques tienen mecanismos muy eficientes para la captura y utilización de nutrientes ([Herrera, 1985; Furch, 1997; Barrios y Herrera, 1994](#)) que permiten a las plantas crecer también en los períodos limitantes de inundación ([Neiff y Reboratti, 1989; Neiff et. al. en preparación](#)). Y, es posible que los árboles no tengan severas limitaciones de nutrientes, a juzgar por los resultados obtenidos por Ferreira (1997), que no encontró diferencias en la diversidad específica en forestas inundables de "aguas negras" (suelo pobre en nutrientes) respecto de aquellas que crecían en suelos de "aguas blancas" (con mayor disponibilidad de nutrientes). En cierta medida resulta lógico, teniendo en cuenta que la mayor parte de los árboles que viven en estas planicies inundables tienen

mecanismos de compensación a nivel de la distribución y abundancia de las raíces. Sin embargo, la distribución de los bosques fluviales en la planicie de los ríos Paraguay y Paraná indican que los bosques de aliso (*T. integrifolia*) y los de sauce (*S. humboldtiana*) se encuentran en sitios más bajos del gradiente topográfico, con frecuente conexión al flujo lateral desde el curso a la planicie y viceversa. Los bosques de palma (*Copernicia alba*) están en la planicie distal (externa) del río donde el encharcamiento del suelo se relaciona principalmente con la estacionalidad de las lluvias locales y, secundariamente con los desbordes fluviales, que llegan con menor frecuencia y duración que en el caso anterior. Los bosques fluviales con varias especies (*Nectandra falcifolia*, *Albizia polyantha*, *Banara arguta*, *Cecropia pachystachia* y otras), ocupan sitios con una conectividad intermedia.

En estos bosques los árboles dependen en gran medida de los flujos horizontales de agua con nutrientes, porque los materiales parentales del suelo son sedimentos muy lavados y poco edafizados localmente.

Hay un mayor número de leguminosas en dirección transversal al eje del río y en sitios con menor escurrimiento del agua. Posiblemente se vean favorecidas aquellas plantas que tienen microorganismos fijadores de nitrógeno.

Investigaciones realizadas con la vegetación acuática que crece en la parte baja del gradiente topográfico de estas planicies indican que el nitrógeno es el nutriente limitante y que el crecimiento de determinada planta es diferente según el grado de conectividad con el flujo del río ([Carignan y Neiff, 1992; Carignan et al., 1994; Neiff et. al., 2001](#)).

Una de las mayores diferencias entre la fase de suelo inundado y la de suelo descubierto, se encuentra a nivel del flujo y transformaciones del nitrógeno en suelos y aguas de las planicies inundadas, que ha motivado una selección de aquellas bioformas vegetales mejor adaptadas para captar eficazmente el nitrógeno, por sí mismas o a través de organismos simbioses.

Los procesos de nitrificación y denitrificación se producen alternadamente en un mismo sitio en relación a la disponibilidad de oxígeno y al pH del agua intersticial del suelo que tienen valores muy dinámicos en relación a la entrada y salida de agua durante una inundación. Las ecuaciones químicas incluyen la transferencia y captura de gases como se

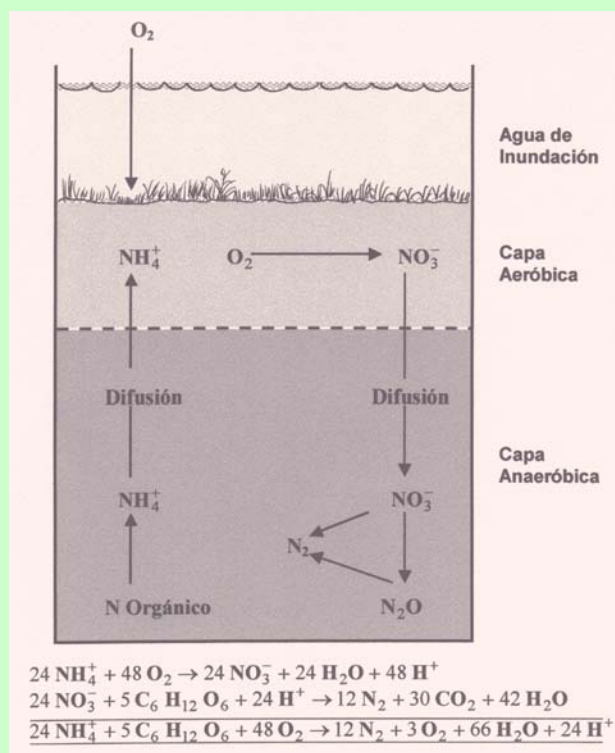


Fig. 12: Nitrificación-denitrificación en suelos inundados. El esquema indica las transformaciones del nitrógeno y que dan lugar a la ganancia o exportación de nitrógeno. Ambos procesos están estrechamente vinculados a la alternancia de suelo seco e inundado por las fluctuaciones hidrológicas del río.

representa en la (Fig. 12). Esto ocurre en períodos cortos de pocos días.

Desde el punto de vista energético, los bosques, y la vegetación de la planicie inundable en general, pueden ser considerados como una enorme *resistencia* interpuesta en el pasaje del agua, que retarda la exportación de minerales desde el continente al mar. Los bosques de aliso disminuyen a la décima parte la velocidad del escurrimiento del agua a través del bosque (Depettris *et al.*, 1992) con lo que disminuyen la capacidad erosiva del flujo y favorecen la infiltración en el suelo. El componente arbóreo produce más del 90% de la materia orgánica acumulada en el sistema, una parte de la cual (10-20%) es transferida anualmente al flujo del río. Dentro de esta cantidad, el porcentaje de materia orgánica que es

transportada como particulada y como disuelta puede tener magnitudes semejantes. Sin embargo, depende del tiempo de residencia del agua en el piso del bosque, de la pendiente del terreno y del oxígeno disuelto en el agua. Las hojas caídas anualmente contienen 11-14% de minerales (cenizas) con lo que, anualmente se incorporan a la superficie del suelo y finalmente al agua durante las inundaciones entre 0,69 y 1,00 tn.ha⁻¹ de minerales con aporte de potasio del 12 al 16% y de 3-16% de calcio (Neiff, 1990b).

Perspectivas de aprovechamiento de los bosques fluviales

Varios aspectos llevan a pensar en el aprovechamiento económico de estos bosques (Neiff *et al.*, 1985 y 1988; Neiff y Patiño, 1990):

- i) Su producción es comparable a la de las forestas de tierra firme
- ii) Gran parte del *capital madera* se pierde cuando ocurren inundaciones de gran intensidad y duración (como las de 1981-83 y 1997-98) debido a que gran parte de los árboles no toleran condiciones extremas de inundación.
- iii) La inundación extraordinaria de 1981-83 habría producido en el tramo argentino del río Paraguay, la mortandad de árboles con un valor madera equivalente a casi dos millones de pesos, lo que hubiera podido ser convertido en tablas, tableros aglomerados, pasta de celulosa y otros usos, por un valor aproximado de 8 millones de pesos.
- iv) Sería posible planificar al menos dos tipos de aprovechamientos: Utilización de madera sólida para usos que requieren gran calidad, tal como fabricación de muebles, debobinado, y otros. Debe contemplarse el aprovechamiento de especies cuyos árboles tienen turno de corte $\cong 40$ años (*Peltophorum vogelianum*; *Banara arguta*; *Ocotea suaveolens*, *Genipa americana*; *Albizia polyantha*, *Nectandra falcifolia*).

- v) Aprovechamiento en industrias que no requieren maderas de gran calidad, de tallas mayores, sino de gran volumen de madera, tales como la fabricación de pasta celulósica y los tableros aglomerados. Algunas especies (*Tessaria integrifolia*; *Salix humboldtiana*; *Cecropia pachystachia*; *Croton urucurana*) tienen turno de corte de 5 a 8 años (Neiff y Reboratti, 1989; Neiff y Patiño, 1990).

En el caso de los bosques de turno de corta más largo ($\cong 40$ años) no se dispone de información para realizar un manejo sustentable (modalidad, periodicidad e intensidad de las cosechas). Para los bosques de turno de corte rápido, se cuenta con experiencias de recuperación de las masas a partir de tala rasa. Las mismas indican que esta modalidad de extracción no produciría impactos ecológicos graves en tanto se apliquen técnicas adecuadas (Neiff y Patiño, 1990). Es aconsejable dejar tocones de 20-40cm para favorecer el rebrote, realizar la cosecha al menos un mes después de la inundación del suelo y asegurarse que la corta ocurra tres meses antes de la próxima inundación, ya que si los tocones permanecen completamente sumergidos puede afectar severamente el rebrote. Sin embargo, estas plantas pueden recolonizar a partir de semillas. El raleo debería usarse únicamente si se pretende árboles de mayor volumen pero este tipo de intervención no asegura el repoblamiento porque estas especies son fuertemente heliófilas.

El principal impedimento para el aprovechamiento maderero de los bosques fluviales se encuentra en las dificultades de acceso al recurso. La mayor parte se encuentra a lo largo de los ríos y cursos secundarios de las planicies inundables, lo que representa una distancia considerable entre el área de producción y los establecimientos industriales. Esto requeriría de un sistema muy diferente de operaciones, sin descartar la utilización de aserraderos flotantes para el tratamiento primario de los rollos.

Problemas de muy difícil solución se presentan para el aprovechamiento de los bosques que se encuentran dentro de las islas del curso y dentro de la planicie, debido a que el terreno tiene numerosos bañados y lagunas que circundan a los bosques y que no pueden ser cruzados sin una cadena de

vehículos anfibios, que demandarían inversiones muy superiores al rendimiento que se pueda obtener.

El aprovechamiento tropieza también con el problema de transportar la madera desde el área de producción hasta las industrias. En general son maderas livianas a semi-pesadas, de baja a media densidad. Esto implica un elevado costo de transporte, que podría disminuir el valor final de la madera puesta en fábrica. Si la industria se encuentra a más de 100 km, los costos de extracción, de carga y de transporte, harían poco eficiente la utilización de los bosques.

Otro problema a resolver es la variabilidad hidrológica del río que condiciona no sólo el movimiento de maquinarias, sino también las operaciones de extracción, acopio y transporte. Como fue comentado, en un período de aguas altas extraordinarias como el que se dio entre 1978 y 1983, el río puede permanecer más de dos mil días inundando el piso de los bosques, lo que determina inviabilidad del aprovechamiento y necesidad de proyectar la utilización de otros recursos del río que permitan la supervivencia de los pobladores en estos períodos (Neiff y Patiño, 1990).

Los aspectos comentados permiten aseverar que el río, y sus bosques fluviales, constituyen un sistema con muy baja viabilidad para la explotación económica en razón de:

- i) Baja accesibilidad del recurso
- ii) Gran variabilidad en el tiempo y en el espacio
- iii) Necesidad de grandes inversiones y de sistemas no convencionales de laboreo, adecuados a la variabilidad hidrológica.
- iv) Bajo valor agregado (por unidad de superficie y por unidad de producto) de las maderas que pueden extraerse, en comparación con los rendimientos obtenibles en “tierra firme”.

Conservación

En términos generales, los bosques fluviales de la Cuenca del Plata han sido menos afectados por las actividades extractivas, en comparación con los bosques nativos de tierra firme. Esto se debe a las razones antes mencionadas, más que a la decisiones conservacionistas. La utilización que realizan desde tiempos ancestrales los nativos del río, en nada afecta la estabilidad de estos bosques, que son un recurso múltiple para su pervivencia ([Neiff et. al.](#), 1988). La capacidad de recuperación es siempre mayor que la utilización que puedan ellos hacer por medios de poca tecnificación.

El uso de los bosques fluviales como sitios para campamento por parte de pescadores, ha producido daños localizados (por fuego, extracción de madera, apertura de caminos, vertido de basura) y fáciles de revertir. Los mismos pescadores suelen hacerlo porque tienen necesidad de continuar utilizando el recurso.

El uso del fuego, durante los períodos muy secos, ha producido incendios del bosque en algunos sectores. El conocimiento actual nos hace suponer la necesidad de prevenir y controlar los incendios intencionales, especialmente por el impacto de los mismos sobre las poblaciones animales. Se requieren estudios focalizados en la tasa de recuperación de la vegetación, la afectación del banco de semillas y otros aspectos que permitan evaluar mejor el impacto del fuego.

Las acciones antrópicas de mayor incidencia sobre la estabilidad de los bosques fluviales no son las directas, sino las que producen la modificación del régimen del río (embalses, canalizaciones, viaductos). No es posible generalizar respecto de los impactos producidos por estos disturbios especialmente porque, paralelamente a la realización de obras hidráulicas, han ocurrido perturbaciones de intensidad y duración muy grande como lo es la modificación del régimen hidrológico por causa del cambio climático que se está registrando desde 1970 ([García y Vargas](#), 1998; [Tucci y Clarke](#), 1999).

En los ecosistemas terrestres es posible delimitar reservas o parques, en tanto las áreas a proteger comprendan los paisajes más conspicuos y tengan determinado tamaño mínimo para asegurar la oferta de hábitat para las especies comprendidas en el sistemas que se pretende preservar. Existen

diferentes criterios para dimensionar estas reservas. Puede usarse como indicador el radio de desplazamiento del mamífero de mayor movilidad con lo que se supone que se engloba gran parte de la diversidad animal y vegetal. Este criterio pretende lograr que la parcela seleccionada se mantenga con pocos cambios y que los mismos sean producto de variables no antrópicas.

En los ríos cualquier delimitación de un sector o tramo de la planicie inundable con fines de preservarlo, no pasa de ser una buena intención, porque la movilidad de los animales y plantas es mucho mayor que en los sistemas de tierra firme. Cualquier medio de aislamiento de nuestra reserva atentaría con la esencia del funcionamiento del sistema natural. Hay mamíferos que tienen desplazamiento de cientos de kilómetros durante las inundaciones. De hecho, los bosques son un recurso de hábitat que condiciona la vida de muchas poblaciones de peces (frutos, semillas, detritos), especialmente durante el período de suelo inundado. Peces y pájaros tienen migraciones superiores a los 1.000 km. Las semillas de los árboles si bien pueden estar en el suelo, en el mismo sitio, lo más frecuente es que vengan con los sedimentos que acarrea el río desde sitios muy distantes, tal como se evidencia en la forma de los bosques de aliso y de sauce que colonizan las islas y bancos. Los suelos se forman con materiales erosionados, transportados y modificados a lo largo de miles de kilómetros. Las sucesivas capas de sedimentos entierran las semillas producidas en el sitio y aportan otras que pueden haberse originado en áreas muy distantes.

En ríos con alta carga sedimentaria pueden producirse cambios de cauce (como en el Pilcomayo y el Bermejo) que pueden tornar ociosa la delimitación de áreas fijas de conservación.

El clima local tiene alguna influencia sobre los ciclos biológicos de muchas plantas y animales, pero su distribución y abundancia están fuertemente condicionadas por la variabilidad hidrológica. Estos cambios hidrológicos son consecuencia de eventos

meteorológicos tan distantes como la cordillera de los Andes o el Pantanal de Mato Grosso.

En la escala local podrían establecerse restricciones del uso, limitando la extracción de madera, la cacería y medidas para el ordenamiento del turismo. Pero las medidas de conservación más significativas deben estar direccionadas a controlar los procesos que pueden generarse a nivel de la cuenca como erosión, modificaciones en el régimen de pulsos y contaminación.

Bibliografía

- ADIS, J.; K. FURCH y U. IRMLER. 1979. Litter production of Central Amazonian black water inundation forest. *Trop. Ecol.*, 20 : 236-245.
- ARAUJO LIMA, C. y M. GOULDING. 1998. Os frutos do tambaqui. Ed. Soc.Civil Mamirauá, Brasilia. 1-186.
- ARAUJO LIMA, C.; GOULDING, M.; FORSBERG, B.; VICTORIA, R. y L. MARTINELLI. 1998. The economic value of the amazonian flooded forest from a fisheries perspective. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 26: 2177-2179.
- BARRIOS, E y R HERRERA. 1994. Nitrogen cycling in a Venezuelan tropical seasonally flooded forest: soil nitrogen mineralization and nitrification. *J. Trop. Ecol.*, 10, 399-416.
- BELTZER, A. Y J.J. NEIFF. 1992. Distribución de las aves en el valle del río Paraná. Relación con el régimen pulsátil y la vegetación. *Ambiente Subtropical* 2: 77-102.
- BRAVO, P. S. KOWALEWSKI, M.M. y G.E. ZUNINO. 1995. Dispersión y germinación de semillas de *Ficus monckii* por el mono aullador negro (*Alouatta caraya*). *Bol. Primatol. Latinoamer.* 5: 25-27
- BRICEÑO, E.; L. BALBAS y J.A. BLANCO. 1997. Bosques ribereños del bajo Caura con características sobre sus suelos y fauna. En *Ecología de la cuenca del Río Caura. II. Estudios específicos.* (O. Huber and J. Rosales, eds) pp. 259-289. Scientia Guaianae N° 7. Venezuela: Ediciones Tamandúa.
- BRINSON, M.K. 1977. Decomposition and nutrient exchange of litter in an aluvial swamp forest. *Ecology* 58: 601-609.
- BRUQUETAS, I. y J.J. NEIFF. 1991. Decomposition and colonization by invertebrates of *Typha latifolia* L. litter in Chaco cattail swamp (Argentina). *Aquatic Botany* 40: 185-193.
- BURKART, A. 1957. Ojeada sinóptica sobre la vegetación del delta del río Paraná. *Darwiniana*, 11: 457-561
- CABRERA, A.L. 1951. Territorios fitogeográficos de la República Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.*, 4.- 1-65
- CABRERA, A.L. 1953. Esquema fitogeográfico de la República Argentina. *Rec. Mus. de Cien.Nat. de la Ciudad Eva Perón.*, 8 (nueva serie), Botánica 33: 87-168.
- CABRERA, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. 2° ed. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. ACME, B.Aires. 1-85
- CARIGNAN, R. and J.J. NEIFF. 1992. Nutrient dynamics in the floodplain ponds of the Paraná River (Argentina) dominated by *Eichhornia crassipes*. *Biogeochemistry* 17: 85-121.
- CARIGNAN, R.; J.J. NEIFF y D. PLANAS. 1994. Limitation of water hyacinth by nitrogen in subtropical lakes of the Paraná floodplain (Argentina). *Limnol. Oceanogr.*, 39 : 439-443.
- COLONNELLO, G. 1991. Observaciones fenológicas y producción de hojarasca en un bosque inundable (Várzea) del Río Orinoco, Venezuela. *Interciencia*, 16: 202-208.
- COLONNELLO, G. 1993. Physiographic and ecological aspects of the venezuelan Orinoco Basin. *Animal-Plant Interactions in Tropical Environments* (ed. by Barthlott, W., Naumann, C. M., Schmidt-Loske, K., & K.-L. Schuchmann): Results of the Annual Meeting of the German Society for Tropical Ecology, held at Bonn, February 13-16, 1992.- Bonn (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig).
- COLONNELLO, G. 1995. La vegetación acuática del delta del río Orinoco (Venezuela) Composición florística y aspectos ecológicos (I). *Memoria Soc. de Cien. Natur. La Salle*, Tomo LV (144): 3-34.

- COTTAM, G. y J.T. CURTIS. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37: 451-460.
- DEPETTRIS, C.; O. ORFEO y J.J. NEIFF. 1992. Atenuación del escurrimiento fluvial por bosques de "aliso". *Ambiente Subtropical* 2: 33-43.
- FERNANDES CORREA, A. and B. Furch. 1992. Investigations on the tolerance of several trees to submergence in blackwater (Igapó) and whitewater (Várzea) inundation forests near Manaus, Central Amazonia. *Amazoniana* 12: 71-84.
- FRANCESCHI, E.A. y J.P. LEWIS. 1979. Notas sobre la vegetación del valle santafecino del río Paraná (República Argentina). *Ecosur* 6: 55-82.
- FRANGI, J.L. y A.E. LUGO. 1985. Ecosystem dynamics of a subtropical floodplain forest. *Ecol. Mon.* 55 : 351-369.
- FURCH, K. 1997. Chemistry of Várzea and Igapó soils and nutrient inventory of their floodplain forests. Pp. 47-67. In: W. Junk (ed.): *The Central Amazon Floodplain: ecology of a pulsing system*. Ecological Studies N° 126. Springer-Verlag, Germany.
- GARCIA, N.O. y W.M. VARGAS, 1998. The Temporal Climatic Variability in the Río De La Plata Basin Displayed by the River Discharges. *Climatic Change* 38 : 359-379. Kluwer Academic Publishers.
- HERRERA, R. 1985. Nutrient cycling in Amazonian forests. Pp. 95-105. In: G. Prance and T. Lovejoy (eds.): *Amazonia, Key Environments*. UK: IUCN. Pergamon Press.
- HUECK, K. 1972. *As florestas da América do Sul*. Editora Polígono, S.P., Brasil, 1-466.
- KLINGE, H.; K. FURCH; E. HARMS y J. REVILLA. 1983. Foliar nutrients levels of native tree species from Central Amazonia. 1 – Inundation forests. *Amazoniana* 8: 19-45.
- KUBITZKI, K. and A. ZIBURSKI. 1994. Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. *Biotropica* 26 : 30-43.
- LASSO, C.A.; A. MACHADO ALLISON y R. PEREZ HERNANDEZ. 1989. Consideraciones zoogeográficas de los peces de la Gran Sabana (Alto Caroni) Venezuela, y sus relaciones con las cuencas vecinas. *Mem.Soc.Cien.Nat. La Salle, L* (133-134): 109-129
- MAC-GARIGAL, K. 1995. *Fragstats: Spatial Pattern Analysis. Program for Quantifying Landscape Structure*. USDA/Forest Serv. PNW-GTR-351.
- MACHADO ALLISON, A.; C. LASSO y R. ROYERO LEON. 1993. Inventario preliminar y aspectos ecológicos de los peces de los ríos Aguaro y Guariquito (Parque Nacional), Estado Guarico, Venezuela. *Mem. Soc. Cien.Nat. La Salle* 3: 35-80
- MAGEE, P.A. 1993. Detrital accumulation and processing in wetlands. En: *Waterfowl management handbook*. U.S.Fish & Wildlife Service: 1-7.
- MALVAREZ, A I. 1997. Las comunidades vegetales del Delta del río Paraná. Su relación con factores ambientales y patrones del paisaje. Ph.D. Tesis, Univ. of Buenos Aires. 1-167.
- MALVAREZ, A.I. 1999. El Delta del río Paraná como mosaico de humedales. Pp. 35-54. En: Malvarez, A.I. (Ed.): *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. MAB-UNESCO, Uruguay, 224 p.
- MATTEUCCI, S.D. y A. COLMA. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. *OEA, Serie Biol. Monogr.* 22:168 p.
- MORELLO, J. H., 1984. Perfil Ecologico de Sudamerica ICI (Instituto de Cooperación Iberoamericana) Barcelona 93p.
- MORELLO, J. H. 1949, J. H. 1949. Las comunidades vegetales de las islas cercanas al puerto de Rosario. Tesis doctoral, Univ. Nac. La Plata. 140 p

- NEIFF, J.J. y A. POI de NEIFF. 1990. Litterfall, leaf decomposition and litter colonization of *Tessaria integrifolia* in the Paraná river floodplain. *Hydrobiología* 203: 45-52.
- NEIFF, J.J. y E.R. VALLEJOS. 1993. Descomposición de la hojarasca en un bosque nativo y en una plantación de *Grevillea robusta* del Chaco Oriental. *Ambiente Subtropical* 3: 69-86.
- NEIFF, J.J. y H.J. REBORATTI. 1989. Estructura y dinámica de bosques de *Tessaria integrifolia*. II: análisis del crecimiento y productividad. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 26 : 39-43.
- NEIFF, J.J. 1986. Las grandes unidades de vegetación y ambiente insular del río Paraná en el tramo Candelaria-Itá Ibaté. *Rev. Cienc. Nat. Litoral* 17 : 7-30.
- NEIFF, J.J. 1990a. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia* 15: 424-441.
- NEIFF, J.J. 1990b. Aspects of primary productivity in the lower Paraná and Paraguay riverine system. *Acta Limnologica Brasiliensia* 3: 77-113.
- NEIFF, J.J. 1996. Large rivers of South America: toward the new approach. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 167-180.
- NEIFF, J.J. 1997. Aspectos conceptuales para la evaluación ambiental de tierras húmedas continentales de América del Sur. *Anais do VIII Seminar. Regional de Ecología. UFSCAR (Brasil)*, Vol. VIII: 1-18.
- NEIFF, J.J. 1999. El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica. Pp. 97-145. En: Malvarez, A I y P Kandus (eds.): *Tópicos sobre grandes humedales sudamericanos. ORCYT-MAB (UNESCO)* 224 p.
- NEIFF, J.J. y C.A. Patiño. 1990. Plan de desarrollo de áreas anegables e inundables del Chaco Oriental. *Revista Medio Ambiente y Urbanización*, 30 : 94-107.P
- NEIFF, J.J., E.M. MENDIONDO y C.A. DEPETTRIS. 2000. ENSO Floods on River Ecosystems: Catastrophes or Myths?, In: F. Toenmsnann & M. Koch (eds.) "River Flood Defence", Kassel Reports of Hydraulic Engineering, No. 9/2000, Kassel, Herkules Verlag, Vol. I, Section F: Flood Risk, Floodplain and Floodplain Management, p. F 141 - F 152.
- NEIFF, J.J.; H.J. REBORATTI y N.T. ROBERTO. 1988. Agropecuaria, 54: 19-23. Alternativas de manejo y aprovechamiento de alisales nativos y probabilidades de implantación de cultivares de *Tessaria integrifolia* en condiciones de tierra firme.
- NEIFF, J.J.; A.S.G. POI de NEIFF y S. CASCO. 2001. The effect of extreme floods on *Eichhornia crassipes* growth in Paraná River floodplain lakes. *Acta Limnol. Brasiliensia*.
- NEIFF, J.J., IRIONDO, M.H. and CARIGNAN, R., 1994. Large tropical south american wetlands: an overview. Pp. 156-165. In: LINK, G.L. and NAIMAN, R.J. (eds.): *The Ecology and Management of Aquatic-terrestrial Ecotones*. Proceedings book, Univ. of Washington. 225 p
- NEIFF, JJ. 2001. Diversity in some tropical wetland systems of South America. En: *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. V 2. Gopal, W.; J. Junk y J. A. Davis (Eds.). Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands. 60 p
- ORFEO, O., 1996. Geomorfología del sistema fluvial Paraguay-Paraná en el área de su confluencia. XIII Congreso Geológico Argentino y III Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Buenos Aires, Actas 4: 131-147.
- ORFEO, O. and J. STEVAUX (en prensa). Hydraulic and morphologic characteristics of middle and upper reaches of the Paraná River (Argentina and Brazil). *Geomorphology*. Elsevier Science, Amsterdam, The Netherlands.
- PLACCI, L.G. 1994. Estructura y funcionamiento fenológico en relación a un gradiente hídrico en

- bosques del Este de Formosa. Tesis Doctoral. Univ. Nac. de La Plata, Argentina. 220 p.
- POI de NEIFF, A. 1991. Descomposición y colonización del detrito de distintas especies de plantas en ambientes inundables del río Paraná. *Biología Acuática* 15 (2): 158-159.
- PRADO, D.E. 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South América?. II. A redefinition. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. VII. *Candollea*, 48: 615-628.
- RAGONESE, A.E. y J.C. CASTIGLIONI. 1970. La vegetación del Parque Chaqueño. *Bol. Soc. Argentina de Bot.*, 11 (Supl. 1): 133-160.
- REBORATTI, H.J. y J.J. NEIFF. 1987. Distribución de los alisales de *Tessaria integrifolia* (Ruiz et Pavon) en los grandes ríos de la Cuenca del Plata. *Rev. Soc. Arg. Bot.* 25: 25-42.
- REBORATTI, H.J.; J.J. NEIFF y M. ROMANO. 1987. Estructura de los alisales de *Tessaria integrifolia*. I. Análisis poblacional de rodales típicos. *Rev. Asoc. Nat. Litoral* 18 : 77-83.
- ROSALES, J. (en prensa). Bosques de galería. En *Diversidad Biológica de Venezuela* (M. Aguilera, A. Azocar y Gonzalez Jimenez eds.). CONICIT y Fundación Polar, Caracas.
- ROSALES, J. 1996. Los bosques ribereños. Pp. 66-69. In: J. Rosales and O. Huber (eds.): *Ecología de la Cuenca del Río Caura*. Tomo I. Caracterización General. *Scientia Guaianae* N° 6. Venezuela: Ediciones Tamandúa.
- ROSALES, J.; C. KNAB-VISPO y G. RODRIGUEZ. 1997. Los bosques ribereños del bajo Caura entre el Salto Para y Los Raudales de La Mura: su clasificación e importancia en la cultura Ye'kwana. Pp. 171-213. En: J. Rosales y O. Huber (eds.): *Ecología de la Cuenca del Río Caura*, Tomo II. Estudios Específicos. *Scientia Guaianae* N° 7. Venezuela: Ediciones Tamandúa.
- SALO, J. 1987. Pleistocene forest refuges in the Amazon: evaluation of the biostratigraphical, lithostratigraphical and geomorphical data. *Ann. Zool. Fennici* 24: 203-211.
- SCHNACK, J.A.; F. DE FRANCESCO; C. GALLIARI; J.J. NEIFF; N. OLDANI; E. SCHNACK Y G. SPINELLI, 1995. Estudios ambientales regionales para el proyecto de control de inundaciones. Informe Final. Minist. del Interior (SUPCE), Buenos Aires, 149 p.
- TESKEY, R.O. Y T.M. Hinckley. 1977. Impact of water level changes on woody riparian and wetland communities. Vol. I: plant and soil responses to flooding. Biological Services Program. FWS/OBS-77/58. U.S. Department of the Interior. Fish and Wildlife Service. 30 p.
- TGCC. 1996. Vegetación del Sistema Paraguay-Paraná. En: *Diagnóstico de la Hidrovía Paraguay Paraná*. PNUD/ONU. Informe producido por el Consorcio Taylor-Golder-Consular-Connal, Capítulo 5, 206 p., tablas y figuras.
- TUCCI, C.E.M. y R.T. CLARKE, 1999. Environmental Issues in the la Plata Basin. *International Journal of Water Resources Development* Vol. 14 :157-173.
- WORBES, M. 1985. Structural and other adaptations to long term flooding by trees in Central Amazonia. *Amazoniana*, 9: 459-484.
- WORBES, M. 1997. The forest Ecosystema of the Floodplains: 223-265. En: Junk, W. (Ed): *The Central Amazon floodplain*. Springer & Verlag, Ecological Studies, 126: 1-525.