

Grandes humedales fluviales

Juan José Neiff* y Ana Inés Malvárez**

* Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL)
Casilla de Correo 291 (3400) Corrientes, Argentina,
neiff@arnet.com.ar

** Laboratorio de Ecología Regional. Departamento de Ecología, Genética y Evolución.
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. UBA.
inesm@bg.fcen.uba.ar

Los grandes humedales de Sudamérica

Se ha señalado que una de las características que distinguen a Sudamérica consiste en la existencia de grandes humedales, que son individual y globalmente los más extensos de la biósfera cuando se considera el desarrollo de las masas continentales. La mayor superficie ocupada por los humedales en Sudamérica se halla en la cuenca de drenaje de los grandes ríos, y más del 80%, en áreas de clima cálido. Dentro de la heterogeneidad que pueda encontrarse a nivel de grandes espacios, es destacable que los grandes humedales de Sudamérica presentan muchas estructuras análogas y aún homólogas. Ello se debe a la inexistencia de grandes barreras orográficas que limiten la distribución, o que generen fronteras climáticas consistentes. Las grandes masas de aire se desplazan desde el Atlántico hasta los Andes, y desde el Polo Sur hasta el norte de Sudamérica. Tres núcleos sobre-elevados, los macizos de Guayana y de Brasilia, y la Cordillera de los Andes, son los enormes centros de distribución de materiales sólidos que reciben las grandes llanuras del subcontinente, como lo señalan Morello (1984) y Potter (1994). Esta peculiaridad ha tenido una influencia decisiva cuando se consideran tiempos evolutivos y, además, distingue a Sudamérica del resto de las masas continentales.

La mayor parte de las aguas superficiales de Sudamérica escurre en sentido O-E (Ríos Amazonas, Orinoco), y la más grande proporción de agua y de sedimentos transportados a través del continente se originan en la Cordillera de los Andes. Estos sedimentos son arenas finas y limos, con menor cantidad de arcillas, y tienen tendencia alcalina.

Una cantidad menor de agua escurre con sentido N-S (ríos Paraguay, Paraná y Uruguay) con sedimentos poco seleccionados (desde arcillas hasta arenas gruesas) de características neutras a ligeramente ácidas, provenientes del Escudo de Brasil.

De acuerdo con el origen orográfico y las transformaciones biológicas que se producen en las extensas planicies de inundación de estos ríos, pueden ser:

- de aguas blancas:** con gran cantidad de arena fina y limo proveniente de los Andes;
- de aguas negras:** con pocos sedimentos y gran cantidad de materia orgánica disuelta y particulada;
- de aguas claras:** con características intermedias.

Esta clasificación fue desarrollada por Sioli (1975) para la cuenca del Amazonas y aún hoy es aplicable a la mayoría de los ríos de Sudamérica. Esta categorización simple de las aguas permite conocer sintéticamente muchos procesos de transformación que ocurren en las cuencas, las relaciones entre producción y respiración y, en general, la física y la química de las aguas que soportan la productividad de los humedales fluviales.

Como resultado de las características fisiográficas y climáticas comentadas, la mayor descarga de agua de los grandes ríos de Sudamérica es vertida al Océano Atlántico. Las tres cuencas más grandes del continente (Amazonas, Orinoco y Paraná) vierten al océano el 13% del total de sólidos suspendidos que aportan todos los ríos del mundo a los océanos (Tundisi, 1994).

En comparación con otros continentes, en Sudamérica se escurre superficialmente mayor cantidad de agua respecto de la superficie continental (Neiff, 1997); esto deja un saldo neto para alimentar las llanuras de inundación. El mayor volumen de agua en un año corresponde a la descarga de los ríos, y es agua joven que comenzó a escurrir pocos meses antes de llegar al océano. Un volumen menor de agua está acumulado en cuencas lacustres de Sudamérica, la mayor parte de las cuales se formó en el Pleistoceno y ha recibido y acumulado disturbios ocurridos en la biósfera desde entonces.

Varios autores coinciden en la identidad propia de los grandes humedales (Gopal, 1994; Mitsch y Gosselink, 2000; Neiff et al., 1994). Los bañados y planicies de inundación son reconocibles como mosaicos de ecosistemas altamente dinámicos, de bordes lábiles, donde la estabilidad y la diversidad se encuentran condicionadas primariamente por la hidrología y los flujos de materiales.

Definición

Con fines operativos proponemos la siguiente definición para los grandes humedales de Sudamérica:

Sistemas de cobertura sub-regional en los que la presencia temporal de una capa de agua de variable espesor (espacial y temporalmente) condiciona flujos biogeoquímicos propios, suelos con acentuado hidromorfismo y una biota peculiar por procesos de selección, que tiene patrones propios en su estructura y dinámica. Pueden considerarse como macrosistemas, cuya complejidad crece con la variabilidad hidrosedimentológica y la extensión geográfica ocupada (Neiff, et al. 1994).

Origen

Los grandes humedales sudamericanos se originan por causas geológicas y climáticas. Se trata de bloques hundidos de la corteza continental, que aparecen debido a movimientos de extensión (estiramiento) en áreas pericratónicas, de plataforma o de antefosa. Una depresión de este tipo puede aparecer simultáneamente al movimiento cortical, o bien miles o millones de años más tarde, por causa de fenómenos de compactación de los sedimentos previamente depositados en el área. Son áreas de forma generalmente rectangular o de abanicos, que miden decenas a cientos de kilómetros de lado. Los humedales mayores del continente están ubicados en clima cálido y húmedo; las excepciones no son significativas (bañados del Izoog, bañado de Copo y algunas áreas menores). De manera que se puede postular un clima húmedo como condición necesaria para la aparición y mantenimiento de un gran humedal. Los humedales originados por surgencia del agua freática en zonas de descarga son poco frecuentes en Sudamérica.

El tiempo de permanencia de un humedal típico parece estar en el orden de algunos cientos a varios miles de años (Iriondo, 1990); si las condiciones geológicas lo permiten, los humedales se formarán recurrentemente en la misma región a lo largo de decenas de millones de años, lo que es de gran importancia evolutiva.

Principales características de los grandes humedales

Estas extensas llanuras constituyen sistemas complejos que involucran generalmente varios ecosistemas. Por dicho motivo, es necesario considerarlas macrosistemas, dentro de los cuales quedan comprendidos ambientes acuáticos permanentes, temporarios y sectores de tierra firme, dominando areal y funcionalmente los ambientes acuáticos temporarios.

El macrosistema constituye una unidad ecológica de funcionamiento, en razón de los flujos de materiales y energía que ocurren dentro de él, así como de las transformaciones internas que surgen al comparar entradas y salidas de elementos (inorgánicos y orgánicos). También, esta capacidad de transformación se demuestra al realizar tablas de afinidad cenótica entre ambientes terrestres, humedales y ambientes acuáticos permanentes de una misma región. Si se investigan las diferencias entre tales ambientes a nivel de las curvas de distribución y abundancia de las poblaciones, o comparando las estrategias de crecimiento y desarrollo de animales y plantas, surgirá con mayor claridad la diferencia existente entre ambientes acuáticos, terrestres y humedales (Neiff, 2003).

Cuando se realiza la planificación del manejo ecológico integral, el macrosistema "gran humedal" es una unidad real y operativamente útil (piénsese, por ejemplo, en el Pantanal del Mato Grosso o de Iberá), tal como para el análisis de ríos lo es la cuenca.

Deben tomarse descriptores que informen sobre el origen del paisaje. Los suelos, su contenido orgánico y la fisiografía deberían contener una descripción funcional antes que el formato de un inventario, es decir, un análisis en tres escalas de tiempo:

- La actual, para discutir los factores que mantienen la complejidad zonal sobre la base de la estructura y dinámica de la vegetación, el efecto del fuego, y otros factores.
- La reciente, empleando herramientas como la descripción de los suelos turbosos, la distribución de las raíces en el perfil y los patrones polínicos.
- La geológica, utilizando dos caminos:
 - a) a nivel de las transformaciones geológicas regionales que tuvieron mayor influencia en el paisaje actual;
 - b) el análisis geoisotópico de muestras tomadas en sitios donde se supone mayor antigüedad de los humedales.

Sin embargo, los pantanales citados pueden ser operativamente analizados prescindiendo del análisis del tramo bajo de sus cuencas. El caso inverso no

sería lógico ni operativo, dada la vectorialidad de los sistemas hidrográficos en que están incluidos estos grandes humedales.

Un parámetro útil de tipo descriptivo es la elasticidad del macrosistema. Un descriptor sintético de la elasticidad es el cociente entre la superficie ocupada durante la fase de máximo anegamiento y/o inundación, y la que corresponde al momento de sequía extrema. Este valor (o índice) es una componente de:

- Las características geomorfológicas del macrosistema.
- La capacidad de almacenaje de agua en el suelo y subsuelo.
- La variabilidad meteorológica regional (lluvias/e-vapotranspiración + infiltración).

La elasticidad del sistema permite explicar, en gran medida, la distribución y abundancia de las poblaciones, el almacenamiento y movilidad de los nutrientes, las condiciones de óxido-reducción, la prevalencia de fenómenos de acumulación o de degradación de la materia orgánica y, en general, informan sobre los flujos biogeoquímicos que operan en los humedales.

Familias de grandes humedales

De acuerdo con los razonamientos expuestos en los párrafos anteriores entendemos que existen en Sudamérica por lo menos dos familias bien definidas de grandes humedales de agua dulce:

A) Los pantanales o humedales anegados por lluvias locales

Son extensas áreas, muchas con suelos arenosos con expansiones de dunas fósiles y eólicas, drenaje pobremente organizado y numerosos cuerpos de agua que se separan cuando existe bajo o medio nivel de agua. Hay una capa impermeable cerca de la superficie o hasta decenas de metros por debajo. Dependiendo de la posición de esta capa pueden distinguirse dos fases: a) la fase de acumulación (o saturación), y b) la de anegamiento, cuando la lluvia excede la capacidad de almacenamiento del suelo. El exceso de agua en el paisaje proviene de lluvias locales. La escasez de nutrientes se debe en gran medida a la ausencia de arcillas en el sistema y al origen del agua, no obstante, muchos de estos sistemas exhiben características oligotróficas durante la fase seca y se vuelven eutróficos en la estación lluviosa a raíz del transporte y la circulación de minerales por el flujo de agua superficial.

B) Las llanuras de inundación fluviales

En el otro tipo de grandes humedales, la saturación del suelo (con una capa de agua de 2-4 m de profundidad) es en gran medida una consecuencia de la circulación del río, y así se origina el agua en otras regiones. Por consiguiente, los insumos de agua en el sistema pueden estar fuera de fase por algunos meses con la precipitación y los niveles de agua (por ejemplo, en la planicie del Bajo Paraguay).

Este tipo de humedal se halla caracterizado por la predominancia de rasgos fluviales, tanto antiguos como modernos: albardones, lagunas semilunares, meandros abandonados, etc. El drenaje de las áreas inundadas se encuentra más o menos "organizado", aunque muy lentamente; el agua tiende a formar redes de canales anastomosados que pueden reunirse más abajo.

Los sedimentos son predominantemente finos (arenas muy finas, limos y arcillas); esto resulta en una capacidad adecuada para almacenar nutrientes e iones. Más aún, la inundación y los movimientos de agua generan un importante flujo o translocación de materiales minerales (solutos, sedimentos suspendidos), materia orgánica (coloidal o particulada) e información biótica (semillas, huevos, organismos).

En los humedales aluviales o planicies de inundación, se observan espacialmente grandes gradientes morfológicos y bióticos desde el canal principal hacia la zona lateral.

La singularidad y unicidad de los grandes humedales fluviales

Las planicies inundables deben ser interpretadas **globalmente** (cuenca + curso del río + planicie) en series largas de tiempo (siglos). En este contexto de espacio y tiempo constituyen sistemas muy estables, con características propias: o sea, únicos.

La aseveración anterior es importante ya que numerosos trabajos ecológicos han considerado a las planicies fluviales como "sistemas de transición tierra/agua" (Holland, 1988; Naiman et al., 1989; Junk et al., 1989; Kolasa y Zalewski, 1995; Ward et al., 1999).

Estimamos que, al menos en el sentido de Clements (1905), la definición de "ecotono tierra-agua" se halla mal empleada para las planicies inundables. Para que éstas lo sean, el medio físico-químico tendría que contar con un régimen de fluctuación (climático, hidrosedimentológico) poco previsible. Además,

deberían predominar poblaciones de nichos estrechos (estenotípicos) como componentes del ecotono. Ambas condiciones no son las más frecuentes en los ríos. Las series largas de tiempo en los valores hidrométricos muestran fenómenos recurrentes (limnofases y potamofases), cuyas características se mueven alrededor de una amplitud que es propia de cada río, sección y sector de la planicie inundable. Por otra parte, las especies que viven en estas planicies han tenido una selección adaptativa a lo largo de la evolución, que las llevó a poseer gran plasticidad ("euritípicas"), ya que pueden vivir en una gama amplia de condiciones a lo largo del tiempo. Muchas de ellas, además, están adaptadas para migrar.

Todo esto indica que las condiciones necesarias para establecer un área de transición, o bien de tensión entre comunidades bien diferentes, que son las que caracterizan un ecotono, no se cumplen en las planicies de inundación, lo que lleva a definir y caracterizar la singularidad de este tipo de humedales (Neiff, 2003). El régimen de pulsos es un componente esencial de dicha singularidad.

El régimen pulsátil como modelador de los grandes humedales fluviales

En los ríos y humedales con movimiento horizontal del agua, los cambios no se producen en forma de ciclos (los "ciclos biogeoquímicos" no son ciclos dentro del sistema), y los flujos de energía y de materiales ocurren como pulsos con fases de inundación y de sequía.

Esta variabilidad, al ser analizada en series de tiempo histórico, evidencia cierto grado de orden en la ocurrencia y características de las fases, cuando es abordada a nivel de tendencias (Armengol et al., 1991).

Los valores medios mensuales y los rangos máximos y mínimos típicos de caudal no son suficientes para entender los eventos desarrollados en sus planicies aluviales.

Los procesos ecológicos fluviales siguen un patrón sinusoidal causado por las diferencias temporales en la velocidad y duración del flujo de agua y de materiales transportados (organismos, sólidos disueltos y suspendidos). Cada una de las ondulaciones está compuesta de valores positivos y negativos respecto de la ordenada. Durante la porción positiva, fase de inundación o potamofase, los cuerpos de agua de la planicie (lagunas, paleocauces y meandros abandonados) se interconectan por el flujo del río y reciben de éste materiales y, a su vez, aportan al agua mate-

ria orgánica y minerales del suelo. La porción negativa, fase de sequía o limnofase, conlleva el flujo de materiales desde la planicie hacia el río y el aislamiento paulatino de los cuerpos de agua de la planicie, y aún su extinción temporal, hasta una nueva fase de inundación. El patrón de variabilidad de estas ondas en una secuencia temporal –en determinado punto y sección del río– conforma el régimen pulsátil.

La variabilidad tiene un patrón sinusoidal originado en la diferencia entre exceso y deficiencia de agua en y sobre el suelo a nivel regional. Esto determina curvas hidrométricas sinusoidales en los hidrómetros colocados en el curso del río. Aquel valor de la regla hidrométrica en donde se produce el desborde del agua sobre determinado punto de la planicie del río es considerado como valor cero. Las ondulaciones (o porción de ellas) que se hallan por encima de este valor son consideradas positivas y definen la fase de inundación o potamofase. Los valores del hidrómetro que se encuentran por debajo, negativos, corresponden a la situación de aislamiento del valle de inundación respecto del curso principal, llamado también fase seca o limnofase. La Figura 1 representa la secuencia de fases en un pulso a partir de los datos hidrométricos del puerto de la ciudad de Corrientes.

En la potamofase se producen flujos horizontales (agua, sedimentos, minerales, organismos, "información") desde el curso del río hacia la planicie de inundación. En la limnofase, el flujo (no siempre transversal al curso del río) lleva información desde la planicie al cauce del río.

Prácticamente todos los procesos que acontecen en los grandes humedales 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 (Drago, 1994; Orfeo, 1995); la colonización, producción y descomposición de la vegetación herbácea y leñosa (Poi de Neiff y Casco, 2001); el consumo y mineralización de la materia orgánica; la actividad migratoria de los organismos (Neiff, 1990b y Neiff et al., 1994); la pesca (Quirós, 1990); las actividades de los pobladores del río; el turismo y otros flujos están ajustados al régimen pulsátil del río.

Algunas estructuras se hallan predominantemente condicionadas por la potamofase, y otras por la limnofase (son los denominados estrategias de fase). En tanto otras, conocidas como euritípicas, han sido favorecidas por su capacidad de adecuación a una amplia gama de condiciones del régimen pulsátil.

Algunas colectividades de organismos están más condicionadas por la duración de una fase (ej. inun-

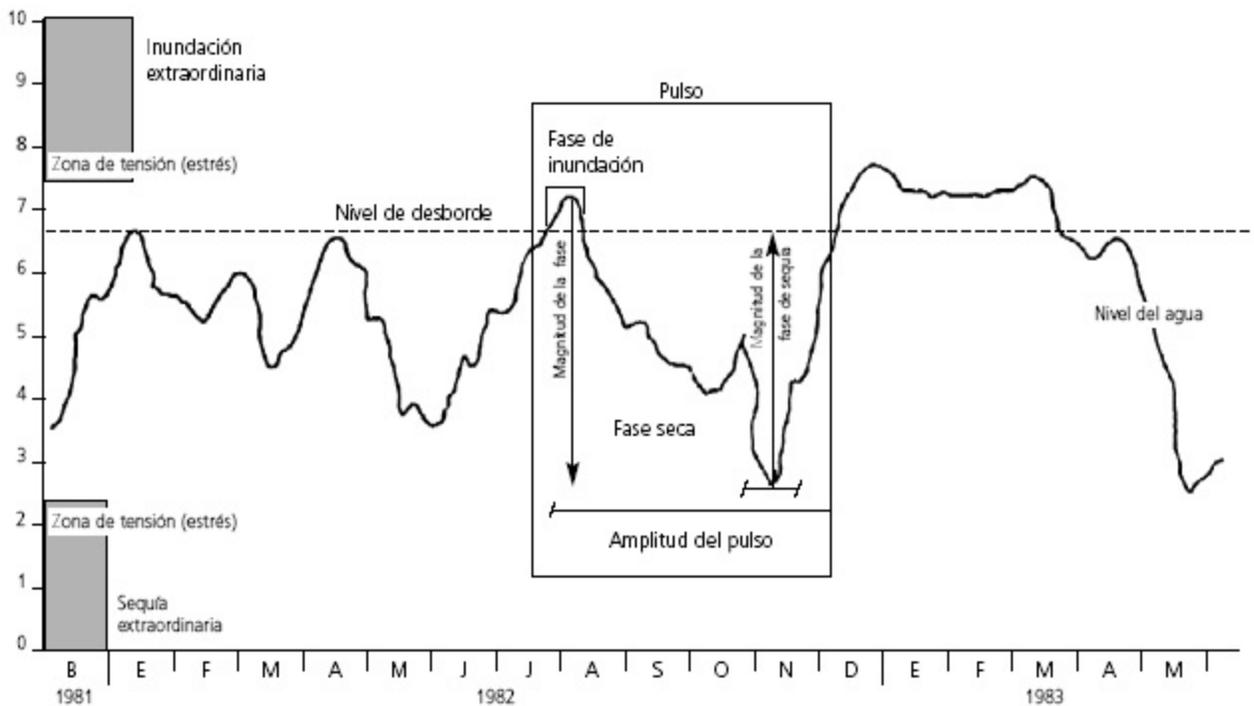


Figura 1. Representación gráfica de la secuencia de pulsos en el puerto de Corrientes, tomado de Neiff et al. (1994).

daciones) que por la magnitud del fenómeno (Poi de Neiff y Bruquetas, 1989). Gran parte de los organismos han sincronizado sus ritmos de fertilidad (producción y dispersión de huevos y semillas, por ej.) con dependencia de la época en que ocurren las fases hidrológicas. Los requerimientos de predictibilidad de los organismos se encuentran en relación con el tiempo de vida (décadas para los árboles; lustros para los peces; días para los pláncton). Como consecuencia, es habitual encontrar agrupaciones de organismos que tienen adaptaciones individuales y patrones poblacionales ajustados a la variabilidad hidrométrica en diferentes sectores de la planicie inundable (Láminas 13, 14 y 15).

La función FITRAS

Neiff (1990a) y Neiff et al. (1994) han propuesto la función *f* FITRAS, que es el acrónimo de los atributos principales de los pulsos hidrosedimentológicos: frecuencia, intensidad, tensión, regularidad, amplitud y estacionalidad de un pulso.

La función FITRAS está definida por dos tipos de atributos:

■ **Espaciales:** definen los efectos del pulso en la planicie (amplitud, intensidad y tensión).

■ **Temporales:** se hallan relacionados con el comportamiento histórico de los atributos espaciales (frecuencia, recurrencia y estacionalidad).

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).

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.

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.

Recurrencia: corresponde a la probabilidad estadística de un evento de inundación o sequía de magnitud determinada dentro de una centuria o de un milenio. Se da por valores de frecuencia relativa.

Amplitud: también expresada como duración, es el segmento de tiempo que permanece el río en una fase de inundación o sequía de determinada magnitud.

Estacionalidad: se refiere a la frecuencia estacional en que ocurren las fases de sequías o inundaciones. Los organismos, excepto el hombre, tienen ajustes de sus ciclos de vida (fertilidad, reproducción, crecimiento) a la época en que suceden los eventos hidrológicos.

Consecuencias ecológicas del régimen de pulsos

Es conocido que los paisajes de las planicies inundables de los grandes ríos de Sudamérica son muy diferentes de aquellos propios de las tierras altas que atraviesa el río. También es claro que existen diferencias bióticas entre distintas secciones del curso del río y la llanura de inundación.

En los ríos que tienen planicie de inundación situada lateralmente ("fringe-floodplain" in sensu Welcomme, 1985), es posible encontrar complejidad creciente de organización en las comunidades, desde el curso del río al borde externo de la planicie.

Marchese y Ezcurra de Drago (1992) describieron una zonación típica con incremento en la complejidad (cantidad de especies, diversidad específica, nichos tróficos) desde el curso principal del río a los canales secundarios de escurrimiento. Este incremento en la riqueza de especies en una sección transversal esquemática del Bajo Paraná fue relacionado con diferencias en los atributos físicos y químicos del ambiente (descarga, textura de sedimentos, sustancias orgánicas, oxígeno disuelto), y es más notorio para los invertebrados del Bentos (Marchese et al. 2002).

Para el fitoplancton (Train y Rodrigues, 2003; Zalocar 1990, 1992, 1993) se encontraron tendencias similares.

Junk et al. (1989) explicaron que los "pulsos de inundación" son responsables en gran medida de la organización biótica en ríos con planicies de inundación, y descubrieron que los eventos periódicos de inundación producen situaciones de estrés biótico que se reflejan en el "resetting" (reseteo) del sistema. Bonetto (1976) expuso que las inundaciones originan "procesos de rejuvenecimiento" de los ecosistemas que forman parte del río.

Las biocenosis de los grandes ríos están reguladas por la hidrodinámica de pulsos. Pero las fases de aguas bajas son tan importantes como las inundaciones (Neiff, 1990b; Neiff et al., 1994). Esto no es un "problema semántico" respecto del "concepto de pulso de inundación" formulado por Junk et al. (op.cit.). Durante la fase seca, las plantas sufren estrés

que producen el cese del crecimiento y la abscisión de las hojas (Neiff y Poi de Neiff, 1990). Los vertebrados ven limitada, en extensión y en calidad, la oferta de hábitat en las planicies inundables durante la fase seca. En este período los espejos de agua y bañados remanentes soportan una densidad de animales varias veces mayor y pueden ocurrir desbalances por sobrecarga poblacional. En otro sentido, los animales son más vulnerables a sus predadores. En el caso especial de las aves, Beltzer y Neiff (1992) encontraron que existe un fuerte condicionamiento de la complejidad biótica al régimen pulsátil. Si bien algunos gremios (como el de las caminadoras) resultan afectados en el transcurso de la fase de inundación, la gran parte de las aves pueden migrar. Las sequías extraordinarias resultan igualmente condicionantes (Beltzer y Neiff, op. cit.). La mayoría de las poblaciones de peces no pueden sobrevivir, o bien sufren importantes pérdidas durante las sequías prolongadas (Merron et al., 1993).

Las inundaciones representan el mayor factor de cambio en la estructura biótica. Sin embargo, muchos árboles y plantas herbáceas poseen adaptaciones morfológicas y fisiológicas que les permiten realizar la fotosíntesis en condiciones de inmersión prolongada (Joly y Crawford, 1982; Fernandes, Correa y Furch, 1992; Neiff, 1978; Neiff y Reboratti, 1989; Tundisi, 1994). Algunos árboles viven con el suelo cubierto por agua durante nueve meses sin alteraciones importantes en el crecimiento, en inundaciones que duran más de un año y matan a muchos árboles del bosque fluvial (Neiff et al., 1985). La fenología de algunas especies de árboles de las planicies inundables del Amazonas no sería afectada por las inundaciones (Oliveira, 1995).

Es preciso enfatizar que la fase seca de los pulsos constituye un poderoso factor de selección que condiciona la distribución y abundancia de animales y plantas.

La vegetación arraigada de hojas flotantes que crece en los humedales fluviales tiene ecofenos propios de las fases de inundación y de suelo seco (Junk, 1970; Neiff, 1978). A lo largo del período crítico de inundación, las plantas aceleran el crecimiento y se adaptan. Pero las plantas desaparecen si la sequía es prolongada.

Todos los organismos de las planicies inundables/anegables están condicionados por las sequías y en menor grado por las inundaciones extremas.

Las poblaciones vegetales y animales ven condicionadas su distribución y abundancia.

La percepción humana de estos eventos tiene connotaciones y alcances muy distintos. Esencialmente,

las inundaciones, y en menor grado las sequías, son problemas eminentemente humanos, ya que la estructura de los ecosistemas inundables y la biota en sus diferentes niveles de integración se hallan ajustados mediante mecanismos de selección adaptativa que han operado en forma continua durante períodos muy prolongados. La inundación es la malla de procesos biológicos, sociales, económicos, políticos y culturales que parten del desborde anormal de las aguas sobre un territorio. Esta situación puede resultar detrimental por su magnitud, por su amplitud, por lo inesperado de su ocurrencia, pero también por la incoherencia del funcionamiento de la sociedad humana antes, durante y después de su manifestación.

Como consecuencia de esta función de variabilidad típica de las planicies inundables y anegables, y también de los grandes ríos, los valores medios de una variable de estado del sistema pueden dar una idea errónea de su funcionamiento. En las áreas inundables, los flujos horizontales de agua y materiales dentro de la varzea determinan que la composición geoquímica y biótica de cada segmento geográfico dependa de la dinámica hidrosedimentológica del río más que del metabolismo interno del ecosistema

bajo análisis. Por este motivo, la definición y cuantificación de los elementos y estados del sistema requieren de la incorporación de la variable tiempo, dado que los valores puntuales o sus medias no expresan la función de variabilidad si no se expresa al mismo tiempo la tasa de renovación (turnover). Debido a la misma razón, los valores de diversidad específica o de dominancia o de equitabilidad son "ciegos" cuando se los usa como único medio de síntesis de la complejidad estructural de los humedales. El análisis de diversidad requiere conocer el tamaño real o universo poblacional como bien señalan los resultados de Bini y colaboradores (2001).

La interpretación de afinidades y diferencias entre las colectividades de distintos sectores de la planicie de inundación requieren conocer la dinámica de los flujos de agua, especialmente cuando se analizan la distribución y abundancia de organismos fácilmente desplazados por el agua, como el plancton. Los valores de abundancia y la riqueza de especies están muy influenciados por la circulación del agua en la planicie, por lo que hay que ser muy cuidadoso en la selección de sitios y épocas de colectas y también en la aplicación e interpretación de pruebas estadísticas.

Bibliografía

- ARMENGOL, J., S. SABATER, A. VIDAL y F. SABATER. 1991. Using the rescaled range analysis for the study of hydrological records: the river Ter as an example. *Oecologia Aquatica* 10: 21-33.
- BELTZER, A.H. 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.
- BINI, L.M., S.M. THOMAZ y D.SOUZA. 2001. Species richness and β -diversity of aquatic macrophytes in the Upper Paraná River floodplain. *Arch. Hydrobiol.* 151 (3): 511-525.
- BONETTO, A.A. 1976. Calidad de las aguas del río Paraná. Introducción a su estudio ecológico. Dirección Nacional de Construcciones Portuarias y Vías Navegables. INCYTH-PNUD-ONU. Buenos Aires.
- CLEMENTS, F.E. 1905. *Research methods in ecology*. University Publishing Co., Nebraska.
- DRAGO, E.C. 1994. The physical limnology of the river-lake systems of the Paraná River floodplain. En: *Sustaining the ecological integrity of large floodplain rivers*. International Conference, U.S. Dep. of Interior, Nat. Biol. Survey, Univ. of Wisconsin. La Crosse WI, July 12-15, 1994.
- FERNANDEZ CORREA, A.F. y B. FURCH. 1992. Investigations on the tolerance of several trees to submergence in blackwater (Igapó) and whitewater (Varzea) inundation forests near Manaus, Central Amazonia. *Amazoniana* XII (1): 71-84.
- GOPAL, B. 1994. The role of ecotones (transition zones) in the conservation and management of tropical inland waters. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* 24: 17-25.

- HOLLAND, M.M. (comp.) 1988. SCOPE/MAB technical consultations on landscape boundaries: report of a SCOPE/MAB workshop on ecotones. *Biology International. Special Issue 17*: 47-106.
- IRIONDO, M. 1990. Map of the South American plains. Its present state. En: Balkema, A.A. (ed.) *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula 6*: 297-308.
- JOLY, C.A. y R.M.M. CRAWFORD. 1982. Variation in the tolerance and metabolic response to flooding in some tropical trees. *J. Exp. Bot.* 33: 799-809.
- JUNK, W.J. 1970. Investigations on the ecology and production biology of the "floating meadows" (*Paspalo-Echinochloetum*) on the Middle Amazon. I. The floating vegetation and its ecology. *Amazoniana 2*: 449-495.
- JUNK, W.J., P.B. BAILEY y R.E. SPARKS, 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. En: Dodge, D.P. (ed.): *Proceedings of the International Large River Symposium. Can. Spec. Pbl. Fish. Aquat. Sci.* 106: 110-127.
- KOLASA, J. y M. ZALEWSKI. 1995. Notes on ecotone attributes and functions. *Hydrobiologia.* 303: 1-7.
- MALVÁREZ, A.I. 1997. Las comunidades vegetales del Delta del río Paraná. Su relación con factores ambientales y patrones del paisaje. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires.
- MARCHESE, M. e I. EZCURRA DE DRAGO. 1992. Benthos of the lotic environments in the Middle Paraná River System: transverse zonation. *Hydrobiologia* 237: 1-13.
- MARCHESE, M., I. EZCURRA DE DRAGO y E. DRAGO. 2002. Benthic macroinvertebrates and physical habitat relationship in the Paraná flood-plain system. Cap. 7. En: *The ecohydrology of south american rivers and wetlands. IAHS Special Publication Nº 6* : 111-132.
- MERRON, G., M. BRUTON y P. LA HAUSSE DE LALOUVIERE. 1993. Changes in fish communities of the Phongolo floodplain, Zululand (S. Africa) before, during and after a severe drought. *Regulated Rivers* 8: 335-344.
- MITSCH, W. y J.G. GOSSELINK. 2000. *Wetlands*. 3 Edition. John Wiley and Sons. New York.
- MORELLO, J.H. 1984. Perfil ecológico de Sudamérica. ICI (Instituto de Cooperación Iberoamericana). Barcelona.
- NAIMAN, R.J., H. DECAMPS y F. FOURNIER (eds). 1989. Role of land/inland water ecotones in landscape management and restoration: a proposal for a collaborative research. *MAB Digest 4*, UNESCO, París, 1-93.
- NEIFF, J.J. 1978. Fluctuaciones de la vegetación acuática en ambientes del valle de inundación del Paraná Medio. *Physis, B*, Buenos Aires, 85(38): 41-53.
- NEIFF, J.J. 1990a. Aspects of primary productivity in the lower Paraná and Paraguay riverine system. *Acta Limnol. Bras.*, Vol. III, Tomo I: 77-113.
- NEIFF, J.J. 1990b. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia*, 15(6): 424-441.
- 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 Seminario Regional de Ecología*, Vol. VIII, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, UFSCar, São Carlos, Brasil: 1-18.
- NEIFF, J.J. 2003. Planícies de inundação são ecotonos? En: Henry (ed.) *Ecotonos nas interfaces dos ecossistemas aquáticos*, Capítulo 2. RIMA Editora, San Carlos, Brasil: 32-47.

- NEIFF, J.J., H.J. REBORATTI, M.C. GORLERI y M. BASUALDO. 1985. Impacto de las crecientes extraordinarias sobre los bosques fluviales del Bajo Paraguay. Bol. Com. Espec. Río Bermejo. Cámara de Diputados de la Nación (Buenos Aires) 4: 13-30.
- 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(1-2): 39-43.
- NEIFF, J.J. y A. POI DE NEIFF. 1990. Litterfall, leaf decomposition and litter colonization of *Tessaria integrifolia* in the Paraná River floodplain. Hydrobiologia 203(1-2): 45-52.
- NEIFF, J.J. M.H. IRIONDO y R. CARIGNAN. 1994. Large tropical south american wetlands: an overview. En: Link, G.L. y R.J. Naiman (eds.): The ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones. Proceedings book, Univ. of Washington. pp.: 156-165.
- OLIVEIRA, C. 1995. Phenological studies of *Salix humboldtiana* in flooded forest (varzea) in Central Amazonia. Book of Abstracts XXVI Congr. of SIL. Sao Paulo (Brasil), 23-29 Jul.
- ORFEO, O. 1995. Aumento de carga sedimentaria por erosión de taludes en ríos chaqueños. En: Neiff, J. (ed.): Contaminación en cursos de agua del Chaco oriental. Convenio Gobierno de la Provincia del Chaco (COFEA)-Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CECOAL), VII: 117-121.
- POI DE NEIFF, A. y S.L. CASCO. 2001. Caída de hojas, descomposición y colonización por invertebrados en palmares de la planicie de inundación del río Paraná (Chaco, Argentina). Interciencia (Venezuela) 26(11):567-571.
- POTTER, P.E. 1994. Modern sands of South America: composition, provenance and global significance. Geol. Rundsch. 83: 212-232.
- QUIRÓS, R. 1990. The Paraná river basin development and the changes in the lower basin fisheries. Interciencia, 15(6): 442-451.
- RODRIGUES, L. y D.C. BICUDO. 2003. Periphytic algae. Cap. 6: 79-109 (en prensa).
- SIOLI, H. 1975. Tropical rivers as expressions for their terrestrial environments. En: Golley, F.B. y E. Medina, (eds.): Tropical Ecological Systems. Trends in terrestrial and aquatic research. Springer-Verlag, New York. pp.: 275-288.
- TRAIN, S. y L.C. RODRIGUES. 2003. Phytoplanktonic characterization and influence of the hydrosedimentological pulse of the Upper Paraná river floodplain. Cap.5, 50-78. (En prensa).
- TUNDISI, J.G. 1994. Tropical South America: present and perspectives. En: Margalef, R. (ed.): Limnology now: a paradigm of planetary problems. Elsevier, Amsterdam. pp.: 353-424.
- WARD, J. V., K. TOCKNER y F. SCHIEMER. 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. Regulated Rivers 15: 125-139.
- WELCOMME, R.H., 1985. River fisheries. FAO Fish. Tech. Paper 262. Rome.
- ZALOCAR DE DOMITROVIC, Y. 1990. Efecto de las fluctuaciones del nivel hidrométrico sobre el fitoplancton en tres lagunas isleñas en el área de la confluencia de los ríos Paraná y Paraguay. Ecosur 16 (27): 1-23.
- ZALOCAR DE DOMITROVIC, Y. 1992. Fitoplancton de ambientes inundables del río Paraná (Argentina). Revue d'Hydrobiologie Tropicale 25(3): 175-186.
- ZALOCAR DE DOMITROVIC, Y. 1993. Fitoplancton de una laguna vegetada por *Eichhornia crassipes* en el valle de inundación del río Paraná (Argentina). Ambiente Subtropical 3: 39-67.

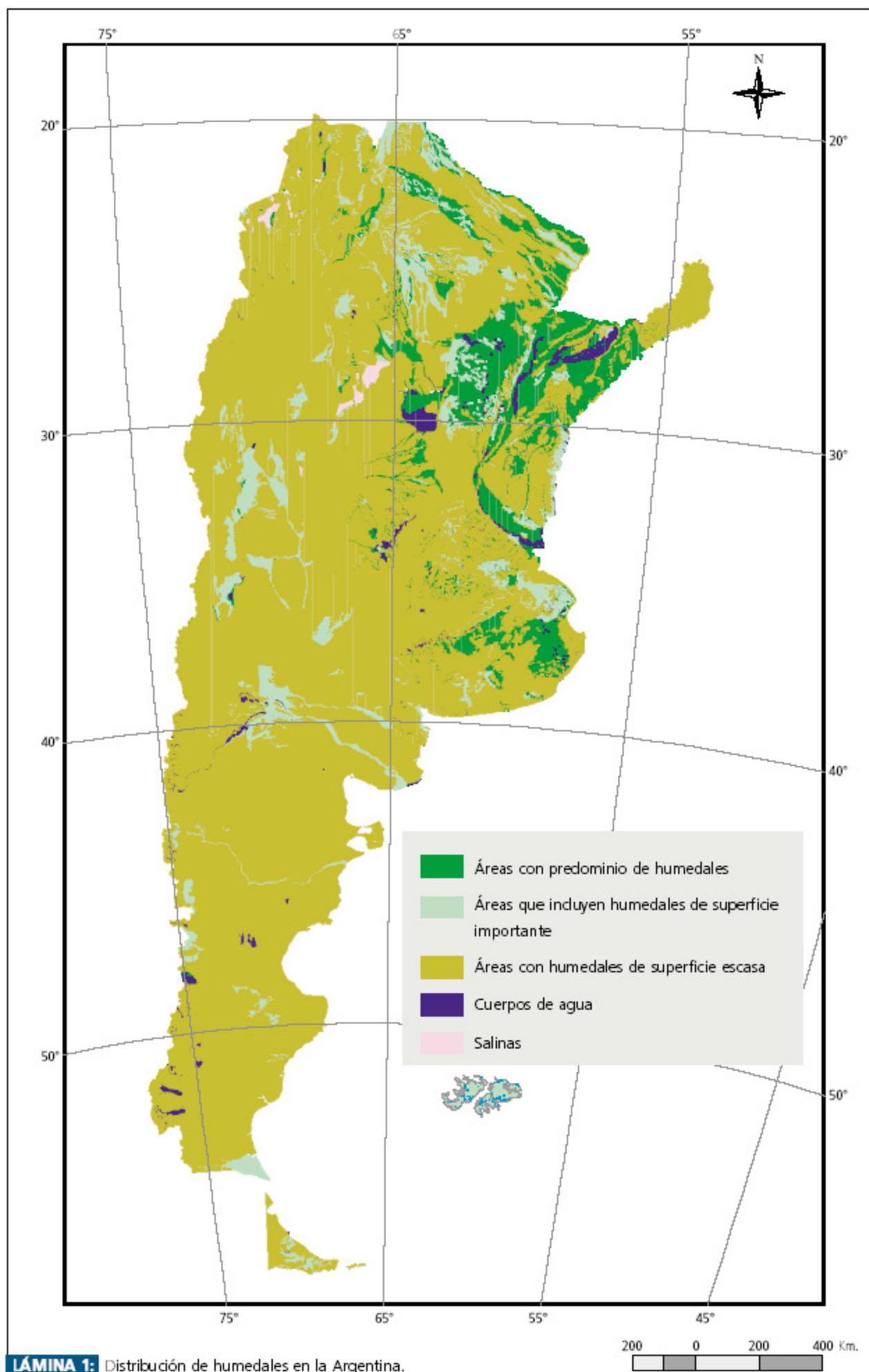


LÁMINA 1: Distribución de humedales en la Argentina.

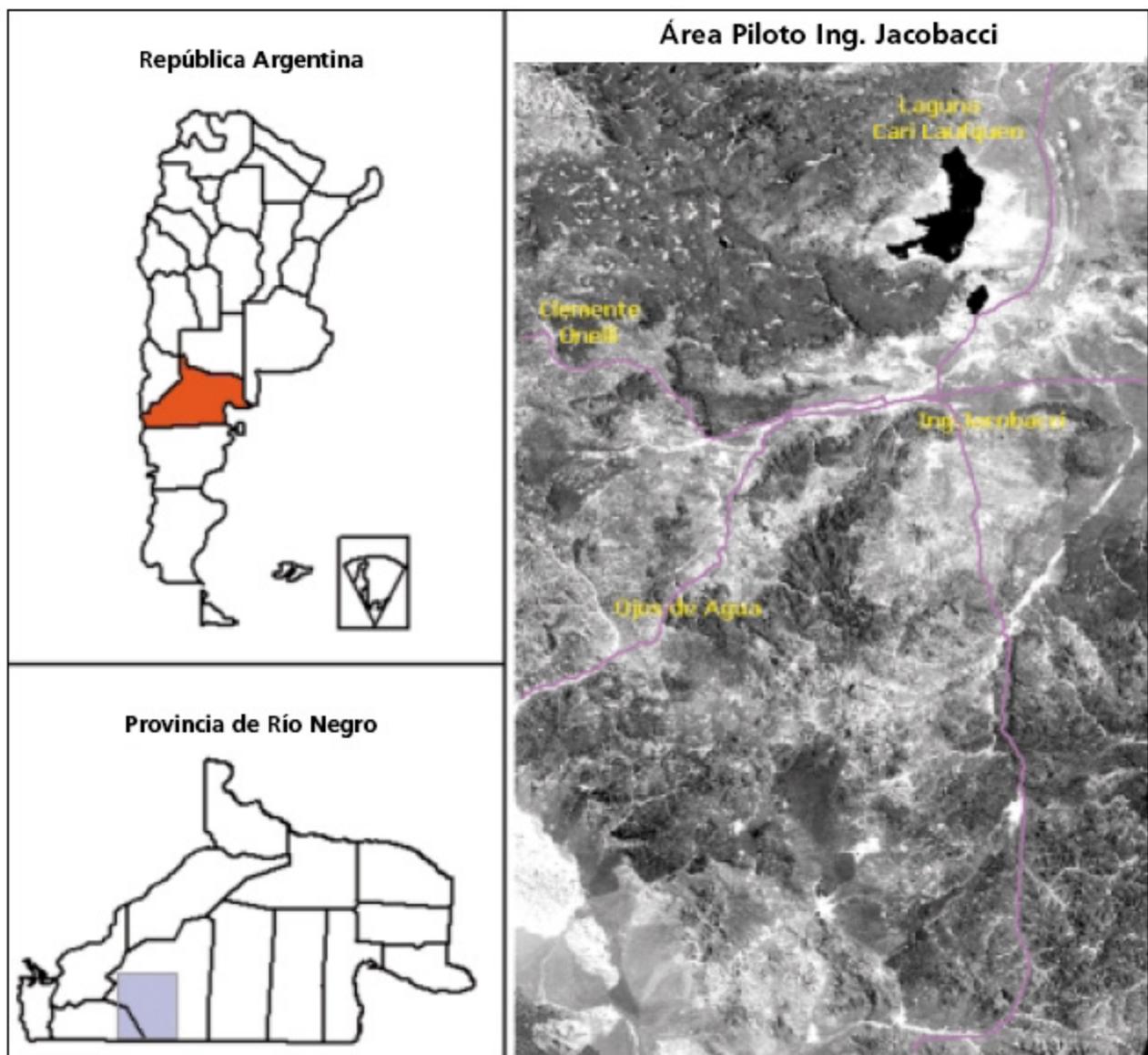


LÁMINA 2: Área de estudio de valles y mallines en la Patagonia extrandina (Ing. Jacobacci, Río Negro, Argentina).

LÁMINA 3: Diferentes formas presentadas por valles y mallines en la Patagonia extrandina (Ing. Jacobacci, Río Negro, Argentina).

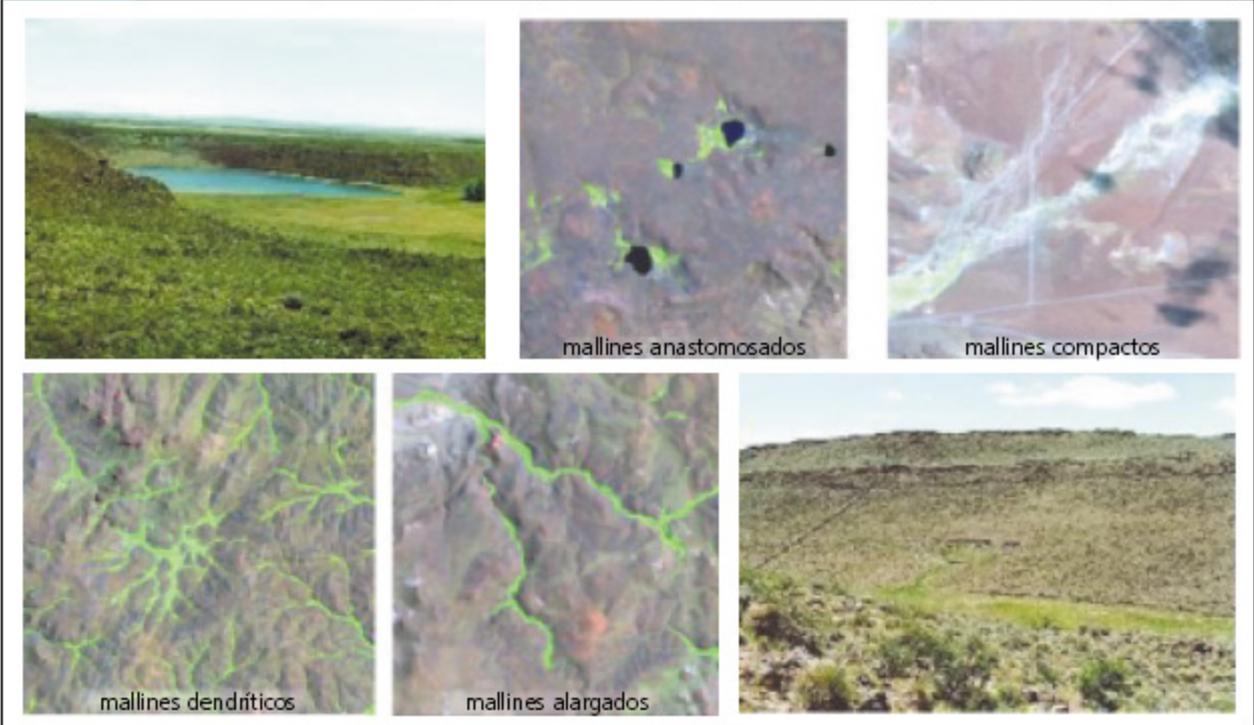




LÁMINA 4: Lagunas de Guanacache.

LÁMINA 5: Deterioro ambiental de las Lagunas de Guanacache: desarrollo de cárcavas de erosión.





LÁMINA 6: Lagunas de Guanacache: suelos poligonales en áreas secas.

LÁMINA 7: Taller de capacitación para las comunidades locales, entidades intermedias y gubernamentales sobre la rehabilitación y manejo del humedal Lagunas de Guanacache, Lavalle, Mendoza, Argentina (31 de mayo-5 de junio de 1999).



Costa Marítima de Río Negro Áreas de Mayor Diversidad Biológica



LÁMINA 8: Humedales de importancia en el Golfo de San Matías (Río Negro, Argentina).

LÁMINA 9: Área Natural Protegida Punta Bermeja. Acantilado y restinga.





LÁMINA 10: Área Natural Protegida Bahía de San Antonio. Acantilado y playas de arena.

LÁMINA 11: Área Natural Protegida Complejo Islote Lobos.





LÁMINA 12: Ambiente de espartillar (*Spartina* sp.) con cangrejales.

LÁMINA 13: Bosque alto abierto de *Sapium haematospermum* (curupí) en sectores altos (albardones) de la planicie de inundación del Río Paraná (Parque Nacional Predelta, Entre Ríos).





LÁMINA 14: Bañado de pastos altos y duros dominado por *Panicum prionitis* (paja de techar en sectores intermedios sujetos a inundaciones estacionales del Río Paraná (Victoria, Entre Ríos).

LÁMINA 15: Bañado con herbáceas altas y tiernas dominado por *Ludwigia* sp. (verdolaga) en sectores sometidos a inundaciones prolongadas pero con importantes fluctuaciones en el nivel del agua (Victoria, Entre Ríos).





*Resultados de las discusiones
de los grupos de trabajo*